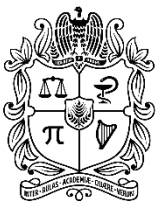


UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Variación del sistema de carbonatos y acumulación de carbono orgánico en masas de agua adyacentes a praderas de pastos marinos en el Caribe insular colombiano

Daniel Felipe Bernal Glen

Universidad Nacional de Colombia

Instituto de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR, Sede Caribe

Convenio Universidad Nacional de Colombia – INVEMAR

Santa Marta, Colombia

2024

Variación del sistema de carbonatos y acumulación de carbono orgánico en masas de agua adyacentes a praderas de pastos marinos en el Caribe insular colombiano

Daniel Felipe Bernal Glen

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias, Biología – Línea Biología Marina

Director:

PhD. José Ernesto Mancera Pineda

Codirector:

MSc, Cesar Augusto Bernal

Línea de Investigación:

Modelación de Ecosistemas

Grupo de Investigación:

Modelación de Ecosistemas Costeros

Universidad Nacional de Colombia

Instituto de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR, Sede Caribe

Convenio Universidad Nacional de Colombia – INVEMAR

Santa Marta, Colombia

2024

Dedicado a mi familia, que siempre creyeron en mí y estuvieron dispuestos a apoyarme en este proceso.

A mi compañera, por su paciencia y su apoyo.

A todos los amigos que de una u otra forma acompañaron este viaje.

Agradecimientos

Al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andréis – INVEMAR y la Universidad Nacional de Colombia, por el apoyo y los recursos necesarios para desarrollar para esta tesis de investigación a través del proyecto conjunto "*Seagrass Restoration as Mitigation Of Ocean Acidification in the Caribbean Region – Blue Carbon Restoration*", financiado por The Ocean Foundation.

A la Universidad Nacional de Colombia – Sede Caribe, por mi proceso de formación como estudiante del Posgrado en Ciencias – Biología, Línea Biología Marina.

A mi director Ernesto Mancera, por su apoyo y asesoría incondicionales durante el desarrollo de este proyecto. A mi codirector, César Bernal, por su invaluable aporte en la obtención de los datos de campo y laboratorio.

A John, Marcela y demás personas que participaron del proyecto en sus fases de campo y laboratorio.

Resumen

Título en español: Variación del sistema de carbonatos y acumulación de carbono orgánico en masas de agua adyacentes a praderas de pastos marinos en el Caribe insular colombiano

Entre los ecosistemas costeros considerados estratégicos en la mitigación del cambio climático se encuentran las praderas de pastos marinos, debido a su alta productividad primaria y altas tasas de captura de carbono. En el presente trabajo se analizó la relación entre la reserva de carbono orgánico en praderas de pastos marinos de la isla de San Andrés, reserva internacional de Biosfera Seaflower, y la dinámica del sistema de carbonatos, con el fin de evaluar cuantitativamente el efecto modulador que la captura de carbono en el pasto marino podría ejercer sobre el sistema de carbonatos en las masas de agua. Se tomaron mediciones de Alcalinidad Total y Carbono Inorgánico Disuelto sobre una pradera de pastos marinos y sobre un punto adyacente sin pasto durante varias épocas climáticas entre 2019 y 2021. Adicionalmente se evaluó la biomasa en pie, biomasa rizoidal y contenido de carbono orgánico en el sedimento de la pradera. Se encontró una fuerte influencia estacional caracterizada por valores de Carbono Inorgánico más bajos durante la época seca. Al mismo tiempo, en la época húmeda la pradera está sujeta a un fuerte fenómeno de remineralización que anula temporalmente el efecto de la captura de carbono sobre el sistema de carbonatos. Los flujos de carbono orgánico e inorgánico alóctono entre la pradera, el bosque de manglar y el arrecife coralino, así como el rol de los organismos calcificadores, surgen como puntos fundamentales a dilucidar para comprender cabalmente el ciclo de carbono inorgánico dentro de la pradera de pasto marino.

Palabras clave: Carbono azul, *Thalassia testudinum*, productividad primaria, calcificación, biomasa.

Abstract

Título en inglés: Variation of the carbonate system and organic carbon accumulation in water masses adjacent to seagrass meadows in the Colombian insular Caribbean

Among the coastal ecosystems considered strategic in climate change mitigation are seagrass meadows, due to their high primary productivity and high carbon capture rates. In the present work, the relationship between the organic carbon reserve in seagrass meadows of San Andrés Island, an international Biosphere Reserve Seaflower, and the carbonate system dynamics was analyzed to quantitatively evaluate the modulatory effect that carbon capture in seagrass could exert on the carbonate system in water masses. Total Alkalinity and Dissolved Inorganic Carbon measurements were taken over a seagrass meadow and an adjacent point without seagrass during various climatic seasons between 2019 and 2021. Additionally, the standing biomass, rhizoidal biomass, and organic carbon content in the meadow sediment were evaluated. A strong seasonal influence was found, characterized by lower Inorganic Carbon values during the dry season. At the same time, during the wet season, the meadow is subject to a strong remineralization phenomenon that temporarily nullifies the effect of carbon capture on the carbonate system. The fluxes of allochthonous organic and inorganic carbon between the meadow, mangrove forest, and coral reef, as well as the role of calcifying organisms, emerge as fundamental points to elucidate to fully understand the inorganic carbon cycle within the seagrass meadow.

Keywords: Blue carbon, *Thalassia testudinum*, primary production, calcification, biomass.

Contenido

Pág.

Resumen ..... **VII**

Lista de figuras ..... **XI**

Lista de tablas ..... **XIII**

Lista de Símbolos y abreviaturas **1**

1. Introducción **3**
1.1 Problema de investigación 3
1.2 Hipótesis y pregunta de investigación 6
1.3 Estado del arte 7
1.3.1 Sistema de carbonatos y bomba biológica en el mar Caribe 9
1.3.2 La importancia de los mares costeros 10

2. Objetivos y metodología **15**
2.1 Objetivo general 15
2.2 Objetivos específicos 15
2.3 Metodología 15
2.3.1 Área de estudio 15
2.3.2 Ubicación espacial y temporal del muestreo 16
2.3.3 Estimación de la Salinidad en una base diaria 19
2.3.4 Cálculo del Sistema de Carbonatos 20
2.3.5 Flujo de CO_2 entre la superficie marina y la atmósfera 20
2.3.6 Tratamiento de datos 21

3. Resultados **25**
3.1 Valores en el punto somero 25
3.2 Variación estacional en el punto somero 30
3.3 Variación diaria en el punto somero 31
3.4 Residuos de Alcalinidad Total y Carbono Inorgánico Disuelto 34
3.5 Estimación de los balances de carbono 35
3.6 Seguimiento a praderas somera, media agua y profunda en los muestreos puntuales 37
3.7 Oxígeno disuelto 39
3.8 Biomasa y materia orgánica 40

4. Discusión **43**

5. Conclusiones y recomendaciones **51**

5.1 Conclusiones 51
5.2 Recomendaciones 51

Bibliografía 53

Lista de figuras

Pág.

Figura 1-1: Diagrama de Bjerrum ilustrando las concentraciones de las especies químicas del sistema de carbonatos y algunos iones relacionados vs. pH en el medio marino. Fuente: Zeebe & Wolf-Gradow (2001)..... 4
Figura 1-2: Series de pH_T en el periodo 1980 – 2010 (figura superior) para varios puntos de monitoreo localizados en los océanos Atlántico y Pacífico (figura inferior). Tomado de Bates *et al.* (2014)..... 8
Figura 1-3: Tendencias multidecadales de pH en varias locaciones costeras del continente europeo y su relación con diversas variables ambientales. Tomado de Carstensen & Duarte (2019)..... 12
Figura 2-1: Efecto de los diferentes procesos (indicados por las flechas) sobre el DIC y la AT. Las líneas sólidas y discontinuas indican los niveles de CO2 disuelto (en µmol/kg) y de pH, respectivamente, como función del DIC y la AT. Tomado de: Zeebe & Wolf-Gradow (2001) p.7..... 22
Figura 3-1: Comportamiento de la Alcalinidad Total (ar. izq.), el Carbono Inorgánico Disuelto (ar. der.), la Presión Parcial de CO_2 (ab. izq.) y el pH_T (ab. der.) durante el muestreo de noviembre de 2019 en el punto con pasto. La línea negra indica la concentración promedio de CO_2 atmosférico en el mes del muestreo. 26
Figura 3-2: Comportamiento de la Alcalinidad Total (ar. izq.), el Carbono Inorgánico Disuelto (ar. der.), la Presión Parcial de CO_2 (ab. izq.) y el pH (ab. der.) durante el muestreo de junio de 2022 en el punto con pasto. La línea negra indica la concentración promedio de CO_2 atmosférico en el mes del muestreo..... 27
Figura 3-3: Comportamiento de la Alcalinidad Total (ar. izq.), el Carbono Inorgánico Disuelto (ar. der.), la Presión Parcial de CO_2 (ab. izq.) y el pH (ab. der.) durante el muestreo de junio de 2022 en el punto sin pasto. La línea negra indica la concentración promedio de CO_2 atmosférico en el mes del muestreo..... 28
Figura 3-4: Comportamiento de la Alcalinidad Total (ar. izq.), el Carbono Inorgánico Disuelto (ar. der.), la Presión Parcial de CO_2 (ab. izq.) y el pH (ab. der.) durante el muestreo de septiembre de 2022 en el punto con pasto. La línea negra indica la concentración promedio de CO_2 atmosférico en el mes del muestreo. 29
Figura 3-5: Comportamiento de la Alcalinidad Total (ar. izq.), el Carbono Inorgánico Disuelto (ar. der.), la Presión Parcial de CO_2 (ab. izq.) y el pH (ab. der.) durante el muestreo de septiembre de 2022 en el punto sin pasto. La línea negra indica la concentración promedio de CO_2 atmosférico en el mes del muestreo 30
Figura 3-6: Correlaciones lineales entre la Alcalinidad Total (arriba), el Carbono Inorgánico Disuelto (centro) y el flujo de CO2 (abajo) vs. la hora del día para los puntos con pasto. 32

Figura 3-7: Correlaciones lineales entre la Alcalinidad Total (arriba), el Carbono Inorgánico Disuelto (centro) y el flujo de CO2 (abajo) vs. la hora del día para los puntos sin pasto. 33
Figura 3-8: Alcalinidad Total (AT), Carbono Inorgánico Disuelto (DIC), pH Total (pHT) y Presión Parcial de CO_2 (pCO_2) en los muestreos puntuales para los puntos somero, medio y profundo de la pradera de pasto marino 38
Figura 3-9: Comportamiento del oxígeno disuelto durante junio de 2022 en el punto con pasto (arriba, izquierda), junio de 2022 en el punto sin pasto (arriba, derecha) y septiembre de 2022 en el punto con pasto (abajo). 40
Figura 4-1: Concentración de Sólidos Suspendidos Totales en las tres praderas sometidas al proceso de restauración ecológica por parte de la Universidad Nacional, en julio y octubre de 2021. Fuente: Universidad Nacional (datos no publicados). 43
Figura 4-2: Precipitación mensual promedio vs. Cambio de cobertura mensual relativa promedio en la pradera somera sometida a un proceso de restauración ecológica. Se muestran los resultados para la restauración con la técnica de Núcleo (izquierda) y de Gancho (derecha). Los datos del primer periodo post – siembra se han omitido para descartar la mortalidad asociada al proceso de trasplante. Fuente: Universidad Nacional (datos no publicados). 48

Lista de tablas

Pág.

Tabla 2-1: Localización de las praderas de pasto marino muestreadas en la isla de San Andrés 17
Tabla 2-2: Cronograma de los muestreos en serie realizados en la pradera somera y el punto sin pasto entre 2019 y 2022. 17
Tabla 2-3: Cronograma de los muestreos puntuales realizados en las praderas somera, media y profunda entre 2019 y 2022. 18
Tabla 2-4: Variables fisicoquímicas con información primaria 18
Tabla 2-5: Variables fisicoquímicas a calcular analíticamente 23
Tabla 3-1: Valores (promedio ± desviación estándar) para los cuatro principales componentes del sistema de carbonatos y los flujos de CO_2 en los puntos con pasto y sin pasto durante diferentes épocas. Los valores positivos de FCO_2 indican flujos hacia la atmósfera. 31
Tabla 3-2: Coeficientes rho de Spearman para la relación entre la hora de toma de la muestra, la Alcalinidad Total y el Carbono Inorgánico Disuelto en los puntos con pasto y sin pasto. Grado de significancia: * indica p<0,10; ** indica p<0,05. 33
Tabla 3-3: Valores (promedio ± desviación estándar) para los residuos de AT y DIC en los puntos con pasto y sin pasto durante diferentes épocas. 34
Tabla 3-4: Coeficientes rho de Spearman para la relación entre la hora de toma de la muestra, y los residuos de Alcalinidad Total y Carbono Inorgánico Disuelto en los puntos con pasto y sin pasto. Grado de significancia: * indica p<0,10; ** indica p<0,05. 35
Tabla 3-5: Valores predichos por regresión lineal para el ΔAT, ΔDIC y FCO_2 en cada uno de los puntos de muestreo y temporadas. 35
Tabla 3-6: Valores promedio y proporción de nitrato y amonio en los puntos de muestreo con pasto y sin pasto. El coeficiente K se ha calculado con los valores de Middelburg *et al.* (2020). ** indica valores por debajo del límite de detección del método. 36
Tabla 3-7: Estimaciones de Productividad Primaria Neta (PPN) y Calcificación Neta (CN) en cada uno de los puntos de muestreo y temporadas. 36
Tabla 3-8: Valores (promedio ± desviación estándar) para los cuatro principales componentes del sistema de carbonatos y los flujos de CO_2 en las praderas somera, media y profunda en el periodo 2019 – 2022. Los valores positivos de FCO_2 indican flujos hacia la atmósfera. 39

Tabla 3-9: Valores (promedio ± desviación estándar) y coeficientes rho de Spearman para la correlación con la hora de toma de la muestra para el oxígeno disuelto en los puntos con pasto y sin pasto durante diferentes épocas..... 39
Tabla 3-11: Contenido de materia orgánica en la biomasa en pie, biomasa rizoidal y sedimento para tres categorías de profundidad en las praderas de pasto marino objeto de estudio..... 41

Lista de Símbolos y abreviaturas

Símbolo	Término	Unidad
DIC	Carbono Inorgánico Disuelto	µmol/kg
AT	Alcalinidad Total	µmol/kg
PH_T	pH en escala total	--
pCO_2	Presión parcial de CO_2	µatm
FCO_2	Flujo de CO_2	µmol/m^2h
PPN	Productividad Primaria Neta	mmol-C/m^2
CN	Calcificación Neta	mmol-$CaCO_3$/m^2

1. Introducción

1.1 Problema de investigación

El océano constituye el mayor reservorio global de CO_2, pues almacena una cantidad total de carbono unas 53 veces mayor que la contenida en la atmósfera. El intercambio entre ambos reservorios está gobernado por procesos dinámicos en el océano tales como la recirculación y mezcla de masas de agua, el transporte vertical de carbono y los procesos biológicos, así como el intercambio superficie – atmosfera (Takahashi & Azevedo, 2008).

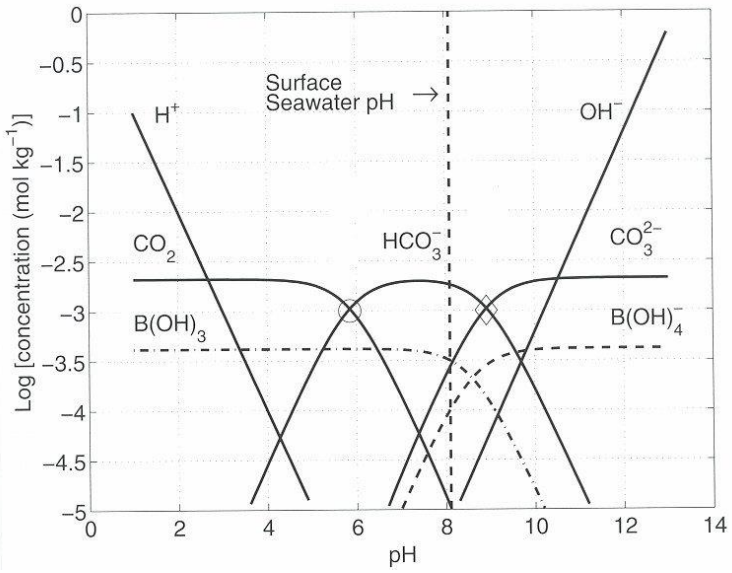
En el periodo 1870 – 2017 las actividades humanas inyectaron 610±65 GtC (giga toneladas de carbono) en la atmósfera, de las cuales alrededor del 25% (150±20 GtC) han sido absorbidas por el océano (Le Quéré *et al.*, 2018). La tasa local de captura de carbono en el océano es altamente variable, existiendo desde regiones muy eficientes en la fijación de carbono, hasta otras que se comportan como fuentes de CO_2. Dado que la medición directa mediante cruceros oceanográficos es costosa y difícil, se depende de modelos que interpolen el comportamiento de grandes regiones del océano para calcular estos flujos (Takahashi *et al.*, 2002, 2009). Con estos modelos se estima la cantidad de carbono absorbida por el océano actual en los balances anuales de carbono (ver Global Carbon Budget (Le Quéré *et al.*, 2018), pero también el futuro comportamiento del océano en el marco del cambio climático, lo que permite ajustar las proyecciones establecidas por el IPCC (Cabré *et al.*, 2015). En este sentido, se hace necesario conocer qué fracción del aumento de la acidez proviene de la variabilidad natural y cuál es atribuible al CO_2 de origen antrópico, para lo cual, si bien no existe una medición directa, sí se han desarrollado métodos de cálculo basados en la química de los carbonatos que permiten estimar estos valores (Touratier *et al.*, 2007; Touratier & Goyet, 2004; Vázquez-Rodríguez, Padin, *et al.*, 2009).

Estos modelos globales aún tienen incertidumbres significativas en los flujos de carbono, sobre todo en pequeñas escalas, mares marginales y las áreas entre la línea de costa y

los taludes continentales (Bauer *et al.*, 2013; Borges *et al.*, 2005; Laruelle *et al.*, 2013). Las causas de estas incertidumbres se encuentran tanto en la naturaleza de los modelos mismos como en la variabilidad natural de los fenómenos a interpretar (Devries, 2014; Lovenduski *et al.*, 2016), pero una de las más relevantes es el impacto que tienen las comunidades biológicas sobre la absorción oceánica de CO_2, el cual depende de la productividad primaria y de la tasa de exportación del carbono (convertido a su forma orgánica) hacia las capas profundas del océano (Marinov *et al.*, 2008; Riebesell *et al.*, 2009).

El sistema de carbonatos se define a partir de cuatro variables: 1. Presión Parcial de CO_2 en agua ($pCO2_w$), 2. Carbono Inorgánico Total Disuelto (DIC), 3. pH y 4. Alcalinidad Total, donde las especies de carbono inorgánico (CO_2, carbonato y bicarbonato) se encuentran en un equilibrio químico dependiente principalmente del pH, la Temperatura y la Salinidad (Zeebe & Wolf-Gradow, 2001). Un diagrama general del sistema de carbonatos se muestra en la **Figura 1-1**.

Figura 1-1: Diagrama de Bjerrum ilustrando las concentraciones de las especies químicas del sistema de carbonatos y algunos iones relacionados vs. pH en el medio marino. Fuente: Zeebe & Wolf-Gradow (2001).



Se denomina bomba física al transporte del carbono inorgánico disuelto en el medio marino hacia las profundidades mediante el movimiento de masas de agua. Paralelamente, la

captura de CO_2 por parte de los productores primarios y su posterior entrada a las cadenas tróficas en forma de carbono orgánico recibe el nombre de *bomba biológica*. Ésta se encuentra moldeada por las interacciones ecológicas entre el fitoplancton, el zooplancton, el bacterioplancton, los virus, las macroalgas, los ecosistemas costeros, etc. y el medio abiótico. El incremento en los niveles de CO_2 podría entonces tener un efecto directo en el funcionamiento de la bomba biológica a través del proceso de *acidificación marina,* caracterizado por la disminución del pH en el océano en general y particularmente en la zona fótica y productiva del mismo, donde tienen lugar la mayoría de los procesos biológicos (Hofmann & Schellnhuber, 2009).

Se estima que la acidificación marina impactará directa o indirectamente en todos los niveles de la cadena trófica y en todos los procesos ecológicos que tienen lugar en el océano. Diversos estudios han reportado efectos mayoritariamente negativos sobre las comunidades microbianas (Fuentes-Lema *et al.*, 2018; Liu *et al.*, 2010; Yu & Chen, 2019), el fitoplancton (Koch *et al.*, 2019; Tong *et al.*, 2019), los corales y foraminíferos (Kawahata *et al.*, 2019; Tribollet *et al.*, 2019), los bivalvos (Ponce Oliva *et al.*, 2019), las esponjas (Webb *et al.*, 2019) y los peces (Holmberg *et al.*, 2019), entre otros; y sobre procesos ecológicos clave como la sedimentación de materia orgánica en el océano (Basu & Mackey, 2018; De La Rocha & Passow, 2007), la disponibilidad de sedimentos calcáreos en playas (Simeone *et al.*, 2018), las interacciones depredador – presa (Seroy & Grünbaum, 2018) o la respuesta fisiológica de organismos ante la contaminación (R. Cao *et al.*, 2018; De Marchi *et al.*, 2019). Esta afectación a gran escala de las comunidades marinas tiene el potencial de afectar la eficacia de la bomba biológica en su conjunto y con ella, alterar la forma como el océano captura carbono (Basu & Mackey, 2018; Hofmann & Schellnhuber, 2009).

En el panorama general de la acidificación marina, las zonas costeras son sitios con una variabilidad particularmente elevada, “donde los ciclos terrestres, marinos y atmosféricos de carbono y nutrientes interactúan entre sí y donde las condiciones de acidificación pueden ser más extremas que en el océano abierto” (Sutton *et al.*, 2016). Por otra parte, en los márgenes oceánicos “las variables del sistema de carbonatos pueden ser altamente complejas y pueden ocurrir grandes variaciones en los flujos de CO_2 sobre escalas espaciales y temporales muy cortas” (Astor *et al.*, 2017). La magnitud del intercambio de CO_2 entre la atmósfera y las plataformas continentales se encuentra pobremente demarcada, con incertidumbres que rondan el 100% (Bauer *et al.*, 2013) y las variaciones

de pH en ecosistemas costeros pueden alcanzar el rango de 0,3 – 0,5 unidades a lo largo del año (Hendriks *et al.*, 2015), lo que supera por varios órdenes de magnitud a la señal antropogénica de la acidificación marina en el océano abierto, que se ha evaluado en apenas unas centésimas de unidad de pH por década (Bates *et al.*, 2014). Entender esta variabilidad resulta de vital importancia para comprender los impactos de la acidificación marina sobre las actividades antrópicas cerca de la costa o sobre la plataforma continental, tales como el cultivo de moluscos (Ponce Oliva *et al.*, 2019; Rheuban *et al.*, 2018) y las pesquerías (Heinrich & Krause, 2017).

Igualmente, se hace prioritario evaluar la afectación de los servicios ecosistémicos proporcionados por los ecosistemas costeros (Elliff & Silva, 2017; Lemasson *et al.*, 2017; Speers *et al.*, 2016). Un área muy activa de investigación en este último campo es evaluar el potencial de los ecosistemas costeros como moduladores de la acidificación oceánica y/o rutas de captura de carbono orgánico oceánico, referido a veces como carbono azul (Herr & Landis, 2014). Ambas funciones han sido extensamente caracterizadas para praderas de pastos marinos (Hendriks *et al.*, 2014), “bosques” de macroalgas (Becherucci *et al.*, 2021), bosques de manglar (Sippo *et al.*, 2016) y arrecifes de coral (Anthony *et al.*, 2013), pero la variabilidad natural de estos sistemas hace considerablemente difícil extrapolar parámetros entre diferentes locaciones (Van Dam *et al.*, 2021).

1.2 Hipótesis y pregunta de investigación

En este trabajo se propuso evaluar el efecto de ecosistemas de alta capacidad para retener carbono orgánico, como son los pastos marinos, en el sistema de carbonatos de las masas aguas de agua adyacentes. Para ello se planteó la siguiente pregunta de investigación:

¿Cómo varía el sistema de carbonatos en masas de agua del Caribe colombiano, asociadas a praderas de pastos marinos, ecosistemas reconocidos por su alta acumulación de carbono orgánico?

Como hipótesis de trabajo se planteó *que la pradera de pastos marinos ejercerá un efecto buffer sobre el sistema de carbonatos (mayor pH, mayor alcalinidad y/o menor pCO_2) y favorecerá la acumulación de carbono orgánico en el sedimento.*

1.3 Estado del arte

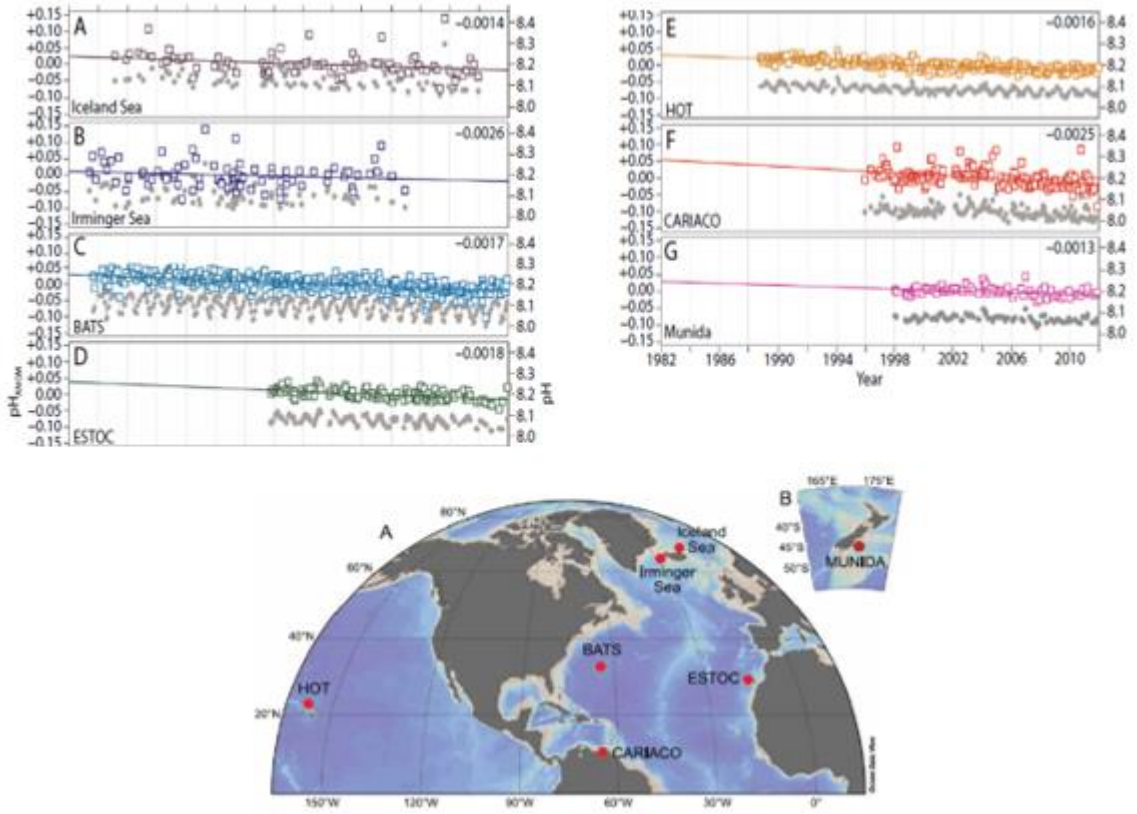
La productividad primaria neta oceánica se estima en alrededor de 50 GtC/año (Chavez *et al.*, 2011), mientras que la propia bomba biológica transfiere hasta 11 GtC/año hacia el océano profundo (Basu & Mackey, 2018), cantidades muy superiores al flujo neto de carbono desde la atmósfera hacia los océanos – hasta 2,6 GtC/año (Devries, 2014) – lo que implica que pequeños cambios en la eficiencia de la bomba biológica podrían traducirse en cambios muy significativos en la cantidad de carbono capturada por los océanos (Basu & Mackey, 2018). La estimación de este valor de carbono antrópico absorbido (C_{ant}) resulta de vital importancia para establecer proyecciones a largo plazo sobre la acidificación oceánica y sobre los balances globales de carbono publicados anualmente por el IPCC. A partir de la década de 1990, se han desarrollado varios métodos de cálculo del inventario de C_{ant} presente en los océanos que dependen estrechamente de la cuantificación de las medidas del sistema de carbonatos y los flujos anuales de CO_2 (Gruber *et al.*, 1996; Touratier *et al.*, 2007; Touratier & Goyet, 2004; Vázquez-Rodríguez, Touratier, *et al.*, 2009).

La disolución de CO_2 en el agua genera la liberación de iones hidronio (H^+), lo que produce en el largo plazo la disminución del pH, alteración en la proporción de iones carbonato y cambios en los índices de saturación de los minerales de $CaCO_3$, como calcita (Ω_{Ca}) y aragonita (Ω_{Ar}). El conjunto de estos fenómenos es referido como acidificación marina y se ve agravada por la entrada masiva de CO_2 de origen antropogénico (Bates *et al.*, 2012; Sutton *et al.*, 2016; Zeebe & Wolf-Gradow, 2001). Este es un fenómeno de alcance global, Bates *et al.* (2014) hacen una síntesis de varias series de tiempo que se remontan a la década de 1980 (**Figura 1-2**). La comparación muestra una clara tendencia de disminución de pH_T en el agua marina desde la época mencionada hasta la actualidad para todas las estaciones, en un rango que varía entre -0,0013 y -0,0026 unidades de pH. Entre estas, la Cuenca de Cariaco, ubicada en el mar Caribe venezolano, muestra una de las mayores variaciones de pH_T entre las estaciones reportadas (-0,0025 unidades).

Las observaciones realizadas muestran que los efectos de la acidificación tienen el potencial de afectar a todas las comunidades del océano. El sólo hecho de adaptarse a un ambiente con concentraciones más elevadas de H^+ altera el equilibrio ácido – base de muchos animales marinos, con efectos tales como reducción de la actividad enzimática, reducción de la eficiencia respiratoria, alteración de la actividad metabólica y en general,

un aumento del “costo de vida”, es decir que una fracción mayor de los recursos metabólicos del organismo deben ser reorientados hacia el mero mantenimiento de la homeostasis (Pan *et al.*, 2015).

Figura 1-2: Series de pH_T en el periodo 1980 – 2010 (figura superior) para varios puntos de monitoreo localizados en los océanos Atlántico y Pacífico (figura inferior). Tomado de Bates *et al.* (2014)



En diatomeas, por ejemplo, se ha reportado pérdida de la estabilidad del frústulo y variación en la respuesta frente a estresores ambientales como la luz UV, siendo esto un elemento muy importante a considerar para el futuro de las redes tróficas marinas, pues las diatomeas aportan hasta el 40% de la productividad primaria del océano (Gao & Campbell, 2014). Sin embargo, los efectos son particularmente intensos sobre los organismos calcificadores como fitoplancton calcáreo, corales, moluscos, y algunos crustáceos y peces. En cocolitofóridos se ha registrado pérdida de biovolumen, tasas de calcificación reducidas y debilitamiento de las estructuras calcáreas o cocolitos, aunque con enormes variaciones entre especies (Beaufort *et al.*, 2011; Meyer *et al.*, 2016; Tong *et*

al., 2019). En corales generalmente se registran menores tasas de calcificación (siendo algunas especies resistentes bajo ciertas condiciones) (Andersson & Gledhill, 2013; Chauvin *et al.*, 2011; Huang *et al.*, 2014), pero los efectos se extienden a toda el área de influencia del arrecife, por ejemplo, menor disponibilidad de sedimentos calcáreos en playas (Simeone *et al.*, 2018) y aumento de la actividad de organismos excavadores (Tribollet *et al.*, 2019), entre otros, han sido reportados. Las larvas de moluscos y equinodermos también se ven afectadas por la acidificación, siendo una amenaza no sólo para la diversidad de estas especies sino para las actividades económicas que se desarrollan alrededor de las mismas (Ponce Oliva *et al.*, 2019; Rheuban *et al.*, 2018). En los peces la acidificación interfiere con la formación de las estructuras llamadas otolitos (Holmberg *et al.*, 2019), lo que podría provocar impactos negativos sobre las pesquerías (Heinrich & Krause, 2017).

Para el caso particular de las praderas de pastos marinos, aunque una mayor concentración de CO_2 podría incrementar el rendimiento fotosintético de estas especies, se pronostica la desaparición de las comunidades de calcificadores (por ejemplo, algas costrosas epífitas, moluscos o equinodermos) y su reemplazo por algas y diatomeas, lo que podría incrementar la herbivoría más allá de la tasa de crecimiento del pasto marino. Como consecuencia de esto es previsible una pérdida de complejidad estructural de la comunidad ecológica en la pradera, una reducción de la biomasa del pasto marino y, potencialmente, una reducción en la calidad de servicios ecosistémicos tales como la pesca. Además, el deterioro de otros ecosistemas estratégicos (arrecifes de coral, entre otros) podría tener efectos sinérgicos sobre el deterioro de las praderas, llevando incluso a su desaparición (Zunino *et al.*, 2019).

1.3.1 Sistema de carbonatos y bomba biológica en el mar Caribe

Para el caso del mar Caribe, los flujos de CO_2 océano – atmósfera se han calculado principalmente a partir de modelos que relacionan la pCO_2 con la temperatura superficial del océano apoyándose en mediciones oceanográficas directas. Existen modelos a escala regional para la zona norte del Caribe (Wang *et al.*, 2013), pero en la zona sur, donde se encuentra Colombia, sólo se dispone de la información de los modelos a gran escala. Estos modelos predicen que el Caribe suroccidental es una fuente leve de CO_2, con valores entre 0,0 – 1,0 $gC \cdot m^{-2} \cdot mes^{-1}$ con mínimos en febrero y máximos en agosto (Takahashi *et al.*, 2002, 2009). La excepción más notable es el CARIACO Ocean Time Series, desarrollado

entre 1995 – 2017 en la Fosa de Cariaco, en Venezuela (Church *et al.*, 2013; Muller-Karger *et al.*, 2019; Taylor *et al.*, 2012), aunque en años recientes se ha desarrollado un plan de monitoreo de la acidificación marina para Latinoamérica y el Caribe (Laffoley *et al.*, 2019). En el Caribe colombiano se han realizado transectos midiendo pCO_2 en algunas expediciones oceanográficas y cruceros de oportunidad, particularmente en la ruta Cartagena – Panamá, los cuales están disponibles en la base de datos internacional SOCAT 6.0 (Bakker *et al.*, 2016) . En la página del reporte de indicador 14.3.1 del ODS 14 a cargo de IOC – UNESCO se presentan resultados de varias estaciones en el Caribe y Pacífico colombiano. Estaciones que corresponden a monitoreos de medición del sistema de carbonatos a cargo de INVEMAR en muestras discretas en estaciones fijas ubicadas en el Parque Nacional Natural Tayrona y en la bahía de Santa Marta con periodicidad mensual, muestras discretas en estaciones de la “Red de Vigilancia para la Conservación y Protección de las Aguas Marinas y Costeras de Colombia” REDCAM con periodicidad semestral/anual y muestras discretas en estaciones de cinco cruceros oceanográficos (Caribe y Pacífico) y un monitoreo a cargo de la Universidad Javeriana en estación de medición continua en el Pacífico (Isla Gorgona). Sin embargo, esta información no ha sido publicada ni está abierta al público a la fecha.

El proyecto CARIACO coincidió con un periodo de transición en la Oscilación Multidecadal del Atlántico que afectó a la fosa de Cariaco y permitió estudiar la respuesta de varias variables oceanográficas y biológicas (Muller-Karger *et al.*, 2019). Hasta el año 2010 se había registrado en esta cuenca un aumento de 1,0°C en la temperatura promedio de la superficie del mar (Taylor *et al.*, 2012) además de la ya mencionada reducción de -0,0025 unidades en el pH_T (Bates *et al.*, 2014). Las consecuencias fueron, entre otras, la intensificación en la estratificación, la reducción de la concentración de nutrientes y la disminución de las concentraciones de clorofila-a y de la productividad primaria neta sistema (Taylor *et al.*, 2012).

1.3.2 La importancia de los mares costeros

Los mares costeros y continentales aportan entre el 10 – 30% de la productividad primaria del océano global y >40% del secuestro de carbono hacia el lecho marino, pese a ocupar menos del 7% del área superficial del mismo (Clargo *et al.*, 2015; Taylor *et al.*, 2012), pero estas zonas se encuentran subrepresentadas en los muestreos, especialmente en

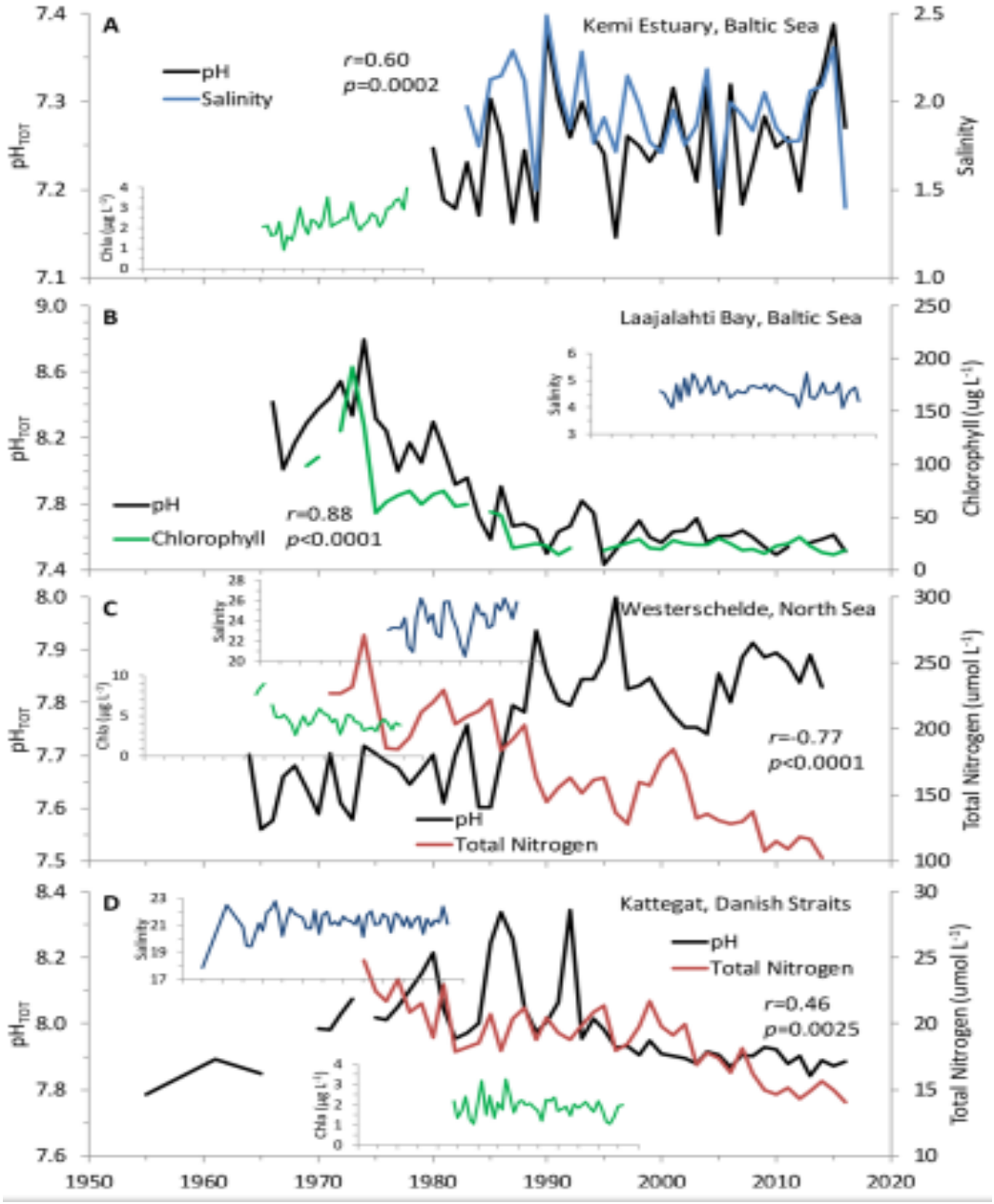
latitudes tropicales (Z. Cao *et al.*, 2011; Dai *et al.*, 2013). Por tanto, la magnitud y variabilidad de muchos de los procesos biogeoquímicos clave de estas zonas no se han cuantificado apropiadamente (Sutton *et al.*, 2016).

Los cambios en el pH de las zonas costeras responden a una gran cantidad de factores forzantes no necesariamente relacionados con la acidificación marina, tales como el flujo de nutrientes, los procesos ocurridos en las cuencas hidrográficas que vierten en ellas, y los cambios en la estructura y metabolismo de los ecosistemas que los componen. Esto hace que la regulación del pH en la zona costera sea un tema particularmente complejo y no responda a una única variable predictora (Carstensen & Duarte, 2019; Duarte *et al.*, 2013). En la **Figura 1-3** se ejemplifica dicho comportamiento (compárese esta figura con las tendencias suaves y relativamente predecibles presentadas en la **Figura 1-2**).

Entre las variables biológicas, se ha demostrado la capacidad de la fotosíntesis de actuar como buffer del sistema de carbonatos, elevando el pH y reduciendo su rango de variabilidad. En aguas con altas cargas de nutrientes esta capacidad se ve representada por una correlación elevada entre el pH y la Clorofila-a (Carstensen & Duarte, 2019), pero en aguas muy oligotróficas y con buena penetración de luz, tal capacidad puede trasladarse al lecho marino con cobertura de pastos marinos o macroalgas (Hendriks *et al.*, 2014). Esta regulación del pH puede facilitar el establecimiento de comunidades de organismos calcificadores en el interior o en las inmediaciones de estos ecosistemas (Ramajo *et al.*, 2019), siendo previsible que este efecto se vea acentuado en latitudes tropicales y subtropicales debido a la elevación del índice de saturación de la aragonita (Ω_{Ar}) facilitado por la alta temperatura y salinidad (Mazarrasa *et al.*, 2019).

Por otra parte, las praderas de pastos marinos se consideran ecosistemas estratégicos en la mitigación del cambio climático debido a su alta capacidad de captura y retención de carbono (Herr & Landis, 2014; McLeod *et al.*, 2011). Se estima que las praderas de *Thalassia testudinum* en el Caribe colombiano almacenan un promedio de 241±118 Mg/ha de carbono orgánico, valores bastante por encima del promedio mundial y de los valores hallados para otras locaciones del Caribe. Estas mismas praderas secuestran hasta 0,3 Tg/año de CO_2, equivalentes a ~0,4% de las emisiones provenientes de combustibles fósiles de Colombia (Serrano *et al.*, 2021).

Figura 1-3: Tendencias multidecadales de pH en varias locaciones costeras del continente europeo y su relación con diversas variables ambientales. Tomado de Carstensen & Duarte (2019)



El consenso de la utilidad de las praderas de pastos marinos como sumideros de carbono viene de la suposición de que el carbono que se almacena en estas tiene un origen

alóctono (es decir, que tanto el CO_2 que se transforma en materia orgánica como el carbonato de calcio de los sedimentos se originaron en otro lugar) (Mazarrasa *et al.*, 2015; Saderne, Geraldi, *et al.*, 2019). Sin embargo, el flujo de carbono desde el sistema de carbonatos hacia la pradera está lejos de ser un camino expedito. Los ciclos biogeoquímicos y otros procesos adyacentes que se desarrollan en la pradera son complejos y afectan directamente los flujos de biomasa y nutrientes. En particular, el efecto de la calcificación para el balance de carbono de las praderas aún es objeto de controversia. La precipitación de una unidad de $CaCO_3$ genera la liberación adicional de aproximadamente 0,6 unidades de CO_2 a la atmósfera (Ware *et al.*, 1992). Algunos autores sostienen que esta calcificación en las praderas de pastos marinos ocurre a partir de material alóctono y sólo afecta marginalmente el proceso de captura de carbono (Saderne, Geraldi, *et al.*, 2019). En contraste, otros autores afirman que, al menos en algunas praderas, la calcificación provendría de la recirculación de material autóctono. Bajo este escenario la calcificación – en conjunción con otros fenómenos como la erosión del lecho marino, la descomposición anaeróbica o la eutrofización – podrían anular o revertir al efecto de la fijación biológica de CO_2, convirtiendo una pradera de pastos marinos en fuente neta de CO_2 hacia la atmósfera (Van Dam *et al.*, 2021). Paralelamente, ecosistemas adyacentes – tales como barreras coralinas – pueden ejercer un efecto protector sobre la pradera que incrementaría el desempeño en la captura de carbono por parte de los pastos marinos (Guerra-Vargas *et al.*, 2020).

El efecto combinado de todos estos fenómenos probablemente es variable y altamente dependiente de las condiciones locales y regionales (Mazarrasa *et al.*, 2019; Van Dam *et al.*, 2021). Por tanto, se hace necesario profundizar los esfuerzos de investigación tendientes a resolver y modelar los ciclos biogeoquímicos que gobiernan la transferencia de carbono en las praderas de pastos marinos. Los nuevos hallazgos al respecto podrían ajustar los balances de carbono asignados a dichos ecosistemas, así como mejorar las prácticas existentes para la conservación y restauración de pastos marinos como ecosistema estratégico en la mitigación del cambio climático.

2. Objetivos y metodología

2.1 Objetivo general

Describir cuantitativamente el funcionamiento del sistema de carbonatos y la acumulación de carbono orgánico en pastos marinos del Caribe insular colombiano.

2.2 Objetivos específicos

- Cuantificar la acumulación de carbono orgánico en la biomasa y sedimentos de pastos marinos.
- Cuantificar las diferencias en el comportamiento del sistema de carbonatos entre la pradera de pastos marinos y los fondos arenosos desprovistos de pastos marinos de la misma zona.
- Establecer posibles correlaciones entre la dinámica del sistema de carbonatos y la acumulación de carbono orgánico en la pradera de pastos marinos.

2.3 Metodología

2.3.1 Área de estudio

San Andrés es una isla de origen coralino que hace parte del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Se localiza en el Mar Caribe entre los 12°35’41”N y 12°28’49”N y los 81°41’14”W y 81°44’08”W, a unos 700 km de Cartagena y a 200 km de la costa de Nicaragua y posee una superficie aproximada de 27 km^2. La temperatura media anual es de 27,4°C, con máximos en mayo – junio y mínimos en diciembre – febrero. (IGAC, 1986). La isla tiene una población de aproximadamente 55.000 habitantes (DANE, 2019). El régimen pluviométrico es típicamente monomodal con una precipitación anual promedio de 1884 mm. El período de bajas precipitaciones se presenta en los meses de enero a abril con valores promedio mensual inferiores a 50 mm; y la época húmeda inicia

en mayo y finaliza en diciembre con lluvias mensuales de 157 mm, alcanzando sus máximos en octubre y noviembre. La isla no posee corrientes de agua dulce superficiales permanentes (ríos o arroyos), pero puede presentar escorrentías en épocas de lluvia, algunas de ellas provenientes de la actividad antrópica (Gavio *et al.*, 2010). Todo el territorio de la isla se encuentra dentro de la Reserva de Biosfera Seaflower. Los aspectos ecológicos que caracterizan la isla son: a) el predominio de condiciones oceánicas que promueven la biodiversidad, b) la oferta de agua potable limitada, incluyendo la ausencia de corrientes de agua dulce permanentes y c) una alta relación longitud costa/área terrestre que incrementa la vulnerabilidad a eventos naturales y genera escenarios de baja variabilidad climática. En las costas de la isla se encuentran los Parques Regionales Johnny Cay y Old Point Regional Mangrove Park, este último localizado en una amplia laguna coralina formada por la barrera arrecifal en el costado oriental de la isla (CORALINA-INVEMAR, 2012).

Se estima que alrededor de la isla se encuentran unas 400 hectáreas de pastos marinos. La mayor parte de dicha extensión se distribuye en el interior de la cuenca de la laguna arrecifal, al este y norte de la isla, prácticamente desde la línea de costa hasta una profundidad de 12m. El pasto dominante en las zonas someras hasta una profundidad de cuatro metros es *Thalassia testudinum*, mientras que *Syringodium filiforme* forma amplios y densos rodales domina en profundidades entre 7 y 10m al norte de la isla. Las praderas de la isla suelen tener un componente de algas importante, donde se destacan los géneros *Halimeda*, *Penicillus*, *Caulerpa* y *Avrainvillea*. Se ha constatado la presencia de al menos 22 especies de peces, 20 de moluscos, 16 de esponjas y 13 de crustáceos en las praderas (Diaz *et al.*, 2003).

2.3.2 Ubicación espacial y temporal del muestreo

Se utilizó información secundaria obtenida por la Universidad Nacional de Colombia en el proyecto *Seagrass Restoration as Mitigation Of Ocean Acidification in the Caribbean Region – Blue Carbon Restoration Project"*, desarrollado entre la Universidad Nacional de Colombia y *The Ocean Foundation*. Dentro de este proyecto se seleccionaron tres praderas en proceso de restauración ecológica, localizadas a tres profundidades distintas. Como punto de control se utilizó una sección de sedimento desnudo, sin pasto marino. La localización de las praderas se muestra en la **Tabla 2-1**.

Tabla 2-1: Localización de las praderas de pasto marino muestreadas en la isla de San Andrés

Punto de muestreo	Profundidad (m)	Localización
Pradera somera	0 - 2	12°33’57’’N; 81°41’45’’O
Pradera media agua	2 – 4	12°33’57’’N; 81°41’34’’O
Pradera profunda	4 - 6	12°33’48’’N; 81°41’41’’O
Punto sin pasto	0 - 2	12°33’50’’N; 81°41’42’’O

Se realizaron nueve (9) campañas de muestreo entre noviembre de 2019 y octubre de 2022, con intervalos de aproximadamente tres (3) meses entre cada una. El cronograma original se vio afectado por el advenimiento de la pandemia de Covid-19, razón por la cual los muestreos de 2020 no se encuentran espaciados uniformemente. En cada una de estas campañas se tomaron tres muestras puntuales para cada variable, una por cada profundidad (pradera somera, media y profunda). Adicionalmente, en tres campañas (noviembre de 2019, junio de 2022 y septiembre de 2022) se realizaron series compuestas por tres muestreos diarios durante varios días consecutivos, una en el punto somero y otra en un punto de control sin pasto. En el caso de las muestras de nutrientes (fosfato, nitrato y amonio) y clorofila, se tomó una muestra diaria. Todas las muestras fueron tomadas en el fondo de cada pradera, justo a ras sobre el dosel de pasto marino. El cronograma de muestreos se presenta en la **Tabla 2-2** y **Tabla 2-3**.

Tabla 2-2: Cronograma de los muestreos en serie realizados en la pradera somera y el punto sin pasto entre 2019 y 2022.

Muestreo (Código)	Fechas	
	Pradera somera	**Punto sin pasto**
Noviembre de 2019 (Nov 19)	20/11/19 – 21/11/19	---
Junio de 2022 (Jun 22)	07/06/22 – 09/06/22	07/06/22 – 09/06/22
Septiembre de 2022 (Sep 22)	27/09/22 – 01/10/22	03/10/22 – 05/10/22

Tabla 2-3: Cronograma de los muestreos puntuales realizados en las praderas somera, media y profunda entre 2019 y 2022.

Muestreo (Código)	Fecha	Profundidad pradera		
		Somera	Media	Profunda
Febrero de 2020 (Feb 20)	27/02/2020	X	X	
Diciembre de 2020 (Dic 20)	05/12/2020		X	X
	06/12/2020	X		
Marzo de 2021 (Mar 21)	18/03/2021	X	X	X
Junio de 2021 (Jun 21)	30/06/2021	X	X	X
Octubre de 2021 (Oct 21)	20/10/2021	X	X	X
Febrero de 2022 (Feb 22)	20/02/2022	X	X	X
Junio de 2022 (Jun 22P)	07/06/2022		X	

Para cada uno de los puntos de muestreo se midieron las variables que se presentan en la **Tabla 2-4.**

Tabla 2-4: Variables fisicoquímicas con información primaria

Variable	Método	Bibliografía	Institución Fuente
Temperatura	Sonda *in situ*	Standard Methods N° 2550 B, (APHA, 2017)	UNAL / INVEMAR
pH_{NBS}	Sonda *in situ* (sólo la última campaña)	Standard Methods N° 4500-H B, (APHA, 2017)	INVEMAR
Oxígeno Disuelto	Sonda *in situ*	(APHA, 2017)	UNAL
Profundidad de Secchi	Disco Secchi	---	UNAL
Alcalinidad total	Titulación en celda abierta con determinación por Lagrange	(Bernal, Gómez Batista, *et al.*, 2021)	INVEMAR
Carbono Inorgánico Disuelto	Analizador de carbono inorgánico con detección infrarrojo (LICOR 7000) automatizado (AIRICA) fabricado por Marianda.	(Bernal, Sanchez-Cabeza, *et al.*, 2021)	INVEMAR

Tabla 2-4 (Continuación)

Variable	Método	Bibliografía	Institución Fuente
Nitratos	Reducción con cadmio y método colorimétrico de la sulfanilamida	(Strickland & Parsons, 1972)	INVEMAR
Ortofosfatos	Método colorimétrico del ácido ascórbico	(Strickland & Parsons, 1972)	INVEMAR
Sílice Reactivo	Molibdato-ácido ascórbico según Koroleff	(UNESCO, 1983)	INVEMAR
Biomasa pasto marino	Peso seco	---	UNAL
Biomasa sedimento	Peso seco	---	UNAL
Materia orgánica en sedimento	Método Loss On Ignition (LOI)	---	UNAL

2.3.3 Estimación de la Salinidad en una base diaria

La Salinidad fue calculada analíticamente utilizando la correlación empírica entre Alcalinidad Total, Salinidad y Temperatura para el océano global propuesta por (Lee *et al.*, 2006), la cual se presenta en la ecuación 2.1.

$$(2.1) \qquad SSS = \sqrt{\frac{1}{c}(AT - a - d(SST - 20) - e(SST - 20)^2) + \left(\frac{b}{2c}\right)^2} - \left(\frac{b}{2c}\right) + 35$$

Donde SSS y SST son la Salinidad en UPS y la Temperatura superficial del mar en °C respectivamente, AT es la Alcalinidad Total en µmol/kg y las constantes *a = 2305*; *b = 58,66*; *c = 2,32*; *d = -1,41* y *e = 0,040* son válidas para la franja tropical y subtropical que incluye al mar Caribe. Los valores de cada día de muestreo fueron promediados para obtener los valores de salinidad en una base diaria.

2.3.4 Cálculo del Sistema de Carbonatos

Para hallar las variables derivadas de DIC y AT del sistema de carbonatos (pCO2, pHT, ΩCa, ΩAr, factor de Revelle) se utilizó el programa CO2Sys v2.1 en Excel (Pierrot *et al.*, 2006). Este programa utiliza ecuaciones de equilibrio químico para estimar cuatro variables dependientes y otros cálculos relacionados, a partir de dos variables independientes del sistema de carbonatos. Para ello se alimentó al programa con las dos variables del sistema de carbonatos medidas experimentalmente (DIC y AT), más la Salinidad anteriormente estimada, la Temperatura del agua, la concentración de Ortofosfatos y la concentración de Sílice Reactivo cuando estuviesen disponibles (Zeebe & Wolf-Gradow, 2001). Para ejecutar el programa se utilizaron las constantes K1 y K2 de Mehrbach *et al.* (1973) ajustadas por Dickson & Millero (1987), la constante de disociación de HSO_4^- de Dickson (1990) y la concentración de boro de Uppström (1974). El pH se calculó en la escala de PH_T.

2.3.5 Flujo de CO2 entre la superficie marina y la atmósfera

Para el cálculo del flujo de CO_2 océano – atmósfera se utilizó la Presión Parcial de CO_2 en agua [$pCO_{2(agua}$], la Presión Parcial de CO_2 atmosférico [$pCO_{2(atm)}$] y la Velocidad del viento. La $pCO_{2(agua)}$ se obtuvo a partir del software CO_2Sys. La velocidad del viento se obtuvo a partir de las velocidades promedio mensuales de viento para la estación meteorológica de San Andrés en el sitio web del IDEAM, y la concentración de CO_2 atmosférico a partir de los promedios mensuales publicado en el Global Monitoring Laboratory de la NOAA (estimado global). Para el cálculo se utilizó la ecuación 2.2, que corresponde a la simplificación calculada por Etcheto & Merlivat (1988) según se recoge en Wanninkhof (2014).

$$(2.2) \quad F_{CO_2} = 7{,}7 \times 10^{-4} \cdot (U^2) \cdot \Delta pCO_2$$

Donde F está en términos de mol/m^2·año; ΔpCO_2 = $pCO_{2(agua)}$ - $pCO_{2(atm)}$ expresado en µatm; y U es la velocidad del viento a 10 m de la superficie en m/s.

2.3.6 Tratamiento de datos

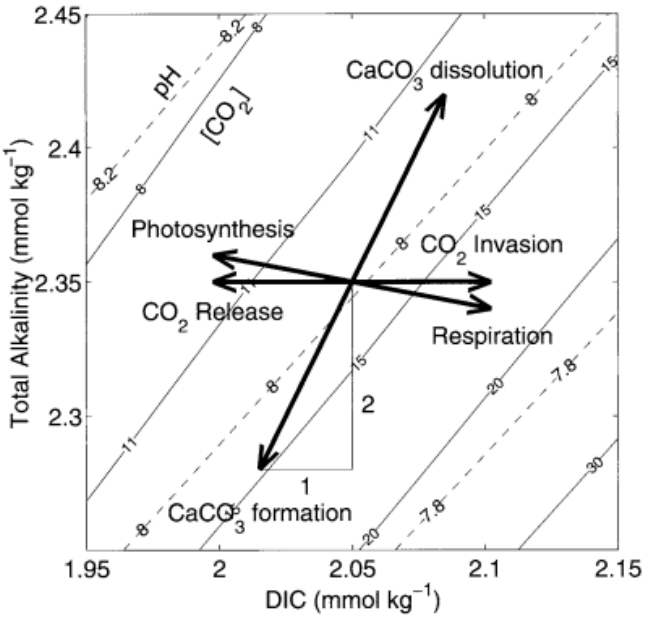
Se realizaron test ANOVA sobre los valores absolutos de AT, DIC, pCO_2 calculado y pH_T calculado, y los residuos de AT y DIC, para evaluar diferencias significativas entre los puntos con pasto y sin pasto, entre diferentes fechas de muestreo, y entre la mañana y la tarde en cada punto. Para evaluar la normalidad de los datos se utilizó la prueba de Shapiro – Wilk y para evaluar la homogeneidad de varianzas se utilizó la prueba de Levene. En los casos en que el ANOVA registró diferencias significativas en comparaciones de más de dos grupos, se utilizó la prueba de Wilcoxon pareado para hallar los grupos significativamente diferentes entre sí.

Se realizaron las correlaciones lineales Alcalinidad Total vs. Salinidad y Carbono Inorgánico Disuelto vs. Salinidad. Para ello se realizó una primera correlación, luego se descartaron los percentiles 1 – 10 y 91 – 100 de los residuos para minimizar la influencia de valores extremos, y se recalculó el ajuste. Con este segundo conjunto de residuos, se hallaron los coeficientes rho de Spearman AT vs. Hora y DIC vs. Hora, y se obtuvo la regresión lineal en la forma $y = mx + b$. Adicionalmente, se realizó un ANOVA para evaluar diferencias significativas en la distribución de estas variables a lo largo del día (grupos Mañana y Tarde) para cada una de las series de muestreo (noviembre de 2019, junio y septiembre de 2022). Los valores de los residuos así obtenidos reducen la variabilidad asociada a fenómenos físicos y fenómenos a gran escala, tales como la dilución o la mezcla de masas de agua, en los cuales la Salinidad puede ser utilizada como indicador. Se espera entonces que la variabilidad de los residuos de AT y DIC obedezcan principalmente a fenómenos locales tales como la actividad biológica.

El cambio en la Alcalinidad Total y el Carbono Inorgánico Disuelto puede ser representado como un vector en un plano AT vs. DIC. La magnitud y dirección de este vector refleja la combinación lineal entre los diferentes procesos que se hacen presentes en la columna de agua, y que son susceptibles de afectar el ciclo del carbono. Por ejemplo, el proceso de calcificación retira una unidad de DIC, pero también dos unidades de AT (las dos cargas negativas del carbonato), provocando una disminución del pH y un aumento de la concentración de CO_2 disuelto. El intercambio de CO_2 con la atmósfera no afecta directamente los niveles de AT. Por otra parte, la fotosíntesis produce un pequeño cambio en la AT, generado por los iones (principalmente amonio, nitrato y fosfato) que son

tomados del medio para formar la materia orgánica. Un resumen de lo anteriormente expuesto se muestra en la **Figura 2-1**.

Figura 2-1: Efecto de los diferentes procesos (indicados por las flechas) sobre el DIC y la AT. Las líneas sólidas y discontinuas indican los niveles de CO2 disuelto (en µmol/kg) y de pH, respectivamente, como función del DIC y la AT. Tomado de: Zeebe & Wolf-Gradow (2001) p.7



Tomando como unidad estándar 1m^2 de pradera a 2 m de profundidad es posible transformar las concentraciones de las diferentes especies químicas en flujos por unidad de área. Por tanto, se puede determinar la contribución de cada proceso mediante el siguiente sistema de ecuaciones lineales 2.3.

$$(2.3) \quad \begin{aligned} \Delta DIC + F_{CO_2} &= -x - y \\ \Delta AT &= Kx - 2y \end{aligned}$$

Donde Δ representa las tasas de cambio promedio en mmol/m^{2}h de DIC y AT, ***x*** es la productividad primaria neta e ***y*** es la calcificación neta. Por convención el signo positivo del flujo de CO_2 se define en la dirección del mar hacia la atmósfera. Queda entonces por determinar los valores de ΔDIC, ΔAT, FCO_2 y la constante K, que relaciona los consumos de AT y DIC en la productividad primaria.

La estimación de las tasas de ΔDIC, ΔAT y FCO_2 se abordó mediante las regresiones lineales ($y = mx + b$) para Residuos AT vs. Hora y Residuos DIC vs. Hora se obtuvieron las tasas de cambio en la AT y el DIC no dependientes de Salinidad para cada uno de los puntos de muestreo, las cuales corresponden a las pendientes *m* calculadas sobre una base horaria. El FCO_2 se estimó realizando la regresión lineal FCO_2 vs. Hora y tomando el valor promedio de la función a lo largo del día y realizando las conversiones a la escala temporal pertinente.

Para estimar el valor de la constante K en ambos métodos se utilizaron los coeficientes publicados en (Middelburg *et al.*, 2020) para la productividad primaria a partir de nitrato, y para la productividad primaria a partir de amonio como fuentes de nitrógeno. La combinación exacta de coeficientes a utilizar se determinó a partir de las ecuaciones 2.4, 2.5 y 2.6.

$$K = fNO_3^- \cdot (p + n) \; + \; fNH_4^+ \cdot (p - n) \tag{2.4}$$

$$fNO_3^{-2} = \frac{[NO_3^-]}{[NO_3^-] + [NH_4^+]} \tag{2.5}$$

$$fNH_4^+ = \frac{[NH_4^+]}{[NO_3^-] + [NH_4^+]} \tag{2.6}$$

Donde los valores n = N/C y p = P/C para la materia orgánica se obtuvieron a partir de la razón de Redfield, y las concentraciones de nitrato y amonio se midieron experimentalmente al menos una vez por punto de monitoreo y campaña. El resumen de las analíticas se muestra en la **Tabla 2-5**.

Tabla 2-5: Variables fisicoquímicas a calcular analíticamente

Variable	Método	Bibliografía
Salinidad	Correlación empírica	(Lee *et al.*, 2006)
Sistema de carbonatos [pH_T, $CO_{2(w)}$]	CO2SYS v2.1 en Excel	(Pierrot *et al.*, 2006)
Flujo de CO_2 océano - atmósfera	Cálculo numérico	(Wanninkhof, 2014)
pCO_2 (atm)	Set de datos	NOAA GLM
Régimen de vientos	Set de datos	IDEAM

3. Resultados

3.1 Valores en el punto somero

Durante el primer muestreo de la época lluviosa (noviembre de 2019) se observaron valores de pH_T menores a 8,00 Unidades y valores de pCO_2 superiores a la pCO_2 atmosférica, de tal forma que la zona se comportó como una fuente neta de carbono hacia la atmósfera (**Figura 3-1**). La variación entre el 1er y el 2do día de muestreo se debió principalmente a un repentino descenso en los valores de Alcalinidad Total. Durante este muestreo no se realizó contraste con un punto libre de pasto marino.

Durante el muestreo de junio de 2022 se observó un comportamiento similar entre los diferentes días de muestreo, y entre el punto con pasto y el punto sin pasto marino (**Figura 3-2** y **Figura 3-3**. Durante prácticamente la totalidad de los muestreos la zona se comportó como un sumidero de CO_2, mostrando ΔpCO_2 de hasta 170 µatm entre el agua y la atmósfera. El pH presentó valores entre 8,00 y 8,20 Unidades y el Carbono Inorgánico Disuelto presentó valores bajos (<2000 µmol/kg) en la mayoría de los muestreos.

Durante el muestreo de septiembre – octubre de 2022 se presentaron valores muy variables en todos los componentes del sistema de carbonatos, especialmente en el punto con pasto marino. En este punto los días 2 y 4 tuvieron un comportamiento similar a lo largo del día, pero con valores absolutos muy disímiles entre ambos. En el día 3 se presentó un comportamiento atípico, marcado por valores bajos de DIC en la mañana y en la tarde, pero muy altos a medio día, lo que permite sospechar que hubo alguna anormalidad en la pradera durante ese día (**Figura 3-4**). En la zona sin pasto el comportamiento fue bastante más similar a lo observado durante la campaña de junio, pero con valores de DIC ligeramente mayores (**Figura 3-5**). Los flujos de CO_2 entre el océano y la atmósfera también fueron muy variables, comportándose ambos puntos como sumidero de carbono en unos días, y como fuente en otros.

Figura 3-1: Comportamiento de la Alcalinidad Total (ar. izq.), el Carbono Inorgánico Disuelto (ar. der.), la Presión Parcial de CO_2 (ab. izq.) y el pH_T (ab. der.) durante el muestreo de noviembre de 2019 en el punto con pasto. La línea negra indica la concentración promedio de CO_2 atmosférico en el mes del muestreo.

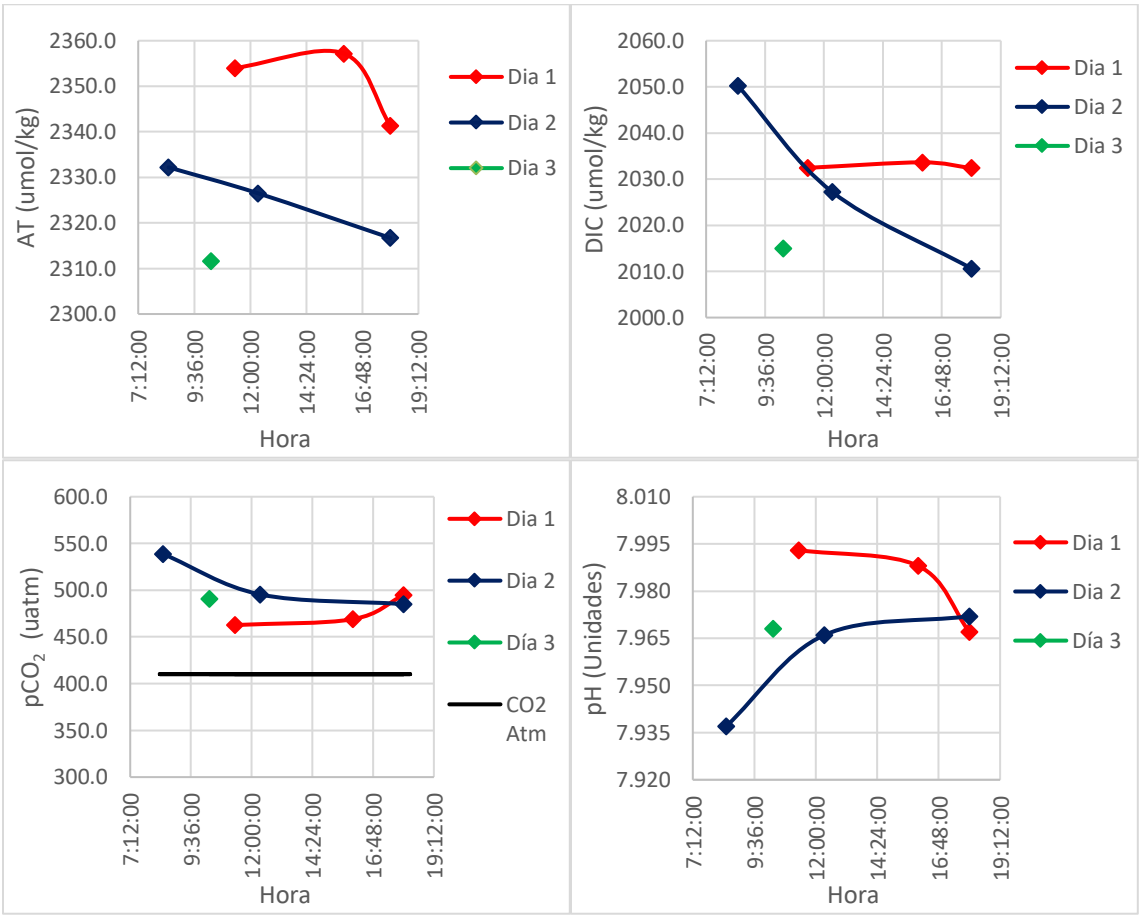


Figura 3-2: Comportamiento de la Alcalinidad Total (ar. izq.), el Carbono Inorgánico Disuelto (ar. der.), la Presión Parcial de CO_2 (ab. izq.) y el pH (ab. der.) durante el muestreo de junio de 2022 en el punto con pasto. La línea negra indica la concentración promedio de CO_2 atmosférico en el mes del muestreo.

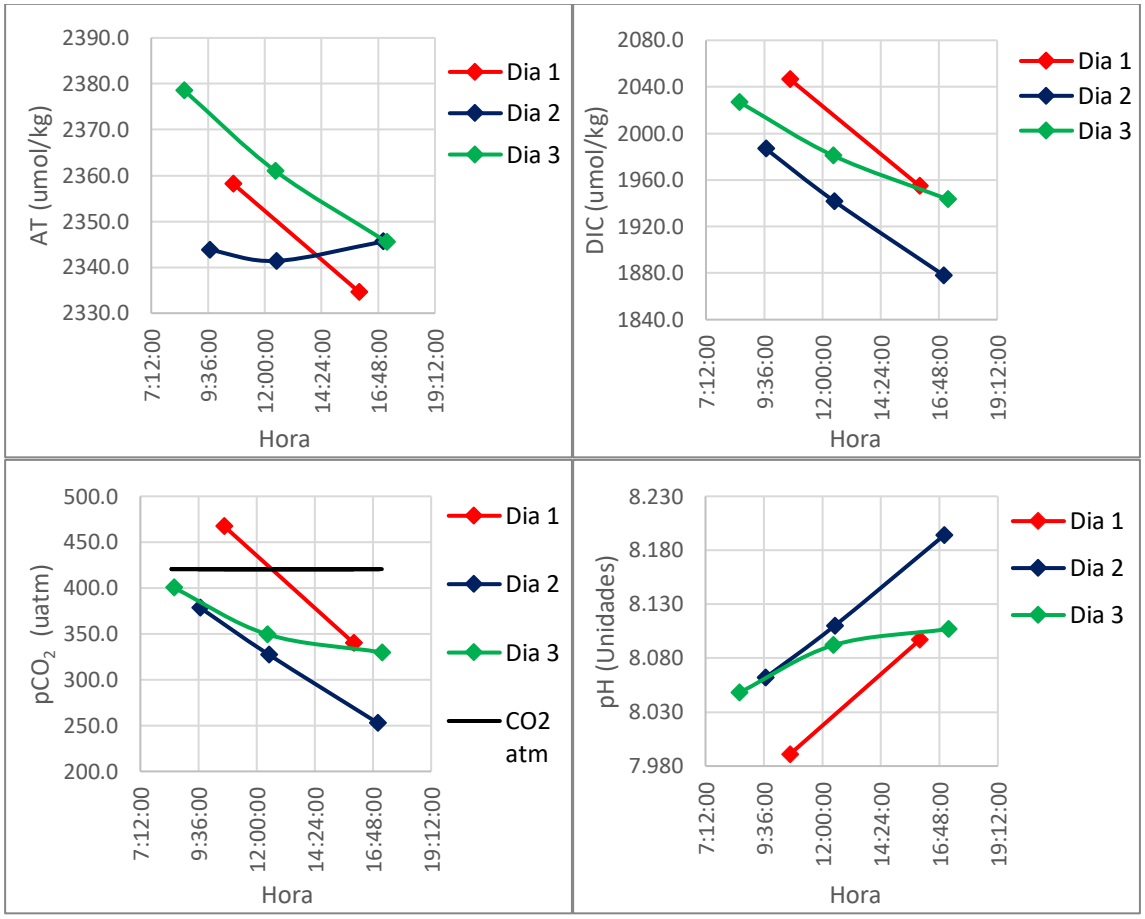


Figura 3-3: Comportamiento de la Alcalinidad Total (ar. izq.), el Carbono Inorgánico Disuelto (ar. der.), la Presión Parcial de CO_2 (ab. izq.) y el pH (ab. der.) durante el muestreo de junio de 2022 en el punto sin pasto. La línea negra indica la concentración promedio de CO_2 atmosférico en el mes del muestreo.

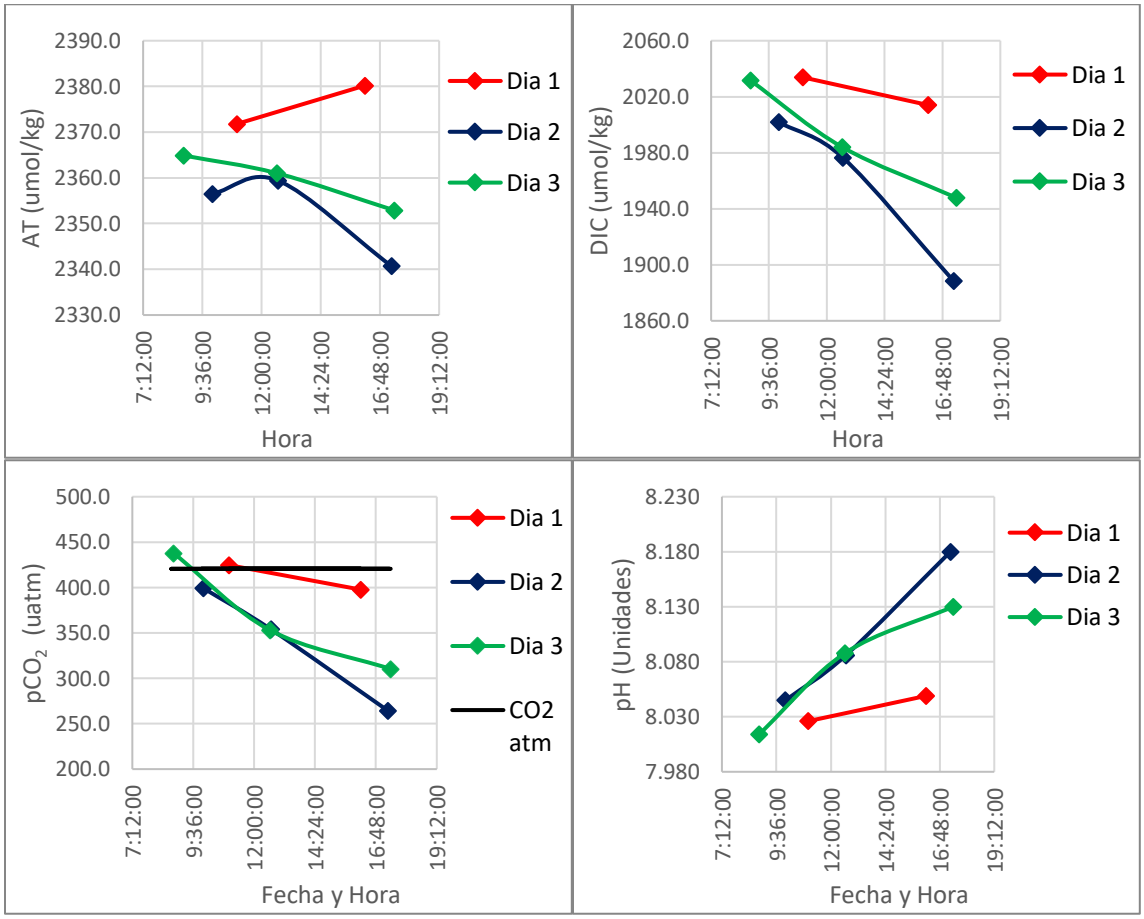


Figura 3-4: Comportamiento de la Alcalinidad Total (ar. izq.), el Carbono Inorgánico Disuelto (ar. der.), la Presión Parcial de CO_2 (ab. izq.) y el pH (ab. der.) durante el muestreo de septiembre de 2022 en el punto con pasto. La línea negra indica la concentración promedio de CO_2 atmosférico en el mes del muestreo.

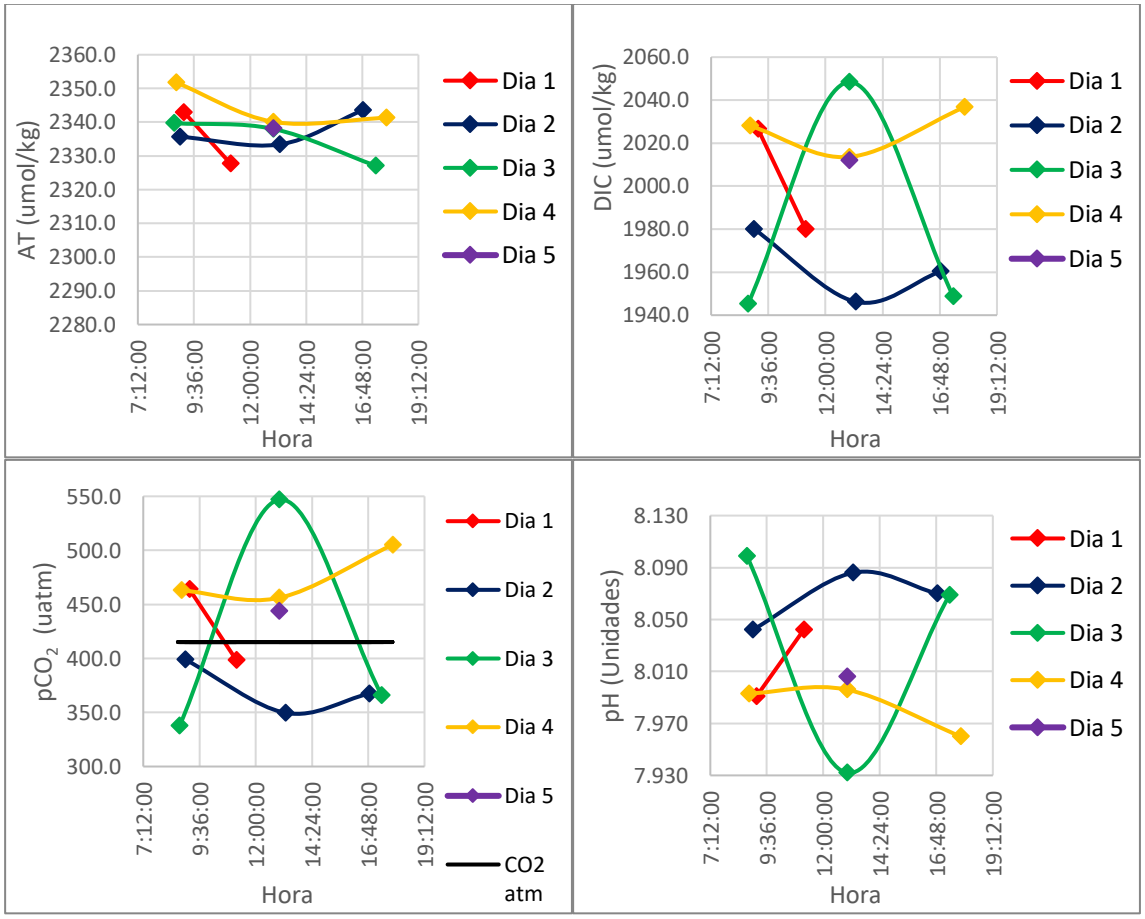
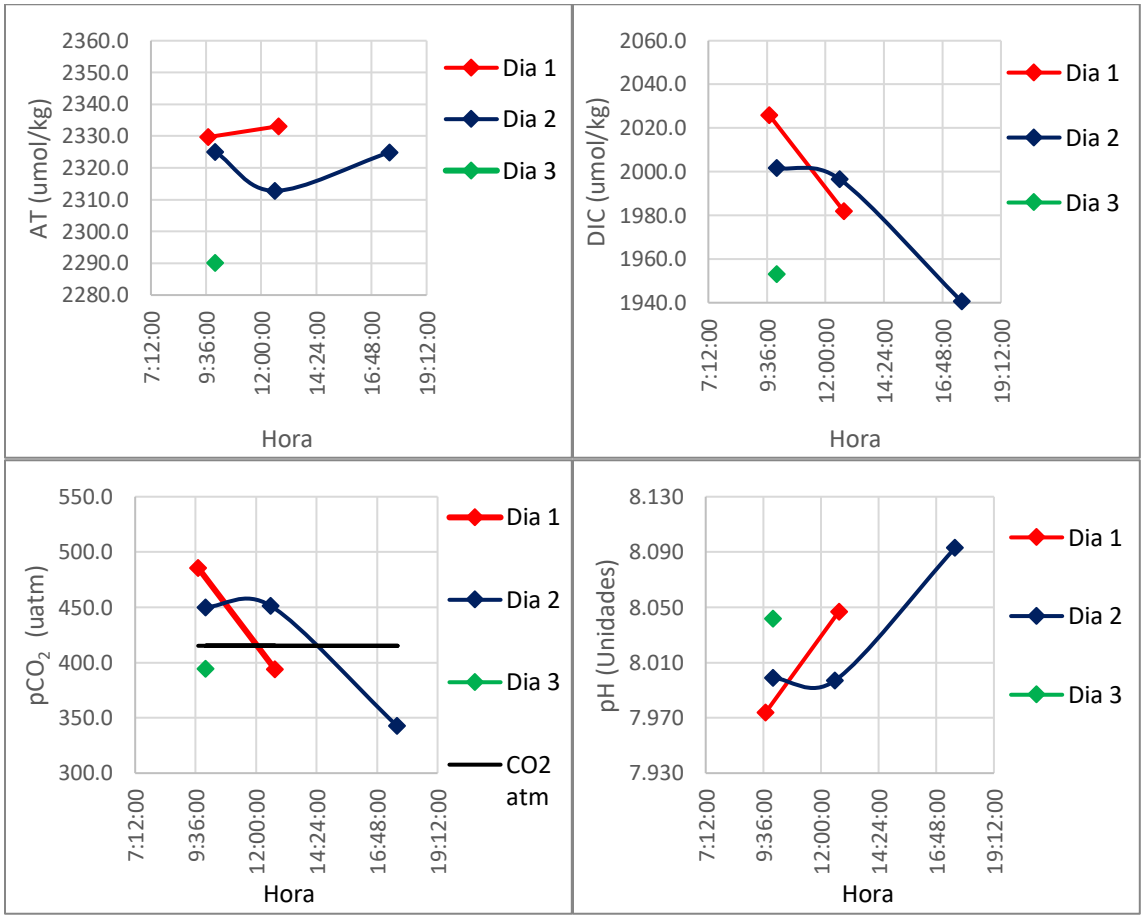


Figura 3-5: Comportamiento de la Alcalinidad Total (ar. izq.), el Carbono Inorgánico Disuelto (ar. der.), la Presión Parcial de CO_2 (ab. izq.) y el pH (ab. der.) durante el muestreo de septiembre de 2022 en el punto sin pasto. La línea negra indica la concentración promedio de CO_2 atmosférico en el mes del muestreo



3.2 Variación estacional en el punto somero

Se encontraron diferencias significativas en los valores de pH_T calculado en la pradera de *Thalassia testudinum* entre los tres periodos de muestreo: (junio de 2019 vs. junio de 2022 vs. septiembre de 2022 (ANOVA, $p<0.05$; Wilcoxon, $p<0.05$ en todos los casos). Estas diferencias estuvieron mediadas principalmente por la variación en la AT, que fue significativamente mayor durante el periodo de junio de 2022 con respecto a septiembre; y en el DIC, que fue significativamente mayor en noviembre de 2019 con respecto a junio de 2022 (ANOVA, $p<0.05$ en ambos casos). Esto sugiere una dependencia estacional en

el ciclo de los carbonatos, con valores más bajos de carbono, y pH_T más alcalinos durante la época de junio, y el proceso inverso durante la época de septiembre hasta noviembre, pero se requiere de estudios más extensos para validar esta afirmación. Este cambio también se vio reflejado en los flujos de CO_2 hacia la atmósfera, pues el punto se comportó como un sumidero en junio de 2022, como una fuente de carbono en noviembre de 2019, y presentó valores cercanos a la neutralidad en septiembre de 2022 (ANOVA, $p<0.05$; Wilcoxon, $p<0.05$ en todos los casos). En contraste, sólo existieron diferencias significativas en el valor de la AT en el punto sin pasto (junio de 2022 vs. septiembre de 2022; ANOVA, $p>0.05$). Ninguno de las variables restantes presentó diferencias significativas entre las dos épocas en el punto sin pasto. Tampoco se registraron diferencias significativas entre el punto con pasto y el punto sin pasto en ninguno de los dos muestreos en los que la medición se hizo de forma simultánea. Sin embargo, se registraron efectos cruzados en el valor de la AT, entre la temporada de muestreo y la presencia de pasto marino (ANOVA de dos vías, $p<0.05$ para el efecto de dos variables). La información se presenta en la **Tabla 3-1**.

Tabla 3-1: Valores (promedio ± desviación estándar) para los cuatro principales componentes del sistema de carbonatos y los flujos de CO_2 en los puntos con pasto y sin pasto durante diferentes épocas. Los valores positivos de FCO_2 indican flujos hacia la atmósfera.

Temporada	AT (µmol/kg)	DIC (µmol/kg)	pH_T (Unidades)	pCO_2 (µatm)	FCO_2 (µmol/m²h)
Nov-19 Pasto (n=7)	2334,2±17,6	2028,8±13,1	7,971±0,018	490,1±24,8	142,3±44,2
Jun-22 Pasto (n=8)	2351,1±14,1	1969,9±53,0	8,089±0,059	354,5±62,9	-175,8±167,3
Sep-22 Pasto (n=11)	2338,3±6,8	1993,8±38,1	8,024±0,053	424,1±65,5	15,9±75,6
Jun-22 Sin Pasto (n=8)	2360,9±12,0	1984,8±48,5	8,077±0,058	368,0±60,0	-139,9±159,6
Sep-22 Sin Pasto (n=6)	2319,3±15,8	1983,3±31,8	8,026±0,043	419,1±51,4	14,4±190,9

3.3 Variación diaria en el punto somero

Las correlaciones entre la hora de toma de la muestra, el DIC y la AT se presentan en la **Figura 3-6** y **Figura 3-7**. En la **Tabla 3-2** se presentan los coeficientes de Spearman para estas mismas correlaciones. Se detectó una correlación significativa entre el Carbono

Inorgánico Disuelto y la hora de toma de la muestra durante junio de 2022; tanto en el punto con pasto (Coeficiente de Spearman: rho = -0.809; p<0,05) como en el punto sin pasto (Coeficiente de Spearman: rho = -0.738; p<0,05), lo que indica un descenso de las concentraciones de carbono inorgánico en el transcurso del día. Hubo correlaciones notables en los valores de DIC de septiembre de 2022 en el punto sin pasto, pero dicha correlación no alcanzó el nivel de significancia (p=0,08). Por último, no existieron diferencias significativas entre ninguna de las réplicas (días de muestreo) dentro de ninguno de los puntos analizados, en ninguna de las cuatro variables (ANOVA, p>0,05).

Figura 3-6: Correlaciones lineales entre la Alcalinidad Total (arriba), el Carbono Inorgánico Disuelto (centro) y el flujo de CO2 (abajo) vs. la hora del día para los puntos con pasto.

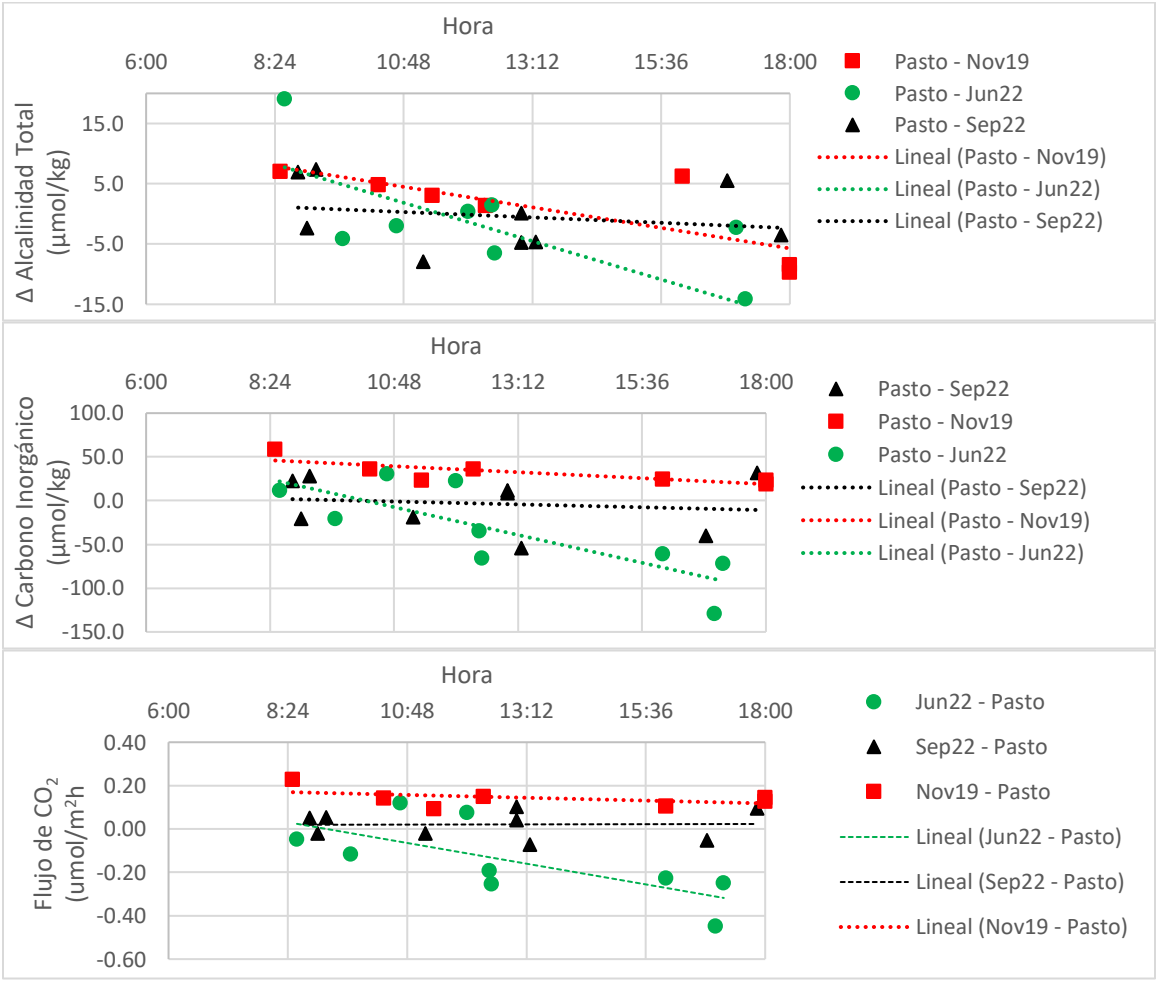


Figura 3-7: Correlaciones lineales entre la Alcalinidad Total (arriba), el Carbono Inorgánico Disuelto (centro) y el flujo de CO2 (abajo) vs. la hora del día para los puntos sin pasto.

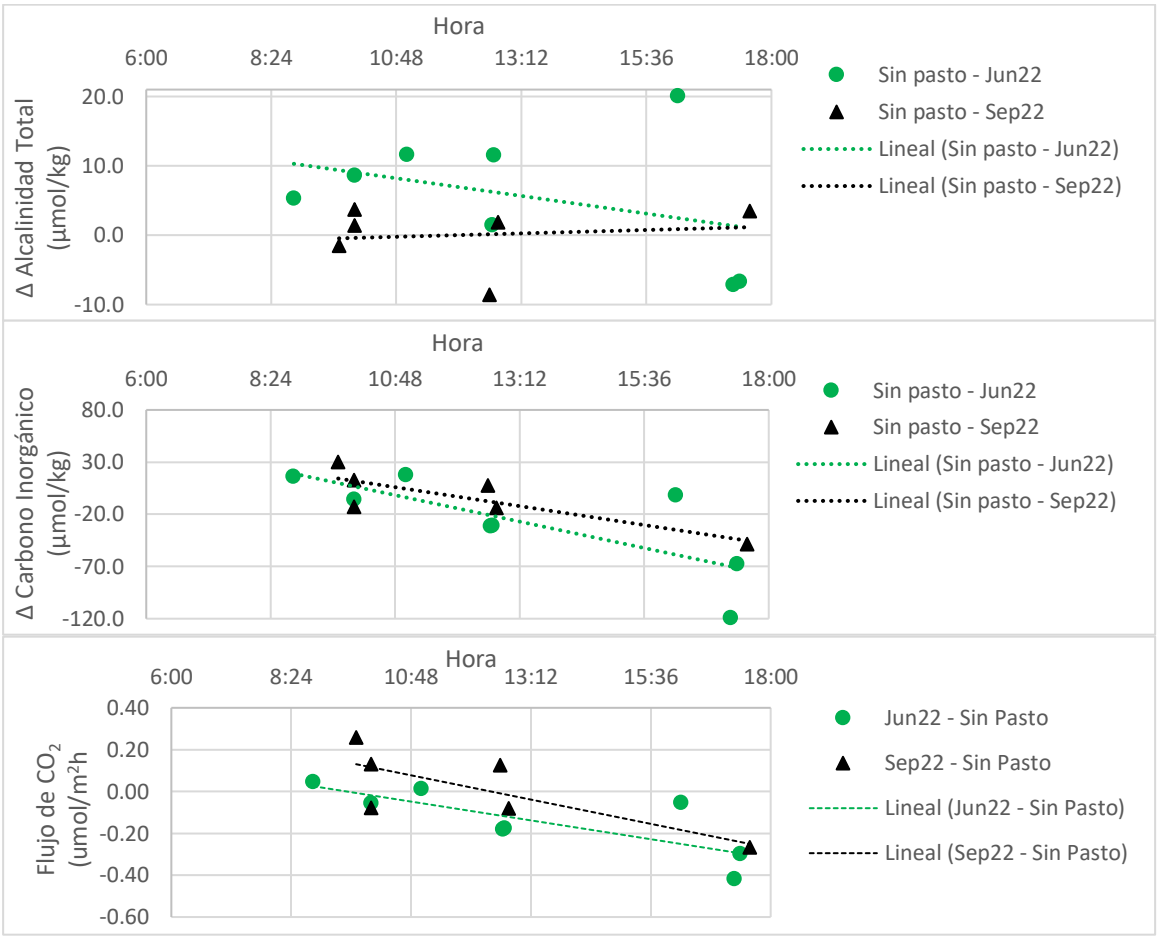


Tabla 3-2: Coeficientes rho de Spearman para la relación entre la hora de toma de la muestra, la Alcalinidad Total y el Carbono Inorgánico Disuelto en los puntos con pasto y sin pasto. Grado de significancia: * indica p<0,10; ** indica p<0,05.

Temporada / Punto	AT vs. Hora (rho)	DIC vs. Hora (rho)
Noviembre 2019 / Pasto	0,162	-0,414
Junio 2022 / Pasto	-0,452	-0,809**
Junio 2022 / Sin pasto	-0,429	-0,738**
Septiembre 2022 / Pasto	-0,176	0,035
Septiembre 2022 / Sin pasto	0,000	-0,754*

3.4 Residuos de Alcalinidad Total y Carbono Inorgánico Disuelto

El valor promedio y desviación estándar de los residuos en cada una de las temporadas de muestreo se presenta en la **Tabla 3-3**. Los valores positivos indican acumulación de AT y DIC con respecto al nivel promedio, y los valores negativos, consumo de estas mismas variables. La AT mantuvo un nivel relativamente constante, excepto en el punto sin pasto de junio de 2022, donde hubo acumulación neta, y en el punto con pasto de la misma temporada, donde, por el contrario, se presentó consumo neto. En cuanto al DIC, durante los muestreos de septiembre de 2019 se presentaron consumos netos muy bajos, cercanos a la neutralidad. Durante junio de 2022 hubo consumos netos elevados en ambos puntos, y durante noviembre de 2019 una liberación neta considerable.

El análisis de los residuos de DIC y AT permitió reducir la variabilidad asociada a los posibles cambios de Salinidad entre los diferentes días de muestreo en cada temporada. En la **Tabla 3-4** se muestran los coeficientes de Spearman entre la hora del día y dichos residuos, para cada uno de los escenarios muestreados. Se obtuvieron correlaciones estadísticamente significativas (Coeficiente de Spearman; $p<0,05$) para los residuos de AT en noviembre de 2019 y en el punto con pasto de junio de 2022. Y para el DIC en todos los puntos excepto el punto con pasto de septiembre de 2022. Sólo una de las correlaciones, el punto sin pasto de junio de 2022 perdió nivel de significancia con respecto a la realizada con los valores absolutos de DIC (Coeficiente de Spearman; $p=0,06$).

Tabla 3-3: Valores (promedio ± desviación estándar) para los residuos de AT y DIC en los puntos con pasto y sin pasto durante diferentes épocas.

Temporada / Punto	Residuos AT (µmol/kg)	Residuos DIC (µmol/kg)
Noviembre 2019 / Pasto	0.67±6.89	31.66±13.73
Junio 2022 / Pasto	-3.70±12.04	-35.13±52.26
Junio 2022 / Sin pasto	5.62±9.40	-27.50±46.50
Septiembre 2022 / Pasto	-0.30±5.67	-3.26±31.04
Septiembre 2022 / Sin pasto	0.04±4.64	-3.88±27.30

Tabla 3-4: Coeficientes rho de Spearman para la relación entre la hora de toma de la muestra, y los residuos de Alcalinidad Total y Carbono Inorgánico Disuelto en los puntos con pasto y sin pasto. Grado de significancia: * indica p<0,10; ** indica p<0,05.

Temporada / Punto	Residuos AT vs. Hora (rho)	Residuos DIC vs. Hora (rho)
Noviembre 2019 / Pasto	-0,775**	-0,883**
Junio 2022 / Pasto	-0,650**	-0,833**
Junio 2022 / Sin pasto	-0,333	-0,714*
Septiembre 2022 / Pasto	-0,318	-0,125
Septiembre 2022 / Sin pasto	0,290	-0,899**

3.5 Estimación de los balances de carbono

Los resultados para el ΔDIC, ΔAT y FCO_2 se presentan en la **Tabla 3-5**. Todos los puntos presentan ΔDIC negativos, consistentes con un consumo neto de carbono, ya sea mediante productividad primaria o calcificación, presentándose las mayores tasas de cambio durante junio de 2022. El ΔAT también presentó valores negativos en casi todos los puntos, aunque de menor magnitud que el DIC. El flujo estimado de CO_2 representó en todos los casos un aporte entre 1 y 2 órdenes de magnitud inferior al total del cambio en el carbono inorgánico.

Tabla 3-5: Valores predichos por regresión lineal para el ΔAT, ΔDIC y FCO_2 en cada uno de los puntos de muestreo y temporadas.

Muestreo	ΔAT (mmol/m^{2}h)	ΔDIC (mmol/m^{2}h)	FCO2 (mmol/m^{2}h)
Nov19 - Pasto	-1,42	-2,85	-0,01
Jun22 - Pasto	-2,65	-13,25	-0,04
Jun22 - Sin pasto	-1,06	-10,55	-0,04
Sep22 - Pasto	-0,37	-1,37	0,00
Sep22 - Sin pasto	0,20	-7,55	-0,05

En la **Tabla 3-6** se presenta el cálculo de los valores del coeficiente de cambio en la Alcalinidad Total producto de la Productividad Primaria (K). La mayoría de los valores de nitrato y amonio estuvieron bajo el límite de detección, por lo cual resulta preponderante sólo una de las dos posibles fuentes de nitrógeno. Sólo en el punto con pasto durante junio de 2022 los valores de nitrato y amonio fueron muy similares, por lo que, suponiendo que la toma de nitrógeno sea proporcional a estas concentraciones, el efecto de la

Productividad Primaria sobre la Alcalinidad Total prácticamente queda cancelado. Los signos de los coeficientes están dados sobre la base de la incorporación de una unidad de carbono en la materia orgánica. El signo de los coeficientes depende principalmente de la fuente de nitrógeno utilizada, pues el amonio y el nitrato tienen efectos contrarios sobre la AT (Soetaert *et al.*, 2007).

Tabla 3-6: Valores promedio y proporción de nitrato y amonio en los puntos de muestreo con pasto y sin pasto. El coeficiente K se ha calculado con los valores de Middelburg *et al.* (2020). ** indica valores por debajo del límite de detección del método.

Muestreo	Promedio $[NH_4^+]$ (µmol N/kg)	Promedio $[NO_3^-]$ (µmol N/kg)	Fracción $[NH_4^+]$	Fracción $[NO_3^-]$	Valor K (ΔAT/ -ΔDIC)
Nov19 - Pasto	**	0,40	0%	100%	0,1604
Jun22 - Pasto	1,40	1,02	57,8%	42,2%	-0,0141
Jun22 - Sin pasto	0,82	**	100%	0%	-0,1415
Sep22 - Pasto	**	0,12	0%	100%	0,1604
Sep22 - Sin pasto	**	0,25	0%	100%	0,1604

Conociendo los ΔAT, ΔDIC, FCO_2 y K se puede resolver el sistema de ecuaciones planteado anteriormente para cada uno de los puntos y temporadas de muestreo. Las soluciones de este sistema para las tasas de productividad primaria neta y calcificación neta en cada punto se muestran en la **Tabla 3-7**.

Tabla 3-7: Estimaciones de Productividad Primaria Neta (PPN) y Calcificación Neta (CN) en cada uno de los puntos de muestreo y temporadas.

Muestreo	PPN (mmol/m2h)	CN (mmol/m2h)	Relación CN / PPN
Nov19 - Pasto	1,98	0,87	0,44
Jun22 - Pasto	12,05	1,24	0,18
Jun22 - Sin pasto	10,82	-0,23	-0,02
Sep22 - Pasto	1,09	0,27	0,25
Sep22 - Sin pasto	7,13	0,47	0,07

Los resultados sugieren que la productividad primaria neta es mayor cerca del mes de junio y se reduce significativamente entre los meses de septiembre y noviembre. Este

comportamiento podría representar una tendencia anual, puesto que el patrón se repitió tanto en los muestreos de 2019 como en los de 2022. En particular, aunque todos los puntos analizados presentaron productividad primaria neta positiva, el muestreo en la pradera durante septiembre de 2022 presentó una productividad primaria muy baja, unido a bajas tasas de calcificación y altos flujos de CO_2 hacia la atmósfera, condiciones que podrían indicar un fenómeno de remineralización (respiración o descomposición de materia orgánica) bastante notable durante los días del muestreo.

Los resultados sugieren que sobre la pradera las tasas de calcificación son más elevadas que sobre el suelo arenoso, siendo este comportamiento especialmente notable en junio de 2022. La excepción parece ser la temporada de septiembre – octubre de 2022, donde las tasas de productividad primaria y calcificación fueron bajas. En cuanto a noviembre de 2019, mostró una tasa de calcificación menor a la de junio de 2022 en el mismo punto, pero mayor a cualquiera de los puntos sin pradera. Sin embargo, sólo en junio de 2022 se registró una disolución neta de $CaCO_3$ en el punto sin pasto marino.

3.6 Seguimiento a praderas somera, media agua y profunda en los muestreos puntuales

Los resultados de los muestreos puntuales practicados a las praderas somera, media agua y profunda entre los años 2019 y 2022 se muestran en la **Figura 3-8**. En la **Tabla 3-8** se muestran los valores promedio para los cuatro componentes principales del sistema de carbonatos en los muestreos puntuales por profundidad. Los resultados sugieren que existe una mayor acumulación de carbono inorgánico en función de la profundidad de la pradera, pero los resultados sólo fueron estadísticamente significativos para el pH_T y la pCO_2 (ANOVA, $p<0,05$). La prueba de Wilcoxon pareado sugiere que las mayores diferencias se encuentran entre la pradera de profundidad media y la profunda. Los valores promedio en el punto somero para estos muestreos puntuales fueron ligeramente mayores que los obtenidos para el mismo punto durante las series, lo cual, de acuerdo con los análisis anteriormente realizados, puede explicarse en el hecho de que la mayoría de los muestreos puntuales se tomaron en horas de la mañana.

Figura 3-8: Alcalinidad Total (AT), Carbono Inorgánico Disuelto (DIC), pH Total (pHT) y Presión Parcial de CO_2 (pCO_2) en los muestreos puntuales para los puntos somero, medio y profundo de la pradera de pasto marino

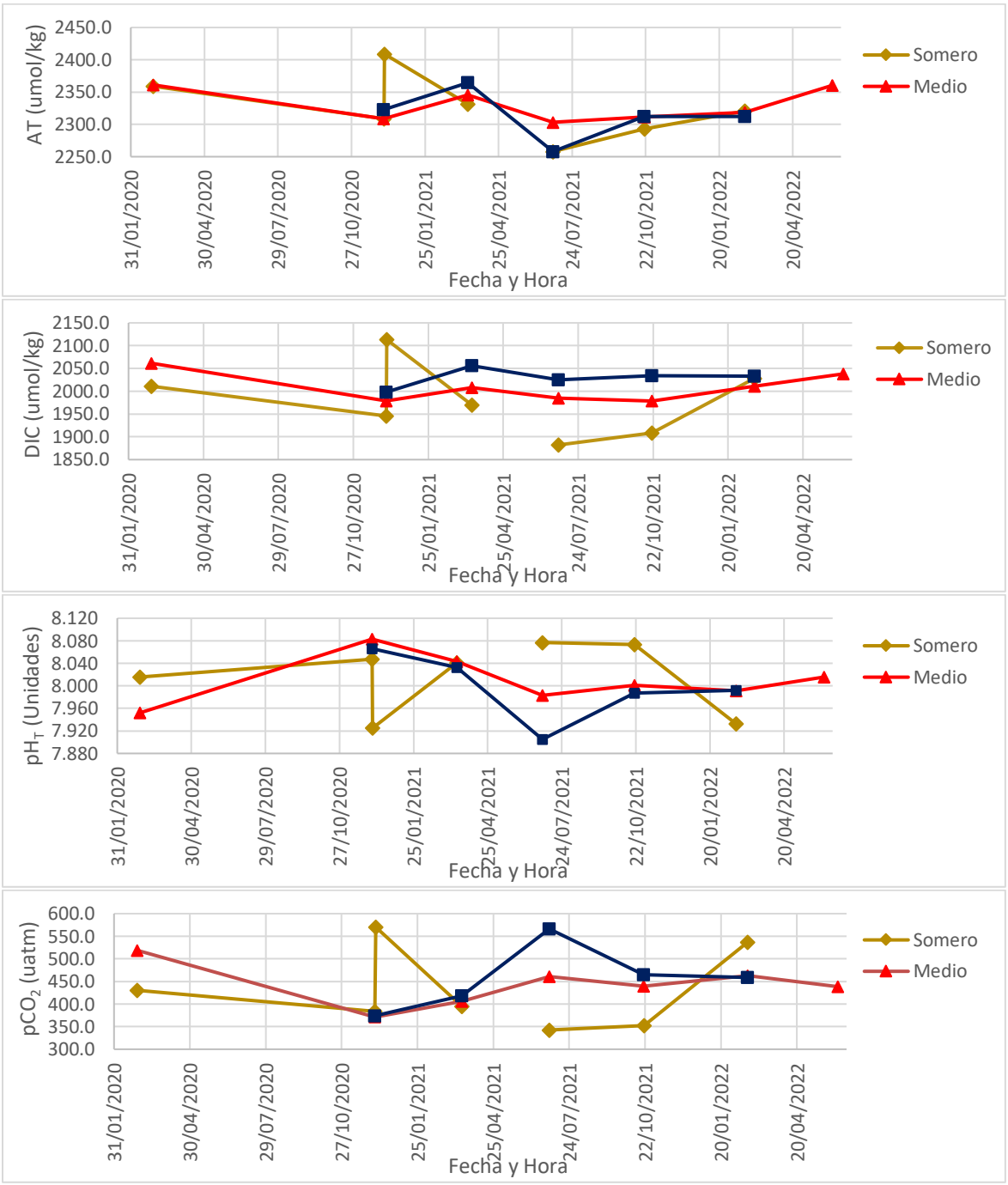


Tabla 3-8: Valores (promedio ± desviación estándar) para los cuatro principales componentes del sistema de carbonatos y los flujos de CO_2 en las praderas somera, media y profunda en el periodo 2019 – 2022. Los valores positivos de FCO_2 indican flujos hacia la atmósfera.

Profundidad	AT (µmol/kg)	DIC (µmol/kg)	pH_T (Unidades)	pCO_2 (µatm)	FCO_2 (µmol/m^{2}h)
Somero	2325,8±48,3	1979,9±78,5	8,037±0,070	411,3±91,6	18,4±413,4
Medio	2329,9±25,1	2008,9±31,7	8,001±0,025	450,2±35,0	151,5±180,1
Profundo	2313,9±37,9	2029,1±20,8	7,947±0,047	523,5±65,4	433,0±181,9

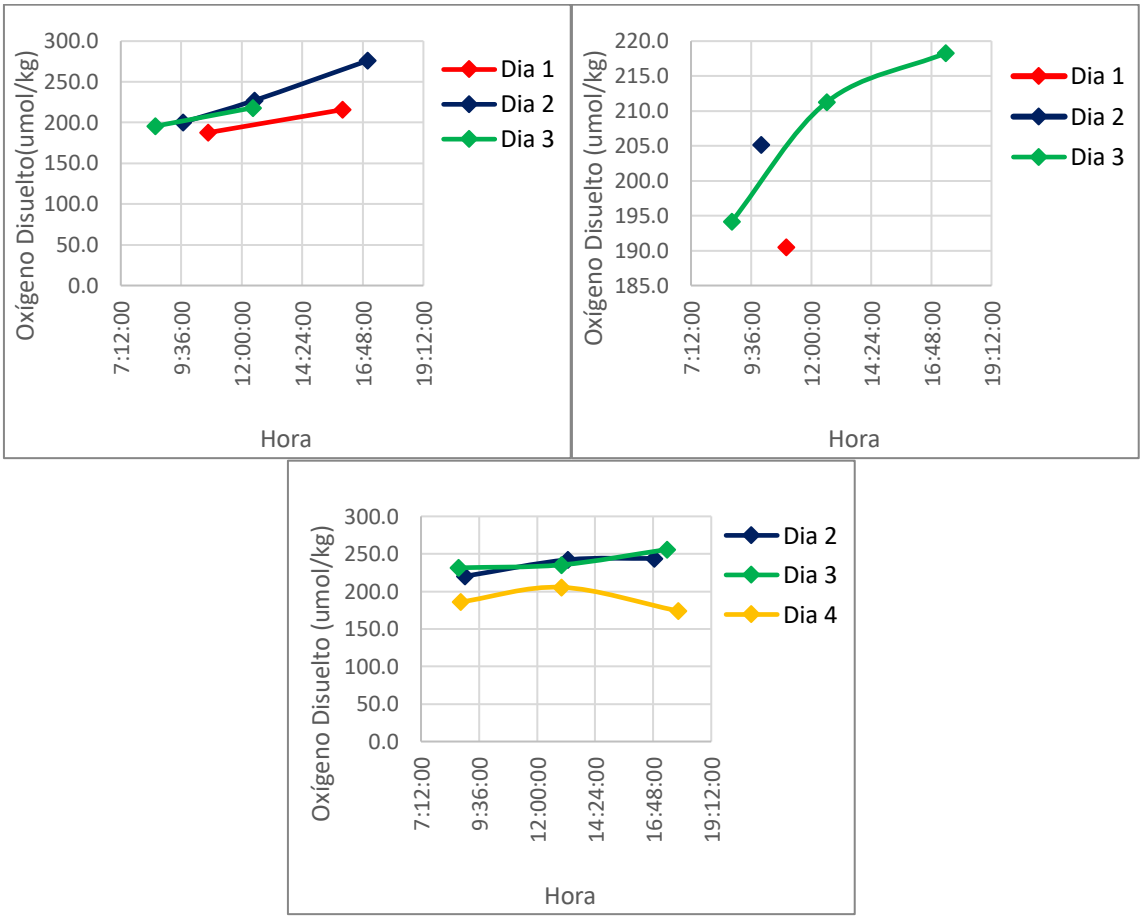
3.7 Oxígeno disuelto

No se registraron diferencias significativas en los valores de oxígeno disuelto entre ninguna de las tres series disponibles (ANOVA, $p > 0,05$). Durante junio de 2022 se registró una fuerte dependencia de la hora del día, con valores más bajos iniciando la mañana y más altos finalizando la tarde, tanto en el punto con pasto como sin pasto (Spearman, rho = 0,78 y 0,70 respectivamente). La falta de significancia en el punto sin pasto es atribuible al escaso número de datos. En contraste, durante septiembre de 2022 la concentración de oxígeno fue mucho menos dependiente de la variación horaria (Spearman, rho = 0,26). La información se muestra en la **Tabla 3-9** y la **Figura 3-9**.

Tabla 3-9: Valores (promedio ± desviación estándar) y coeficientes rho de Spearman para la correlación con la hora de toma de la muestra para el oxígeno disuelto en los puntos con pasto y sin pasto durante diferentes épocas.

Temporada / Punto	Oxígeno Disuelto (µmol/kg)	Oxígeno Disuelto vs. Hora (rho)
Junio 2022 / Pasto	217,3±29,4	0,786****
Junio 2022 / Sin pasto	203,9±11,6	0,700
Septiembre 2022 / Pasto	221,6±27,8	0,259*

Figura 3-9: Comportamiento del oxígeno disuelto durante junio de 2022 en el punto con pasto (arriba, izquierda), junio de 2022 en el punto sin pasto (arriba, derecha) y septiembre de 2022 en el punto con pasto (abajo).



3.8 Biomasa y materia orgánica

En la **Tabla 3-10** se presentan los contenidos promedio de materia orgánica en la pradera y porcentajes de carbono orgánico en sedimento por profundidad. Aunque los datos promedio y las desviaciones estándar sugieren que podría haber diferencias en la biomasa en pie entre la pradera somera y la intermedia, las pruebas de hipótesis fueron negativas en todos los casos (Kruskal Wallis, p>0,05), posiblemente debido al número limitado de repeticiones. Por otra parte, el hecho de que la pradera somera y la profunda presentaron valores muy similares, indica que la profundidad no fue el factor causante de la diferenciación.

Tabla 3-10: Contenido de materia orgánica en la biomasa en pie, biomasa rizoidal y sedimento para tres categorías de profundidad en las praderas de pasto marino objeto de estudio.

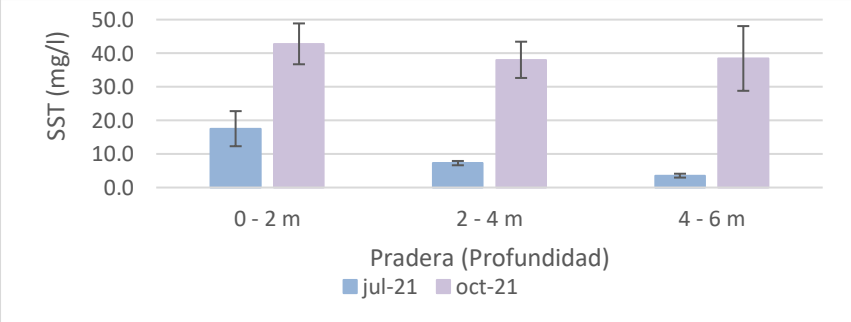
Profundidad de la pradera	Biomasa en pie (Mg/ha)	Biomasa rizoidal (Mg/ha)	Materia Orgánica en sedimento (%)
Somera	0,77±0,08	0,68±0,28	3,1±0,3
Media	0,34±0,05	0,23±0,06	3,7±0,6
Profunda	0,62±0,48	0,65±0,20	3,5±0,9

4. Discusión

Distinguir entre los procesos que originan las variaciones en el CO_2 en las praderas de pastos marinos es altamente complejo. Además de la productividad primaria, la respiración y la calcificación, numerosas reacciones redox tanto aeróbicas como anaeróbicas en el sedimento intervienen en el metabolismo. Los propios pastos marinos intervienen sobre estas reacciones mediante la inyección de carbono y oxígeno a través de sus raíces (Saderne, Baldry, *et al.*, 2019).

Dentro de la campaña de muestreos realizada por la Universidad Nacional como parte del proyecto de restauración, fueron medidos los Sólidos Sedimentables Totales en julio y en octubre de 2021, observándose una concentración de estos significativamente mayor en octubre que en julio, tal y como se presenta en la **Figura 4-1**. Queda por determinar si el origen de estos sólidos sedimentables es endógeno o exógeno a la pradera de pasto marino, y si su mayor componente es material inorgánico (PIC y similares), o carbono orgánico particulado (POC). Es posible que este flujo contante de material particulado, que se intensifica hacia el punto máximo de la temporada húmeda, sea uno de los posibles mecanismos de intercambio de carbono entre ecosistemas.

Figura 4-1: Concentración de Sólidos Suspendidos Totales en las tres praderas sometidas al proceso de restauración ecológica por parte de la Universidad Nacional, en julio y octubre de 2021. Fuente: Universidad Nacional (datos no publicados).



En el presente estudio no se ha considerado el transporte neto de carbono entre la pradera, el punto sin pasto y los ecosistemas adyacentes, pero existen estudios que han explorado ampliamente esta posibilidad. Akhand *et al.* (2021) encontraron que, cuando manglares, pastos marinos y arrecifes de coral comparten un espacio continuo, los manglares pueden actuar como un exportador neto de AT, DIC y DOC hacia los ecosistemas adyacentes. En este mismo estudio las praderas de pastos marinos se comportaron como fuente neta de carbono en forma de DIC, DOC y POC, y que la remineralización de materia orgánica alóctona es una fuente de DIC importante en estos ecosistemas, especialmente cuando existe un aporte de agua dulce desde la costa o los manglares. Otros estudios han reportado que las praderas de pastos marinos son particularmente eficientes en la captura de materia orgánica exógena, y que esta materia orgánica es capaz de potenciar los procesos de remineralización tanto en la pradera como en el sedimento (Bouillon *et al.*, 2004, 2007; Chen *et al.*, 2017).

Los estudios anteriormente mencionados fueron realizados en ecosistemas tropicales y subtropicales, pero sólo en costas continentales o islas de tamaño considerable, donde el importe de agua dulce desde tierra es significativo. La Isla de San Andrés es un sistema insular relativamente pequeño, sin corrientes permanentes de agua dulce, por lo cual las conclusiones de estos estudios no son extrapolables directamente a esta investigación. Sin embargo, los resultados obtenidos sugieren un fuerte proceso de remineralización de materia orgánica en la pradera durante los máximos de lluvia (septiembre a noviembre), la cual no se presentó en el muestreo realizado en junio. Monitoreos realizados en el área de manglar de Bahía Hooker, a menos de 1 km de los puntos de muestreo del presente estudio, revelan promedios históricos de salinidad inferiores a los de otros puntos de la isla durante la época lluviosa, con valores extremos que incluso alcanzan los rangos de aguas estuarinas. Así mismo, los promedios de TOC para la época lluviosa en la zona de Bahía Hooker son los más elevados de toda la isla (Ibarra *et al.*, 2023). En estas circunstancias, el transporte lateral de carbono entre los manglares y las praderas de pastos marinos frente a Bahía Hooker podría tener un componente estacional ligado a la época lluviosa, con efectos más acentuados sobre la pradera de pasto marino, dada la capacidad de estos ecosistemas para almacenar carbono orgánico exógeno. En contraste, (Gavio *et al.* (2010) encontraron que las concentraciones de nutrientes (nitrógeno y fósforo) en el sector de Bahía Hooker son menores durante la época lluviosa que durante la época seca,

principalmente debido a una mayor dilución de las escorrentías provenientes de tierra, su utilización por parte de otros productores primarios y un menor tiempo de residencia del agua. Un escenario con una mayor concentración de carbono orgánico, unido a una productividad primaria parcialmente limitada por nutrientes, sería consistente con un aumento de los procesos de remineralización.

Se ha presentado el cálculo de la variabilidad del sistema de carbonatos atribuible a la calcificación, aunque en el presente estudio este abordaje tiene limitaciones importantes. Además del ya mencionado aporte de carbono orgánico a partir de los ecosistemas adyacentes, se tiene la incógnita en las magnitudes absolutas de productividad primaria neta y respiración. Como la fotosíntesis puede tomar nitrógeno en diferentes estados de oxidación, mientras que la respiración da lugar exclusivamente a compuestos de amonio (Middelburg *et al.*, 2020), el balance de productividad primaria neta no necesariamente se ve reflejado en el cambio neto en la Alcalinidad Total. Adicionalmente, debido a la disponibilidad limitada de datos de nutrientes, en varios de los ejercicios se ha terminado asumiendo que el 100% de la productividad primaria se da a partir del nutriente en exceso (amonio o nitrato), lo que no corresponde al metabolismo de los diferentes organismos fotosintéticos allí presentes. Sin embargo, esta primera aproximación sugiere que la magnitud del impacto de la calcificación sobre el sistema de carbonatos es inferior a la de la productividad primaria. Van Dam *et al.* (2021) sugieren que, en ciertas praderas aisladas, donde la calcificación se produce a partir de material autóctono, la magnitud de la calcificación puede enmascarar o superar a la captura de carbono fotosintética. Según el presente ejercicio, este no sería el caso de la pradera en estudio, aunque en esta y otras praderas de la isla de San Andrés se ha reportado una presencia abundante de calcificadores fotosintéticos epífitos como *Hydrolithon farinosum* y *Pneophyllum fragile* (Albis-Salas & Gavio, 2015).

Calcificación y productividad primaria son dos fenómenos que se influyen mutuamente. El dosel formado por los pastos marinos provee complejidad estructural, hábitat y refugio para una gran variedad de organismos calcificadores que modifican las redes tróficas y los flujos de materia y energía dentro de la pradera (Heck *et al.*, 2008) con potenciales efectos sobre la productividad primaria. Por otra parte, se ha observado experimentalmente que la presencia de pastos marinos puede mitigar los efectos de la acidificación y controlar la tasa de crecimiento en macroalgas calcáreas, como los epífitos anteriormente mencionados, a

través de la modulación del pH ejercida por la fotosíntesis (Bergstrom *et al.*, 2019; Semesi *et al.*, 2009).

Durante junio de 2022 la principal diferencia entre el punto con pasto y el punto sin pasto fue el cambio en los valore de Alcalinidad Total a lo largo del día, que fue significativo y en dirección descendente únicamente sobre la pradera, pese a que el efecto sobre el Carbono Inorgánico Disuelto fue bastante similar en ambos puntos. Este escenario es compatible con la presencia de calcificadores dentro de la pradera de pasto marino, pero no sobre el punto desprovisto de pasto. El balance de masa sugiere que la magnitud de la calcificación sobre la pradera equivalió aproximadamente al 18% de valor de la productividad primaria neta, mientras que fue despreciable en el punto sin pasto específicamente durante junio de 2022, pero todos los valores obtenidos para la pradera en cualquier época, excepto octubre de 2022, superan a su contraparte sin pasto marino. Los valores de pH en las muestras no presentaron diferencias significativas entre puntos en ninguna época, pero la influencia directa sobre el pH no es la única forma en que la pradera puede favorecer la presencia de calcificadores. Hurd (2015) hace una extensa revisión sobre las condiciones particulares de los doseles (tanto de macroalgas como de pastos marinos) como elemento protector de especies vulnerables de calcificadores frente al fenómeno de la acidificación marina. Entre estas condiciones se destacan 1. La modulación de iones por el propio metabolismo del pasto marino o macroalga, no sólo las especies químicas ligadas al sistema de carbonatos, sino iones como OH^-, NH_4^+, NO_3^-, Ca^{2+} o moléculas como NH_3; 2. Formación de una capa límite, cercana al dosel y de grosor variable, donde la velocidad de las corrientes se atenúa y, por tanto, puede crearse un microcosmos con propiedades químicas y gradientes de concentración diferentes a los de la masa de agua circundante, en particular un pH más elevado durante el día. 3. Fluctuaciones de pH más elevadas entre el día y la noche, lo que conduciría a una adaptación metabólica de los organismos que allí habitan. Serán necesarios nuevos estudios sobre la diversidad de calcificadores, y sobre las condiciones fisicoquímicas y ecológicas que hacen posible su desarrollo, para validar o refutar la hipótesis de que las praderas de la isla de San Andrés son un refugio para este tipo de organismos.

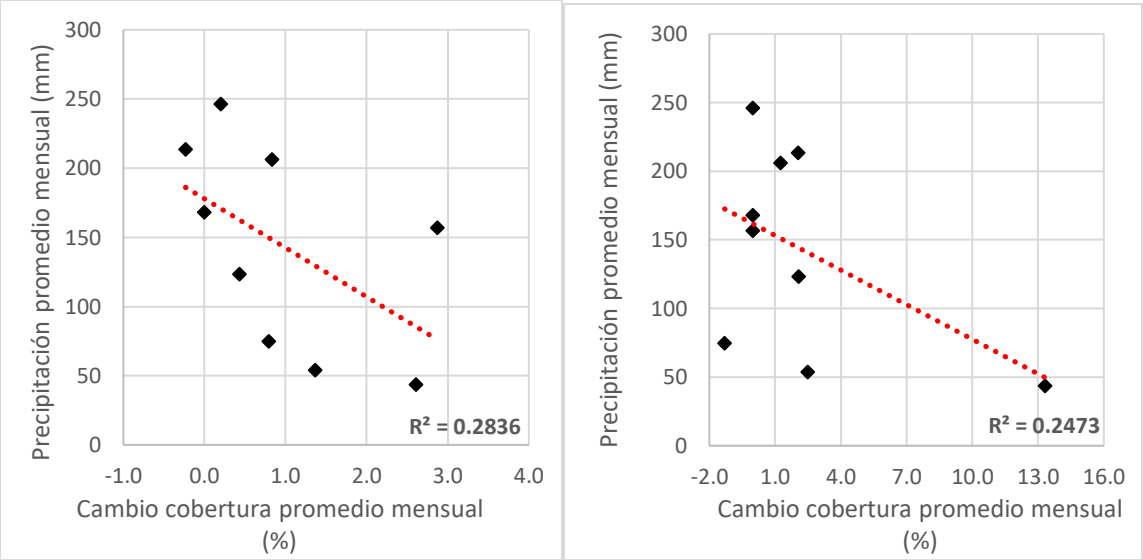
Los porcentajes de materia orgánica en el sedimento hallados durante el presente estudio (entre 3,1% y 3,5%) no tuvieron gran variación entre profundidades, y fueron inferiores a los reportados en la bibliografía para la isla de San Andrés. (Serrano *et al.*, 2021) hallaron

valores de 6,9±2,5% de contenido de materia orgánica en sedimento de praderas de pasto marino en esta misma área. En este mismo estudio se estimó el contenido de carbono orgánico (C_{org} = 1,47±0,80%) y se realizó un análisis isotópico de $\delta^{13}C$ para estimar el origen del C_{org} mediante modelos de mezclas de isótopos estables. La modelación arrojó que hasta el 47% del C_{org} depositado en el sedimento provendría de floraciones de la macroalga *Halimeda tuna*, estando el porcentaje restante dividido a parte iguales entre el propio pasto marino y los organismos del seston. Esto apoyaría la hipótesis de una gran influencia del material alóctono en los ciclos de carbono de la pradera, aunque el aporte de los bosques de manglar no fue evaluado en los núcleos analizados en la isla. Se ha reportado que *Halimeda sp.* tiene una alta productividad primaria en la zona de arrecifes de coral de la isla y es, además, un alga calcificadora, por lo que es posible que tenga una influencia significativa en los ciclos de carbono orgánico e inorgánico en las aguas someras de San Andrés, la cual está aún por ser determinada (Serrano *et al.*, 2021).

Los contenidos de biomasa en pie y biomasa rizoidal en la pradera fueron considerablemente inferiores a los reportados en la bibliografía. (Guerra-Vargas *et al.*, (2020) reportan contenidos promedio de hasta 1,0 MgC/Ha en biomasa aérea y hasta 5,3 MgC/Ha en biomasa rizoidal para la isla de San Andrés, en contraste con los 0,59 MgC/Ha en biomasa aérea y 0,52 MgC/Ha en biomasa rizoidal reportados durante el presente estudio. Es importante mencionar que la diferencia en estos valores muy probablemente se debe a que en el presente estudio se han medido praderas en regeneración, trasplantadas en noviembre 2019 desde praderas donantes consolidadas.

(Guerra-Vargas *et al.*, (2020) hallaron diferencias significativas para la biomasa total y la biomasa de *Thalassia testudinum* (tanto aérea como rizoidal) entre la época húmeda y la época seca, siendo los valores de la época seca (febrero – abril) consistentemente mayores que los de la época húmeda (mayo – diciembre). En cuanto al presente estudio, si bien no se dispone de mediciones de biomasa total en diferentes épocas, sí se analizaron los cambios de cobertura entre la siembra de los vástagos en noviembre de 2019, y julio de 2023. Los resultados sugieren que hay una débil correlación inversa entre el volumen de precipitación y la tasa de cambio de cobertura entre los periodos analizados para la pradera somera (0 – 2 m), tal y como se muestra en la **Figura 4-2**. Esta correlación no fue observada para los procesos de restauración adelantados en las praderas de profundidad media (2 – 4 m) ni profunda (4 – 6 m).

Figura 4-2: Precipitación mensual promedio vs. Cambio de cobertura mensual relativa promedio en la pradera somera sometida a un proceso de restauración ecológica. Se muestran los resultados para la restauración con la técnica de Núcleo (izquierda) y de Gancho (derecha). Los datos del primer periodo post – siembra se han omitido para descartar la mortalidad asociada al proceso de trasplante. Fuente: Universidad Nacional (datos no publicados).



Estos datos sugieren que el crecimiento y, por tanto, la incorporación de carbono orgánico en forma de biomasa es mayor durante la época seca que durante la época húmeda en las praderas de la isla de San Andrés. Esta observación podría indicar que las tasas de remineralización más altas en el máximo de la temporada de lluvias (noviembre de 2019, septiembre de 2022) en comparación con el mes de junio de 2022, podrían relacionarse al menos parcialmente con una menor productividad primaria por parte del pasto marino directamente. Vargas-Rojas (2020) encontró que praderas de *Thalassia testudinum* creciendo en condiciones estuarinas (alta concentración de sedimentos en la columna de agua y altos contenidos de materia orgánica en el sustrato) presentaban menor biomasa radicular que sus contrapartes creciendo en condiciones “insulares” (alta transparencia del agua, sedimentos calcáreos), y que la biomasa de estas últimas era mayor durante la estación seca que en la estación húmeda. Así mismo, datos de crecimiento tomados en praderas de *T. testudinum* la isla de Barú (Caribe colombiano) también sugieren que hay un menor crecimiento de las hojas durante la estación húmeda (Mancera-Pineda, datos no

publicados), si bien ambos datos deben ser empleados con precaución debido a las diferencias entre el ecosistema costero de Barú y el insular de San Andrés.

Los factores que podrían influenciar esta caída en la productividad primaria son: 1. Mayor turbiedad en el agua durante la época de lluvias o parte de ella, lo que disminuiría la cantidad de luz incidente sobre la superficie foliar del pasto marino, además de la obstrucción directa por sólidos sedimentables. En los muestreos se evidenció una mayor concentración de sólidos sedimentables durante el mes de octubre con respecto al mes de julio (Universidad Nacional, datos no publicados), lo cual apoya esta hipótesis. 2. Proliferación de productores primarios competidores, tales como macroalgas o floraciones de fitoplancton potenciadas por el aporte de nutrientes de las escorrentías. Aunque las concentraciones de nutrientes evaluadas puntualmente durante este estudio no mostraron ninguna distribución temporal relevante, esta hipótesis se apoyaría parcialmente en los hallazgos de (Serrano *et al.*, 2021), donde se muestra el papel de las macroalgas calcificadoras en la construcción del reservorio de carbono orgánico, y en la distribución temporal de los nutrientes hallada por Gavio *et al.* (2010), tal y como se analizó anteriormente.

5. Conclusiones y recomendaciones

5.1 Conclusiones

- El ciclo de carbono inorgánico en los ecosistemas estudiados presenta una periodicidad diaria, influenciado por la productividad primaria de la columna de agua y, en el caso de la pradera, por la productividad del pasto marino.
- Los flujos de carbono entre la pradera y el medio circundante tienen un fuerte componente estacional, donde se presenta absorción de carbono inorgánico en la temporada de junio y liberación de carbono inorgánico en la temporada de septiembre a noviembre, cuando se da el máximo de lluvias.
- Las condiciones de la temporada de lluvia parecen jugar un papel determinante en el ciclo de carbono dentro de la pradera, registrando en esta época menores niveles de crecimiento, acumulación de biomasa y captura de carbono inorgánico.
- Existen fuertes indicios de flujos de carbono orgánico e inorgánico entre la pradera de pasto marino y los ecosistemas adyacentes sustentadas tanto en los datos de este estudio como en la bibliografía previa. Estos flujos deben ser caracterizados y cuantificados para obtener una mejor comprensión del ciclo de carbono dentro de la pradera.

5.2 Recomendaciones

Los puntos anteriormente analizados son útiles para describir, en términos generales, el funcionamiento de los flujos de carbono orgánico e inorgánico dentro de algunas praderas de pasto marino en la isla de San Andrés. A partir de los resultados obtenidos se pueden plantear nuevas líneas de investigación que permitan esclarecer las interrogantes planteadas en el análisis. Algunas de estas líneas podrían ser:

- Cuantificar la contribución de la productividad primaria bruta y la respiración, como componentes de la productividad primaria neta de los ecosistemas analizados. En particular las contribuciones relativas de la pradera de pasto marino, el fitoplancton de la columna de agua y las macroalgas, y la posible respuesta diferencial de cada uno de esto componentes ante la variabilidad climática, sobre todo la alternancia entre época seca y húmeda.
- Cuantificar el papel de los organismos calcificadores en la dinámica de carbonatos, incluyendo sus tasas de productividad primaria (en el caso de las algas / fitoplancton calcificadores), respiración y calcificación, y su contribución al ciclo de carbono inorgánico dentro de la pradera.
- Estimar los flujos de carbono entre la pradera de pasto marino, el bosque de manglar y los arrecifes de coral adyacentes, la magnitud de dichos flujos y las formas en que se dan los intercambios de materia y energía entre estos ecosistemas (DIC, DOC, PIC, POC, etc.).

Bibliografía

Akhand, A., Watanabe, K., Chanda, A., Tokoro, T., Chakraborty, K., Moki, H., Tanaya, T., Ghosh, J., & Kuwae, T. (2021). Lateral carbon fluxes and CO2 evasion from a subtropical mangrove-seagrass-coral continuum. *Science of the Total Environment*, *752*. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142190

Albis-Salas, M. R., & Gavio, B. (2015). NOTES ON THE MARINE ALGAE OF THE INTERNATIONAL BIOSPHERE RESERVE SEAFLOWER, CARIBBEAN COLOMBIA IV: NEW RECORDS OF MACROALGAL EPIPHYTES ON THE SEAGRASS THALASSIA TESTUDINUM. *Bol. Invest. Mar. Cost*, *44*(1), 55–70.

Andersson, A. J., & Gledhill, D. (2013). Ocean acidification and coral reefs: Effects on breakdown, dissolution, and net ecosystem calcification. *Annual Review of Marine Science*, *5*, 321–348. https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172241

Anthony, K. R. N., Diaz-Pulido, G., Verlinden, N., Tilbrook, B., & Andersson, A. J. (2013). Benthic buffers and boosters of ocean acidification on coral reefs. *Biogeosciences*, *10*(7), 4897–4909. https://doi.org/10.5194/bg-10-4897-2013

APHA. (2017). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater* (23rd ed.). Washington DC: American Public Health Association.

Astor, Y. M., Lorenzoni, L., Guzman, L., Fuentes, G., Muller-Karger, F., Varela, R., Scranton, M., Taylor, G. T., & Thunell, R. (2017). Distribution and variability of the dissolved inorganic carbon system in the Cariaco Basin, Venezuela. *Marine Chemistry*, *195*(July), 15–26. https://doi.org/10.1016/j.marchem.2017.08.004

Bakker, D. C. E., Pfeil, B., Landa, C. S., Metzl, N., O'Brien, K. M., Olsen, A., Smith, K., Cosca, C., Harasawa, S., Jones, S. D., Nakaoka, S. I., Nojiri, Y., Schuster, U., Steinhoff, T., Sweeney, C., Takahashi, T., Tilbrook, B., Wada, C., Wanninkhof, R., … Xu, S. (2016). A multi-decade record of high-quality fCO2 data in version 3 of the Surface Ocean CO2 Atlas (SOCAT). *Earth System Science Data*, *8*(2), 383–413. https://doi.org/10.5194/essd-8-383-2016

Basu, S., & Mackey, K. R. M. (2018). Phytoplankton as key mediators of the biological carbon pump: Their responses to a changing climate. *Sustainability (Switzerland)*, *10*(3). https://doi.org/10.3390/su10030869

Bates, N. R., Astor, Y. M., Church, M. J., Currie, K., Dore, J. E., González-Dávila, M., Lorenzoni, L., Muller-Karger, F., Olafsson, J., & Santana-Casiano, J. M. (2014). A time-series view of changing surface ocean chemistry due to ocean uptake of anthropogenic CO2 and ocean acidification. *Oceanography*, *27*(1), 126–141. https://doi.org/10.5670/oceanog.2014.16

Bates, N. R., Best, M. H. P., Neely, K., Garley, R., Dickson, A. G., & Johnson, R. J. (2012). Detecting anthropogenic carbon dioxide uptake and ocean acidification in the North Atlantic Ocean. *Biogeosciences*, *9*(7), 2509–2522. https://doi.org/10.5194/bg-9-2509-2012

Bauer, J. E., Cai, W. J., Raymond, P. A., Bianchi, T. S., Hopkinson, C. S., & Regnier, P. A. G. (2013). The changing carbon cycle of the coastal ocean. *Nature*, *504*(7478), 61–70. https://doi.org/10.1038/nature12857

Beaufort, L., Probert, I., De Garidel-Thoron, T., Bendif, E. M., Ruiz-Pino, D., Metzl, N., Goyet, C., Buchet, N., Coupel, P., Grelaud, M., Rost, B., Rickaby, R. E. M., & De Vargas, C. (2011). Sensitivity of coccolithophores to carbonate chemistry and ocean acidification. *Nature*, *476*(7358), 80–83. https://doi.org/10.1038/nature10295

Becherucci, M. E., Pereyra, P., Narvarte, M., Fanjul, E., Iribarne, O., & Martinetto;Paulina. (2021). Tidal action and macroalgal photosynthetic activity prevent coastal acidification in an eutrophic system within a semi-desert region. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *107374*(August).

Bergstrom, E., Silva, J., Martins, C., & Horta, P. (2019). Seagrass can mitigate negative ocean acidification effects on calcifying algae. *Scientific Reports*, *9*(1). https://doi.org/10.1038/s41598-018-35670-3

Bernal, C. A., Gómez Batista, M., Sanchez Cabeza, J. A., Cartas Aguila, H., Herrera Merlo, J., Ruíz-Rodríguez, G., & Hernández-Ayón, M. (2021). Determinación de alcalinidad total en agua de mar utilizando dispensador manual. Método de titulación en celda abierta. *Red de Investigación de Estresores Marinos - Costeros En Latinoamérica y El Caribe – REMARCO. Santa Marta, Colombia.*, 9 pp.

Bernal, C. A., Sanchez-Cabeza, J. A., Martínez-Galarza, R. A., Gómez Batista, M., & Norzagaray-López, C. O. (2021). Determinación de carbono inorgánico disuelto en agua de mar utilizando analizador automático con detección infrarrojo- AIRICA. *Red de Investigación de Estresores Marinos - Costeros En Latinoamérica y El Caribe – REMARCO. Santa Marta, Colombia.*, 18 pp.

Borges, A. V., Delille, B., & Frankignoulle, M. (2005). Budgeting sinks and sources of CO2 in the coastal ocean: Diversity of ecosystem counts. *Geophysical Research Letters*, *32*(14), 1–4. https://doi.org/10.1029/2005GL023053

Bouillon, S., Dehairs, F., Velimirov, B., Abril, G., & Borges, A. V. (2007). Dynamics of organic and inorganic carbon across contiguous mangrove and seagrass systems (Gazi Bay, Kenya). *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *112*(2). https://doi.org/10.1029/2006JG000325

Bouillon, S., Moens, T., & Dehairs, F. (2004). Carbon sources supporting benthic mineralization in mangrove and adjacent seagrass sediments (Gazi Bay, Kenya). In *Biogeosciences* (Vol. 1). www.biogeosciences.net/bg/1/71/

Cabré, A., Marinov, I., & Leung, S. (2015). Consistent global responses of marine ecosystems to future climate change across the IPCC AR5 earth system models. *Climate Dynamics*, *45*(5–6), 1253–1280. https://doi.org/10.1007/s00382-014-2374-3

Cao, R., Liu, Y., Wang, Q., Zhang, Q., Yang, D., Liu, H., Qu, Y., & Zhao, J. (2018). The impact of ocean acidification and cadmium on the immune responses of Pacific oyster, Crassostrea gigas. *Fish and Shellfish Immunology*, *81*(July), 456–462. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2018.07.055

Cao, Z., Dai, M., Zheng, N., Wang, D., Li, Q., Zhai, W., Meng, F., & Gan, J. (2011). Dynamics of the carbonate system in a large continental shelf system under the influence of both a river plume and coastal upwelling. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *116*(2), 1–14. https://doi.org/10.1029/2010JG001596

Carstensen, J., & Duarte, C. M. (2019). Drivers of pH Variability in Coastal Ecosystems [Review-article]. *Environmental Science and Technology*, *53*(8), 4020–4029. https://doi.org/10.1021/acs.est.8b03655

Chauvin, A., Denis, V., & Cuet, P. (2011). Is the response of coral calcification to seawater acidification related to nutrient loading? *Coral Reefs*, *30*(4), 911–923. https://doi.org/10.1007/s00338-011-0786-7

Chavez, F. P., Messié, M., & Pennington, J. T. (2011). Marine primary production in relation to climate variability and change. *Annual Review of Marine Science*, *3*, 227–260. https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163917

Chen, G., Azkab, M. H., Chmura, G. L., Chen, S., Sastrosuwondo, P., Ma, Z., Dharmawan, I. W. E., Yin, X., & Chen, B. (2017). Mangroves as a major source of soil carbon storage in adjacent seagrass meadows. *Scientific Reports*, *7*. https://doi.org/10.1038/srep42406

Church, M. J., Lomas, M. W., & Muller-Karger, F. (2013). Sea change: Charting the course for biogeochemical ocean time-series research in a new millennium. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *93*, 2–15. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.01.035

Clargo, N. M., Salt, L. A., Thomas, H., & de Baar, H. J. W. (2015). Rapid increase of observed DIC and pCO2 in the surface waters of the North Sea in the 2001-2011 decade ascribed to climate change superimposed by biological processes. *Marine Chemistry*, *177*, 566–581. https://doi.org/10.1016/j.marchem.2015.08.010

CORALINA-INVEMAR. (2012). *Atlas de la Reserva de Biósfera Seaflower. Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina*. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives De Andréis” -INVEMAR- y Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina -CORALINA-. Serie de Publicaciones Especiales de INVEMAR # 28.

Dai, M., Cao, Z., Guo, X., Zhai, W., Liu, Z., Yin, Z., Xu, Y., Gan, J., Hu, J., & Du, C. (2013). Why are some marginal seas sources of atmospheric CO2? *Geophysical Research Letters*, *40*(10), 2154–2158. https://doi.org/10.1002/grl.50390

DANE. (2019). *San Andrés. Archipiélago de San Andrés*. https://sitios.dane.gov.co/cnpv/app/views/informacion/perfiles/88001_infografia.pdf

De La Rocha, C. L., & Passow, U. (2007). Factors influencing the sinking of POC and the efficiency of the biological carbon pump. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *54*(5–7), 639–658. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.01.004

De Marchi, L., Pretti, C., Chiellini, F., Morelli, A., Neto, V., Soares, A. M. V. M., Figueira, E., & Freitas, R. (2019). The influence of simulated global ocean acidification on the toxic effects of carbon nanoparticles on polychaetes. *Science of the Total Environment*, *666*, 1178–1187. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.02.109

Devries, T. (2014). The oceanic anthropogenic CO2 sink: Storage, air-sea fluxes, and transports over the industrial era. *Global Biogeochemical Cycles*, *28*(7), 631–647. https://doi.org/10.1002/2013GB004739

Diaz, J. M., Gómez-López, D. I., Barrios, L. M., & Montoya, P. (2003). Composición y distribución de las praderas de pastos marinos en Colombia. In *Las praderas de pastos marinos en Colombia: estructura y distribución de un ecosistema complejo. INVEMAR, Serie Publicaciones Especiales No. 10, Santa Marta.* (pp. 25–80). https://doi.org/10.13140/2.1.4073.6322

Dickson, A. G. (1990). Standard potential of the reaction: AgCl(s) + 12H2(g) = Ag(s) + HCl(aq), and and the standard acidity constant of the ion HSO4− in synthetic sea water from 273.15 to 318.15 K. *The Journal of Chemical Thermodynamics*, *22*(2), 113–127.

Dickson, A. G., & Millero, F. J. (1987). A comparison of the equilibrium constants for the dissociation of carbonic acid in seawater media. In *Deep-Sea Research* (Vol. 34, Issue 111).

Duarte, C. M., Hendriks, I. E., Moore, T. S., Olsen, Y. S., Steckbauer, A., Ramajo, L., Carstensen, J., Trotter, J. A., & McCulloch, M. (2013). Is Ocean Acidification an Open-Ocean Syndrome? Understanding Anthropogenic Impacts on Seawater pH. *Estuaries and Coasts*, *36*(2), 221–236. https://doi.org/10.1007/s12237-013-9594-3

Elliff, C. I., & Silva, I. R. (2017). Coral reefs as the first line of defense: Shoreline protection in face of climate change. *Marine Environmental Research*, *127*, 148–154. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.03.007

Fuentes-Lema, A., Sanleón-Bartolomé, H., Lubián, L. M., & Sobrino, C. (2018). Effects of elevated CO2 and phytoplankton-derived organic matter on the metabolism of bacterial communities from coastal waters. *Biogeosciences*, *15*(22), 6927–6940. https://doi.org/10.5194/bg-15-6927-2018

Gao, K., & Campbell, D. A. (2014). Photophysiological responses of marine diatoms to elevated CO2 and decreased pH: A review. *Functional Plant Biology*, *41*(5), 449–459. https://doi.org/10.1071/FP13247

Gavio, B., Palmer-Cantillo, S., & Mancera, J. E. (2010). Historical analysis (2000-2005) of the coastal water quality in San Andrés Island, SeaFlower Biosphere Reserve, Caribbean Colombia. *Marine Pollution Bulletin*, *60*(7), 1018–1030. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.01.025

Gruber, N., Sarmiento, J. L., & Stocker, T. F. (1996). An improved method for detecting anthropogenic CO2 in the oceans. *Global Biogeochemical Cycles*, *10*(4), 809–837. https://doi.org/10.1029/96GB01608

Guerra-Vargas, L. A., Gillis, L. G., & Mancera-Pineda, J. E. (2020). Stronger Together: Do Coral Reefs Enhance Seagrass Meadows “Blue Carbon” Potential? *Frontiers in Marine Science*, *7*(July), 1–15. https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00628

Heck, K. L., Carruthers, T. J. B., Duarte, C. M., Randall Hughes, A., Kendrick, G., Orth, R. J., & Williams, S. W. (2008). Trophic transfers from seagrass meadows subsidize diverse marine and terrestrial consumers. In *Ecosystems* (Vol. 11, Issue 7, pp. 1198–1210). https://doi.org/10.1007/s10021-008-9155-y

Heinrich, L., & Krause, T. (2017). Fishing in acid waters: A vulnerability assessment of the norwegian fishing industry in the face of increasing ocean acidification. *Integrated Environmental Assessment and Management*, *13*(4), 778–789. https://doi.org/10.1002/ieam.1843

Hendriks, I. E., Duarte, C. M., Olsen, Y. S., Steckbauer, A., Ramajo, L., Moore, T. S., Trotter, J. A., & McCulloch, M. (2015). Biological mechanisms supporting adaptation to ocean acidification in coastal ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *152*, A1–A8. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.07.019

Hendriks, I. E., Olsen, Y. S., Ramajo, L., Basso, L., Steckbauer, A., Moore, T. S., Howard, J., & Duarte, C. M. (2014). Photosynthetic activity buffers ocean acidification in seagrass meadows. *Biogeosciences*, *11*(2), 333–346. https://doi.org/10.5194/bg-11-333-2014

Herr, D., & Landis, E. (2014). Coastal blue carbon ecosystems. In *National Wetlands Newsletter* (Vol. 36, Issue 1).

Hofmann, M., & Schellnhuber, H. (2009). Oceanic acidification affects marine carbon pump. *In Situ*, 1–6.

Holmberg, R. J., Wilcox-Freeburg, E., Rhyne, A. L., Tlusty, M. F., Stebbins, A., Nye, S. W., Honig, A., Johnston, A. E., San Antonio, C. M., Bourque, B., & Hannigan, R. E. (2019). Ocean acidification alters morphology of all otolith types in Clark's anemonefish (Amphiprion clarkii). *PeerJ*, *2019*(1), 1–24. https://doi.org/10.7717/peerj.6152

Huang, H., Yuan, X. C., Cai, W. J., Zhang, C. L., Li, X., & Liu, S. (2014). Positive and negative responses of coral calcification to elevated pCO 2: Case studies of two coral species and the implications of their responses. *Marine Ecology Progress Series*, *502*(May), 145–156. https://doi.org/10.3354/meps10720

Hurd, C. L. (2015). Slow-flow habitats as refugia for coastal calcifiers from ocean acidification. *Journal of Phycology*, *51*(4), 599–605. https://doi.org/10.1111/jpy.12307

Ibarra, Karen., Obando Paola., & Espinosa, L. (2023). Análisis: Departamento Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. In J. Cusba, P. Obando, & L. Espinosa (Eds.), *INVEMAR. 2023. Diagnóstico de calidad ambiental marina REDCAM. Red de vigilancia para la conservación y protección de las aguas marinas y costeras de Colombia – REDCAM: INVEMAR, MinAmbiente, CORALINA... Informe técnico final 2022, Santa Marta. 233 p.* (pp. 45–56).

IGAC. (1986). *San Andrés y Providencia: aspectos geográficos*. Ministerio de Hacienda y Crédito Público, Instituto Geográfico" Agustín Codazzi," Subdirección de Investigación y Divulgación Geográfica.

Kawahata, H., Fujita, K., Iguchi, A., Inoue, M., Iwasaki, S., Kuroyanagi, A., Maeda, A., Manaka, T., Moriya, K., Takagi, H., Toyofuku, T., Yoshimura, T., & Suzuki, A. (2019). Perspective on the response of marine calcifiers to global warming and ocean acidification—Behavior of corals and foraminifera in a high CO2 world "hot house." In *Progress in Earth and Planetary Science* (Vol. 6, Issue 1). Progress in Earth and Planetary Science. https://doi.org/10.1186/s40645-018-0239-9

Koch, F., Beszteri, S., Harms, L., & Trimborn, S. (2019). The impacts of iron limitation and ocean acidification on the cellular stoichiometry, photophysiology, and transcriptome

of Phaeocystis antarctica. *Limnology and Oceanography*, *64*(1), 357–375. https://doi.org/10.1002/lno.11045

Laffoley, D., Baxter, J. M., Arias-Isaza, F. A., Sierra-Correa, P. C., Lagos, N., Graco, M., Jewett, E. B., & Isensee, K. (2019). Regional action plan on ocean acidification for Latin America and the Caribbean – encouraging collaboration and inspiring action. In *Serie de Publicaciones Generales* (Vol. 99).

Laruelle, G. G., Dürr, H. H., Lauerwald, R., Hartmann, J., Slomp, C. P., Goossens, N., & Regnier, P. A. G. (2013). Global multi-scale segmentation of continental and coastal waters from the watersheds to the continental margins. *Hydrology and Earth System Sciences*, *17*(5), 2029–2051. https://doi.org/10.5194/hess-17-2029-2013

Le Quéré, C., Barbero, L., Hauck, J., Andrew, R. M., Canadell, J. G., Sitch, S., & Korsbakken, J. I. (2018). Global Carbon Budget 2016 Global Carbon Budget 2016. *Earth System Science Data*, *0*(April 2017), 2141–2194.

Lee, K., Tong, L. T., Millero, F. J., Sabine, C. L., Dickson, A. G., Goyet, C., Park, G. H., Wanninkhof, R., Feely, R. A., & Key, R. M. (2006). Global relationships of total alkalinity with salinity and temperature in surface waters of the world's oceans. *Geophysical Research Letters*, *33*(19), 1–5. https://doi.org/10.1029/2006GL027207

Lemasson, A. J., Fletcher, S., Hall-Spencer, J. M., & Knights, A. M. (2017). Linking the biological impacts of ocean acidification on oysters to changes in ecosystem services: A review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *492*, 49–62. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.01.019

Liu, J., Weinbauer, M. G., Maier, C., Dai, M., & Gattuso, J. P. (2010). Effect of ocean acidification on microbial diversity and on microbe-driven biogeochemistry and ecosystem functioning. *Aquatic Microbial Ecology*, *61*(3), 291–305. https://doi.org/10.3354/ame01446

Lovenduski, N. S., McKinley, G. A., Fay, A. R., Lindsay, K., & Long, M. C. (2016). Partitioning uncertainty in ocean carbon uptake projections: Internal variability, emission scenario, and model structure. *Global Biogeochemical Cycles*, *30*(9), 1276–1287. https://doi.org/10.1002/2016GB005426

Marinov, I., Follows, M. J., Gnanadesikan, A., Sarmiento, J. L., & Slater, R. D. (2008). How does ocean biology affect atmospheric pCO2? Theory and models. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *113*(7), 1–20. https://doi.org/10.1029/2007JC004598

Mazarrasa, I., Marbà, N., Krause-Jensen, D., Kennedy, H., Santos, R., Lovelock, C. E., & Duarte, C. M. (2019). Decreasing carbonate load of seagrass leaves with increasing

latitude. *Aquatic Botany*, *159*(July 2018), 103147. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2019.103147

Mazarrasa, I., Marbà, N., Lovelock, C. E., Serrano, O., Lavery, P. S., Fourqurean, J. W., Kennedy, H., Mateo, M. A., Krause-Jensen, D., Steven, A. D. L., & Duarte, C. M. (2015). Seagrass meadows as a globally significant carbonate reservoir. *Biogeosciences*, *12*(16), 4993–5003. https://doi.org/10.5194/bg-12-4993-2015

McLeod, E., Chmura, G. L., Bouillon, S., Salm, R., Björk, M., Duarte, C. M., Lovelock, C. E., Schlesinger, W. H., & 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. https://doi.org/10.1890/110004

Mehrbach, C., Culberson, C. H., Hawley, J. E., & Pytkowicx, R. M. (1973). MEASUREMENT OF THE APPARENT DISSOCIATION CONSTANTS OF CARBONIC ACID IN SEAWATER AT ATMOSPHERIC PRESSURE. *Limnology and Oceanography*, *18*(6), 897–907. https://doi.org/10.4319/lo.1973.18.6.0897

Meyer, K. M., Ridgwell, A., & Payne, J. L. (2016). The influence of the biological pump on ocean chemistry: Implications for long-term trends in marine redox chemistry, the global carbon cycle, and marine animal ecosystems. *Geobiology*, *14*(3), 207–219. https://doi.org/10.1111/gbi.12176

Middelburg, J. J., Soetaert, K., & Hagens, M. (2020). Ocean Alkalinity, Buffering and Biogeochemical Processes. *Reviews of Geophysics*, *58*(3). https://doi.org/10.1029/2019RG000681

Muller-Karger, F. E., Astor, Y. M., Benitez-Nelson, C. R., Buck, K. N., Fanning, K. A., Lorenzoni, L., Montes, E., Rueda-Roa, D. T., Scranton, M. I., Tappa, E., Taylor, G. T., Thunell, R. C., Troccoli, L., & Varela, R. (2019). The scientific legacy of the CARIACO ocean time-series program. *Annual Review of Marine Science*, *11*(November 1995), 413–437. https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010318-095150

Pan, T. C. F., Applebaum, S. L., & Manahan, D. T. (2015). Experimental ocean acidification alters the allocation of metabolic energy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(15), 4696–4701. https://doi.org/10.1073/pnas.1416967112

Pierrot, D., Lewis, E., & Wallace, D. W. R. (2006). *MS Excel Program Developed for CO2 System Calculations. ORNL/CDIAC-105a*.

Ponce Oliva, R. D., Vasquez-Lavín, F., San Martin, V. A., Hernández, J. I., Vargas, C. A., Gonzalez, P. S., & Gelcich, S. (2019). Ocean Acidification, Consumers' Preferences, and Market Adaptation Strategies in the Mussel Aquaculture Industry. *Ecological*

Economics, *158*(October 2018), 42–50. https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2018.12.011

Ramajo, L., Lagos, N. A., & Duarte, C. M. (2019). Seagrass Posidonia oceanica diel pH fluctuations reduce the mortality of epiphytic forams under experimental ocean acidification. *Marine Pollution Bulletin*, *146*(December 2018), 247–254. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.06.011

Rheuban, J. E., Doney, S. C., Cooley, S. R., & Hart, D. R. (2018). Projected impacts of future climate change, ocean acidification, and management on the US Atlantic sea scallop (Placopecten magellanicus) fishery. *PLoS ONE*, *13*(9), 1–21. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203536

Riebesell, U., Rtzinger, A. K., & Oschlies, A. (2009). Sensitivities of marine carbon fluxes to ocean change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*(49), 20602–20609. https://doi.org/10.1073/pnas.0813291106

Saderne, V., Baldry, K., Anton, A., Agustí, S., & Duarte, C. M. (2019). Characterization of the CO2 System in a Coral Reef, a Seagrass Meadow, and a Mangrove Forest in the Central Red Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *124*(11), 7513–7528. https://doi.org/10.1029/2019JC015266

Saderne, V., Geraldi, N. R., Macreadie, P. I., Maher, D. T., Middelburg, J. J., Serrano, O., Almahasheer, H., Arias-Ortiz, A., Cusack, M., Eyre, B. D., Fourqurean, J. W., Kennedy, H., Krause-Jensen, D., Kuwae, T., Lavery, P. S., Lovelock, C. E., Marba, N., Masqué, P., Mateo, M. A., … Duarte, C. M. (2019). Role of carbonate burial in Blue Carbon budgets. *Nature Communications*, *10*(1). https://doi.org/10.1038/s41467-019-08842-6

Semesi, I. S., Beer, S., & Björk, M. (2009). Seagrass photosynthesis controls rates of calcification and photosynthesis of calcareous macroalgae in a tropical seagrass meadow. *Marine Ecology Progress Series*, *382*, 41–47. https://doi.org/10.3354/meps07973

Seroy, S. K., & Grünbaum, D. (2018). Individual and population level effects of ocean acidification on a predator−prey system with inducible defenses: Bryozoan−nudibranch interactions in the Salish Sea. *Marine Ecology Progress Series*, *607*, 1–18. https://doi.org/10.3354/meps12793

Serrano, O., Gómez-López, D. I., Sánchez-Valencia, L., Acosta-Chaparro, A., Navas-Camacho, R., González-Corredor, J., Salinas, C., Masque, P., Bernal, C. A., & Marbà, N. (2021). Seagrass blue carbon stocks and sequestration rates in the Colombian Caribbean. *Scientific Reports*, *11*(1), 1–12. https://doi.org/10.1038/s41598-021-90544-5

Simeone, S., Molinaroli, E., Conforti, A., & De Falco, G. (2018). Impact of ocean acidification on the carbonate sediment budget of a temperate mixed beach. *Climatic Change*, *150*(3–4), 227–242. https://doi.org/10.1007/s10584-018-2282-3

Sippo, J. Z., Maher, D. T., Tait, D. R., Holloway, C., & Santos, I. R. (2016). Are mangroves drivers or buffers of coastal acidification? Insights from alkalinity and dissolved inorganic carbon export estimates across a latitudinal transect. *Global Biogeochemical Cycles*, *30*(Dic), 753–766. https://doi.org/10.1111/1462-2920.13280

Soetaert, K., Hofmann, A. F., Middelburg, J. J., Meysman, F. J. R., & Greenwood, J. (2007). The effect of biogeochemical processes on pH. *Marine Chemistry*, *105*(1–2), 30–51. https://doi.org/10.1016/j.marchem.2006.12.012

Speers, A. E., Besedin, E. Y., Palardy, J. E., & Moore, C. (2016). Impacts of climate change and ocean acidification on coral reef fisheries: An integrated ecological-economic model. *Ecological Economics*, *128*, 33–43. https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2016.04.012

Strickland, J. D. H., & Parsons, T. R. (1972). *A Practical Handbook of Seawater Analysis* (2nd ed.). Fisheries Research Board of Canada.

Sutton, A. J., Sabine, C. L., Feely, R. A., Cai, W. J., Cronin, M. F., McPhaden, M. J., Morell, J. M., Newton, J. A., Noh, J. H., Ólafsdóttir, S. R., Salisbury, J. E., Send, U., Vandemark, D. C., & Weller, R. A. (2016). Using present-day observations to detect when anthropogenic change forces surface ocean carbonate chemistry outside preindustrial bounds. *Biogeosciences*, *13*(17), 5065–5083. https://doi.org/10.5194/bg-13-5065-2016

Takahashi, T., & Azevedo, A. E. G. (2008). The oceans as a CO2 reservoir. *AIP Conference Proceedings*, *83*, 83–110. https://doi.org/10.1063/1.33473

Takahashi, T., Sutherland, S. C., Sweeney, C., Poisson, A., Metzl, N., Tilbrook, B., Bates, N., Wanninkhof, R., Feely, R. A., Sabine, C., Olafsson, J., & Nojiri, Y. (2002). Global sea-air CO2 flux based on climatological surface ocean pCO2, and seasonal biological and temperature effects. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *49*(9–10), 1601–1622. https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00003-6

Takahashi, T., Sutherland, S. C., Wanninkhof, R., Sweeney, C., Feely, R. A., Chipman, D. W., Hales, B., Friederich, G., Chavez, F., Sabine, C., Watson, A., Bakker, D. C. E., Schuster, U., Metzl, N., Yoshikawa-Inoue, H., Ishii, M., Midorikawa, T., Nojiri, Y., Körtzinger, A., … de Baar, H. J. W. (2009). Climatological mean and decadal change in surface ocean pCO2, and net sea-air CO2 flux over the global oceans. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *56*(8–10), 554–577. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.12.009

Taylor, G. T., Muller-Karger, F. E., Thunell, R. C., Scranton, M. I., Astor, Y., Varela, R., Ghinaglia, L. T., Lorenzoni, L., Fanning, K. A., Hameed, S., & Doherty, O. (2012). Ecosystem responses in the southern Caribbean Sea to global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *109*(47), 19315–19320. https://doi.org/10.1073/pnas.1207514109

Tong, S., Hutchins, D. A., & Gao, K. (2019). Physiological and biochemical responses of Emiliania huxleyi to ocean acidification and warming are modulated by UV radiation. *Biogeosciences*, *16*(2), 561–572. https://doi.org/10.5194/bg-16-561-2019

Touratier, F., Azouzi, L., & Goyet, C. (2007). CFC-11, Δ14C and 3H tracers as a means to assess anthropogenic CO2 concentrations in the ocean. *Tellus, Series B: Chemical and Physical Meteorology*, *59*(2), 318–325. https://doi.org/10.1111/j.1600-0889.2006.00247.x

Touratier, F., & Goyet, C. (2004). Applying the new TrOCA approach to assess the distribution of anthropogenic CO2 in the Atlantic Ocean. *Journal of Marine Systems*, *46*(1–4), 181–197. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2003.11.020

Tribollet, A., Chauvin, A., & Cuet, P. (2019). Carbonate dissolution by reef microbial borers: a biogeological process producing alkalinity under different pCO 2 conditions. *Facies*, *65*(2), 1–10. https://doi.org/10.1007/s10347-018-0548-x

UNESCO. (1983). CHEMICAL METHODS FOR USE IN MARINE ENVIRONMENTAL MONITORING. *Intergovernmental Oceanographic Commission. Manuals and Guides*, *12*.

Uppström, L. R. (1974). The boron/chlorinity ratio of deep-sea water from the Pacific Ocean. *Deep Sea Research*, *21*, 161–162.

Van Dam, B. R., Zeller, M. A., Lopes, C., Smyth, A. R., Böttcher, M. E., Osburn, C. L., Zimmerman, T., Pröfrock, D., Fourqurean, J. W., & Thomas, H. (2021). Calcification-driven CO2emissions exceed “blue Carbon” sequestration in a carbonate seagrass meadow. *Science Advances*, *7*(51), 1–12. https://doi.org/10.1126/sciadv.abj1372

Vargas-Rojas, J. S. (2020). *Crecimiento y asignación de biomasa radicular de Thalassia testudinum y Syringodium filiforme, en praderas marinas monoespecíficas y mixtas de la región de Barú, Caribe suroccidental* [Master Thesis]. Universidad Nacional de Colombia.

Vázquez-Rodríguez, M., Padin, X. A., Ríos, A. F., Bellerby, R. G. J., & Pérez, F. F. (2009). An upgraded carbon-based method to estimate the anthropogenic fraction of dissolved CO₂ in the Atlantic Ocean. *Biogeosciences Discussions*, *6*(2), 4527–4571.

Vázquez-Rodríguez, M., Touratier, F., Monaco, C. Lo, Waugh, D. W., Padin, X. A., Bellerby, R. G. J., Goyet, C., Metzl, N., Ríos, A. F., & Pérez, F. F. (2009). Anthropogenic carbon distributions in the Atlantic Ocean: Data-based estimates from the Arctic to the Antarctic. *Biogeosciences*, *6*(3), 439–451. https://doi.org/10.5194/bg-6-439-2009

Wang, Z. A., Wanninkhof, R., Cai, W. J., Byrne, R. H., Hu, X., Peng, T. H., & Huang, W. J. (2013). The marine inorganic carbon system along the Gulf of Mexico and Atlantic coasts of the United States: Insights from a transregional coastal carbon study. *Limnology and Oceanography*, *58*(1), 325–342. https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.1.0325

Wanninkhof, R. (2014). Relationship between wind speed and gas exchange over the ocean revisited. *Limnology and Oceanography: Methods*, *12*(JUN), 351–362. https://doi.org/10.4319/lom.2014.12.351

Ware, J. R., Smith, S. V, & Reaka-Kudla, M. L. (1992). Coral reefs: sources or sinks of atmospheric CO2? *Coral Reefs*, *11*, 127–130.

Webb, A. E., Pomponi, S. A., van Duyl, F. C., Reichart, G. J., & de Nooijer, L. J. (2019). pH Regulation and Tissue Coordination Pathways Promote Calcium Carbonate Bioerosion by Excavating Sponges. *Scientific Reports*, *9*(1), 1–10. https://doi.org/10.1038/s41598-018-36702-8

Yu, T., & Chen, Y. (2019). Effects of elevated carbon dioxide on environmental microbes and its mechanisms: A review. *Science of the Total Environment*, *655*, 865–879. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.301

Zeebe, R. E., & Wolf-Gradow, D. (2001). *CO2 in Seawater: Equilibrium, Kinetics, Isotopes* (D. Halpern, Ed.). Elsiever Ocenaographic Series. https://doi.org/10.1016/s0924-7963(02)00179-3

Zunino, S., Canu, D. M., Zupo, V., & Solidoro, C. (2019). Direct and indirect impacts of marine acidification on the ecosystem services provided by coralligenous reefs and seagrass systems. *Global Ecology and Conservation*, *18*, e00625. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00625