Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

Tesis presentada para optar al grado de Licenciada en Biología

Abundancia, Biomasa y Floración de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en el Parque Nacional Cahuita, Caribe de Costa Rica

Vanessa Nielsen Muñoz

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

2007

RESUMEN

Entre agosto 2003 y agosto 2006 se estudiaron tres sitios representativos del Parque Nacional Cahuita con lechos de *Thalassia testudinum* Banks ex König. También se recolectaron muestras en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo y se utilizaron datos obtenidos en 1988 para complementar el estudio. Se estimó la biomasa total y la de sus partes en setiembre 2003 y mayo 2005; la densidad, abundancia y frecuencia durante un año, entre octubre 2003 y octubre 2004. Además realizó un muestro en dos sitios del Parque Nacional Cahuita entre agosto 2003 y agosto 2006 para determinar el pico de la floración y la proporción sexual.

Durante un año (octubre 2003-octubre 2004) en uno de los sitios de estudio del Parque Nacional Cahuita, se realizaron mensualmente 4 transectos de 50 metros de largo perpendiculares a la costa, establecidos al azar. A lo largo de cada transecto se colocaron diez cuadrículas de 0,25 m^2, a distancias determinadas al azar. Se anotaron todas las especies de pastos marinos y la cobertura de las especies presentes en cada cuadrícula y mediante el método Braun-Blanquet se estimó la densidad, abundancia y frecuencia mensuales. Estas variables presentaron una periodicidad cuatrimestral con picos en enero, mayo y setiembre, que refleja cierta dinámica a lo largo del año. *T. testudinum* presentó valores de abundancia que oscilaron entre 2,2 y 3,6; mientras que en *Syringodium filiforme* varió entre 0,3 y 1,8. En el mes de julio *T. testudinum* presentó la abundancia más alta y la frecuencia más baja. *S. filiforme* presentó una mayor abundancia en el mes de enero.

La biomasa total promedio que se encontraba debajo del sustrato es más del doble que la que se encuentra por encima. En las localidades de estudio se presentó una mayor biomasa promedio de rizomas (310.90 g/m^2), raíces (187.62 g/m^2) y hojas verdes (67.90 g/m^2). Esta especie invierte más energía en la producción de su sistema radicular que incluye los rizomas y las raíces que en la estructura foliar (haces o vástagos y hojas), lo que le permite a estas plantas adaptarse al ambiente en cual se desarrollan, ya que al vivir en áreas someras están expuestas a la constante acción de las olas y mareas, y por lo tanto

necesitan un sistema de anclaje lo suficientemente fuerte como para mantenerlas arraigadas al sustrato.

La proporción de estolones con flor de *T. testudinum* fue muy baja en el mes pico de floración (mayo). En este mes de 3000 estolones 95 tenían flor (3.17%) en el 2004, 20 (0.67%) en el 2005 y 7 (0.23%) en el 2006. En ambas localidades y en todos los años de estudió los porcentajes de flores masculinas son mayores que los de femeninas, el porcentaje de flores masculinas supera el 55 % del total de flores. La proporción sexual es 2 flores masculinas por cada flor femenina para el 2004, en el 2005 y 2006 se presentaron 4 flores masculinas por cada flor femenina. La proporción sexual (flores masculinas vrs flores femeninas) por localidad fue diferente por sitio. Las mareas mínimas del año se correlacionaron con el mes pico de la floración. El período de la floración se inicia desde abril y se extiende hasta junio, el pico de la floración se da en mayo. Las mareas mínimas del año se correlacionaron con el mes pico de la floración de *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita.

Es importante generar información básica sobre los lechos de pastos marinos del Caribe de Costa Rica, únicos en el país y de gran valor para una comunidad que depende directa o indirectamente del ecoturismo y la pesca. La divulgación de información generada en esta tesis puede ser un instrumento para concientizar a las personas encargadas de ejecutar planes de acción específicos para la conservación y el manejo de los pastos marinos y enfocar las prioridades a nivel internacional, para lo cual se recomienda fortalecer el plan de monitoreo regional que se desarrolla en la zona.

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

Tesis presentada para
optar al grado de
Licenciada en Biología

ABUNDANCIA, BIOMASA Y FLORACIÓN DE *THALASSIA TESTUDINUM* (HYDROCHARITACEAE) EN EL PARQUE NACIONAL CAHUITA, CARIBE DE COSTA RICA

VANESSA NIELSEN MUÑOZ

CIUDAD UNIVERSITARIA RODRIGO FACIO
2007

"Esta tesis fue aceptada por la comisión de estudios finales de graduación de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura".

Dr. Jorge Cortés Nuñez
Director de Tesis

MSc. Gerardo Umaña Villalobos
Miembro del Tribunal

MSc. Ana Cecilia Fonseca Escalante
Miembro del Tribunal

Dr. José Antonio Vargas Zamora
Miembro del Tribunal

Dr. Carlos Morales
Representante Dirección Escuela de Biología

Vanessa Nielsen Muñoz
Postulante

DEDICATORIA

Esta tesis esta dedicada a mi esposo José Ignacio Escorriola y a mi hijo Federico Escorriola por su apoyo, paciencia y comprensión, por la larga espera que tuvieron que soportar para la conclusión de esta meta que me propuse. Gracias por la motivación que me dieron para no dejarme vencer por las dificultades en el camino.

AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento muy especial a mis papás por todo el apoyo y ayuda que me brindaron durante el desarrollo de esta tesis.

Mi sincero agradecimiento a mi tutor, Jorge Cortés por el apoyo, confianza y por todas las cosas que me ha enseñado, quien con su ejemplo me motiva a seguir adelante. A los miembros de mi Comité Asesor, Gerardo Umaña, Ana C. Fonseca y José Antonio Vargas por apoyarme y brindarme su valioso tiempo en la revisión y preparación del documento final. A Ingo Wehrtmann por su paciencia, comprensión y apoyo durante la realización de la tesis.

Doy gracias a todos los asistentes del CIMAR y compañeros de Biología que me acompañaron a contar flores en algún momento, si es que tuvieron la suerte de poder verlas. Al personal del Parque Nacional Cahuita, en especial a José Saballos por su apoyo y ayuda, a Davis Morera y a Leda Vargas del CIMAR por su colaboración y amistad. A Jeffrey Sibaja por su gentil ayuda con la estadística de la tesis. Al Encargado del Laboratorio de Geotecnia de la Escuela Centroamericana de Geología, de la Universidad de Costa Rica, el Sr. Rolando Mora Chinchilla, a Luis Meneses Granados y Javier Alvarado Romero por su ayuda con el análisis granulométrico de los sedimentos. Un reconocimiento especial a Andrea Bernecker por los datos de los sensores de temperatura que me facilitó, a Omar Lizano por los datos de mareas y a Ana Fonseca por su ayuda con el mapa de los sitios de recolecta de la tesis.

A todos mil gracias.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....viii
I. INTRODUCCIÓN.....1

II. OBJETIVOS.....7
2.1. Objetivo principal.....7
2.2. Objetivos específicos.....7

III. MATERIALES Y MÉTODOS.....8
3.1. Descripción del área de estudio.....8
3.2. Características climáticas.....11
3.3. Características físicas.....12
3.4. Características biológicas.....14

IV. RESULTADOS.....17
4.1. Características climáticas.....17
4.2. Características físicas.....18
4.3. Características biológicas.....22

V. DISCUSIÓN.....40

VI. CONCLUSIONES.....50

VII. BIBLIOGRAFÍA.....54

Índice de cuadros

Cuadro 1. Datos meteorológicos de la Estación Aeropuerto (Limón) y Puerto Vargas. Brillo solar (horas de sol), viento en (k/h), temperatura atmosférica (Celsius), lluvia (milímetros) y radiación solar (mega Julius). Fuente: Instituto Meteorológico Nacional.....12

Cuadro 2. Valores de abundancia de Braun-Blanquet (Kenworthy *et al.* 1993, Rose *et al.*1999, Fourqurean *et al.* 2001).....14

Cuadro 3. Valores para abundancia, densidad y frecuencia según la escala de Braun-Blanquet para *Thalassia testudinum* en el sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita. Octubre 2003 - Octubre 2004.....23

Cuadro 4. Biomasa promedio (g/m^2) de *Thalassia testudinum* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo y el Parque Nacional Cahuita (sitio 1 y 3) en el 2003.....30

Índice de ilustraciones

Fig.1. Principales especies de pastos marinos del Parque Nacional Cahuita. a. *Thalassia testudinum*. b. *Syringodium filiforme*.....7

Fig. 2. Localidades de estudio en el Parque Nacional Cahuita.....9

Fig. 3. Predicción de los valores máximos y mínimos de las mareas por mes. 2003-2006 (Programa "Tide and Currents. CIMAR", Universidad de Costa Rica).....11

Fig. 4. Flor masculina (a), femenina (b) y fruto (c) de *Thalassia testudinum*.....17

Fig. 5. Temperatura mensual promedio (± desv. est.) del agua °C (sensor Stow Away) en el Parque Nacional Cahuita, 2003-2006.....18

Fig. 6. Temperatura mínima y máxima del agua °C (sensor Stow Away) en Sitio 1 (Perezoso), Parque Nacional Cahuita. 2003-2005.....19

Fig. 7. Temperatura mínima y máxima del agua °C (sensor Stow Away) en Sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita. 2004-2006.....20

Fig. 8. Porcentaje de sedimento en el que crecía *Thalassia testudinum* en tres localidades del Parque Nacional Cahuita. 2005. Finos = <0.075 mm, arena fina = 0.075-0.250 mm, arena media = 0.500-1.00 mm, arena gruesa = 2.00 mm, grava = 4.75 mm.....21

Fig. 9. Distribución acumulada de sedimento en el que crecía *Thalassia testudinum* en tres localidades del Parque Nacional Cahuita. 2005.....22

Fig. 10. Abundancia de *Thalassia testudinum* en sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita.Octubre 2003 - octubre 2004. Rojo = valores esperados, Azul = valores observados. Mes 1 = octubre 2003.....24

Fig. 11. Densidad de *Thalassia testudinum* en sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita.Octubre 2003 - octubre 2004. Rojo = valores esperados, Azul = valores observados. Mes 1 = octubre 2003.....25

Fig. 12. Frecuencia de *Thalassia testudinum* en sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita.Octubre 2003 - octubre 2004. Rojo = valores esperados, Azul = valores observados. Mes 1 = octubre 2003.....26

Fig. 13. Biomasa total promedio (g/m^2) de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Cahuita para noviembre 1988, setiembre 2003 y mayo 2005.....27

Fig. 14. Biomasa promedio sobre el sustrato y debajo del sustrato (g/m^2) de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Cahuita para setiembre 2003 y mayo 2005.....28

Fig. 15. Biomasa promedio (g/m^2) de *Thalassia testudinum* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo para noviembre 1988 y setiembre 2003.....29

Fig. 16. Biomasa promedio de las partes (g/m^2) de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Cahuita para noviembre 1988, setiembre 2003 y mayo 2005.....30

Fig. 17. Biomasa promedio de las partes (g/m^2) de *Thalassia testudinum* por sitio en el Parque Nacional Cahuita en mayo 2005.....31

Fig. 18. Número de estolones con flores masculinas y femeninas de *Thalassia testudinum* en el período de la floración para sitio 1 y 3 en el Parque Nacional Cahuita. Abril 2004 - Junio 2006.....33

Fig. 19. Número total de estolones con flor de *Thalassia testudinum* en el sitio 1 (Perezoso), Parque Nacional Cahuita. 2004-2006.....34

Fig. 20. Número total de estolones con flor de *Thalassia testudinum* en el sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita. 2004-2006.....35

Fig. 21. Porcentaje de flores masculinas y femeninas de *Thalassia testudinum* por año en el sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita. 2004-2006.....36

Fig. 22. Porcentaje de flores masculinas y femeninas de *Thalassia testudinum* por año en el sitio 1 (Perezoso), Parque Nacional Cahuita. 2004-2006.....36

Fig. 23. Relación entre el mes pico de la floración (mayo) de *Thalassia testudinum* y las mareas más bajas del año (mayo) en el Parque Nacional Cahuita. 2003-2006. Azul = floración, Rojo = mareas mínimas.....38

Fig. 24. Plantas de *T. testudinum* expuestas al aire durante la marea baja en el Parque Nacional Cahuita, mayo 2005.....41

RESUMEN

Entre agosto 2003 y agosto 2006 se estudiaron tres sitios representativos del Parque Nacional Cahuita con lechos de *Thalassia testudinum* Banks ex König. También se recolectaron muestras en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo y se utilizaron datos obtenidos en 1988 para complementar el estudio. Se estimó la biomasa total y la de sus partes en setiembre 2003 y mayo 2005; la densidad, abundancia y frecuencia durante un año, entre octubre 2003 y octubre 2004. Además realizó un muestro en dos sitios del Parque Nacional Cahuita entre agosto 2003 y agosto 2006 para determinar el pico de la floración y la proporción sexual.

Durante un año (octubre 2003-octubre 2004) en uno de los sitios de estudio del Parque Nacional Cahuita, se realizaron mensualmente 4 transectos de 50 metros de largo perpendiculares a la costa, establecidos al azar. A lo largo de cada transecto se colocaron diez cuadrículas de 0,25 m^2, a distancias determinadas al azar. Se anotaron todas las especies de pastos marinos y la cobertura de las especies presentes en cada cuadrícula y mediante el método Braun-Blanquet se estimó la densidad, abundancia y frecuencia mensuales. Estas variables presentaron una periodicidad cuatrimestral con picos en enero, mayo y setiembre, que refleja cierta dinámica a lo largo del año. *T. testudinum* presentó valores de abundancia que oscilaron entre 2,2 y 3,6; mientras que en *Syringodium filiforme* varió entre 0,3 y 1,8. En el mes de julio *T. testudinum* presentó la abundancia más alta y la frecuencia más baja. *S. filiforme* presentó una mayor abundancia en el mes de enero.

La biomasa total promedio que se encontraba debajo del sustrato es más del doble que la que se encuentra por encima. En las localidades de estudio se presentó una mayor biomasa promedio de rizomas (310.90 g/m^2), raíces (187.62 g/m^2) y hojas verdes (67.90 g/m^2). Esta especie invierte más energía en la producción de su sistema radicular que incluye los rizomas y las raíces que en la estructura foliar (haces o vástagos y hojas), lo que le permite a estas plantas adaptarse al ambiente en cual se desarrollan, ya que al vivir en áreas someras están expuestas a la constante acción de las olas y mareas, y por lo tanto

necesitan un sistema de anclaje lo suficientemente fuerte como para mantenerlas arraigadas al sustrato.

La proporción de estolones con flor de *T. testudinum* fue muy baja en el mes pico de floración (mayo). En este mes de 3000 estolones 95 tenían flor (3.17%) en el 2004, 20 (0.67%) en el 2005 y 7 (0.23%) en el 2006. En ambas localidades y en todos los años de estudió los porcentajes de flores masculinas son mayores que los de femeninas, el porcentaje de flores masculinas supera el 55 % del total de flores. La proporción sexual es 2 flores masculinas por cada flor femenina para el 2004, en el 2005 y 2006 se presentaron 4 flores masculinas por cada flor femenina. La proporción sexual (flores masculinas vrs flores femeninas) por localidad fue diferente por sitio. Las mareas mínimas del año se correlacionaron con el mes pico de la floración. El período de la floración se inicia desde abril y se extiende hasta junio, el pico de la floración se da en mayo. Las mareas mínimas del año se correlacionaron con el mes pico de la floración de *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita.

Es importante generar información básica sobre los lechos de pastos marinos del Caribe de Costa Rica, únicos en el país y de gran valor para una comunidad que depende directa o indirectamente del ecoturismo y la pesca. La divulgación de información generada en esta tesis puede ser un instrumento para concientizar a las personas encargadas de ejecutar planes de acción específicos para la conservación y el manejo de los pastos marinos y enfocar las prioridades a nivel internacional, para lo cual se recomienda fortalecer el plan de monitoreo regional que se desarrolla en la zona.

I. INTRODUCCIÓN

Los pastos marinos son plantas con flor especializadas que están adaptadas a los ambientes marinos poco profundos de la mayoría de los continentes. La mayoría son completamente marinos, sin embargo, algunas especies no se pueden reproducir hasta que se de una marea baja o una descarga de agua dulce. Algunos pastos marinos pueden sobrevivir en un ámbito de condiciones que comprenden aguas *dulces, estuarinas, marinas o hipersalinas* (Short *et al.* 2001).

Los pastos marinos tropicales generalmente crecen en la vecindad de los ambientes coralinos y manglares. Son fuente de alimento, sitios de crianza y refugio para muchas especies. Tienen una de las tasas de producción más altas en el mundo y junto con su habilidad para colonizar y estabilizar los sedimentos de las áreas poco profundas, representan un ecosistema único y valioso. Se caracterizan por tener altos requerimientos lumínicos que los limitan a las aguas someras (generalmente menos de 30 m) de las costas marinas, incluyendo estuarios (Fonseca *et al.* 1988). Además, son dioicos en su mayoría (75%), poseen polinización submarina y polen mucilaginoso y flotante (Pettitt *et al.* 1981, Wycott & Les 1996).

En el mundo hay 60 especies de pastos marinos agrupadas en 13 géneros y 5 familias. En la región del Caribe y el Golfo de México hay 9 especies. La especie dominante en la mayor parte de esta región es *Thalassia testudinum* Banks ex König, "hierba de tortuga", con *Syringodium filiforme* y *Halodule wrightii* (ambas de Cymodoceaceae) a menudo mezcladas con *T. testudinum* o dominando como únicas especies en algunos hábitats. También se encuentran especies de *Halophila* (Hydrocharitaceae) en parches solitarios o mezclados (Short *et al.* 2001).

El género *Thalassia* (Hydrocharitaceae) comprende dos especies geográficamente separadas que son morfológicamente similares, parecen estar íntimamente relacionadas y

derivaron quizá de una población ancestral común (Pettitt *et al.* 1981, Kuo & den Hartog 2001). *T. testudinum* se encuentra en el Caribe y el Golfo de México (den Hartog 1970) y *T. hemprichii* Ehrenberg Ascherson en la región Indo-Pacífica (Short *et al.* 2001). Este género se caracteriza por tener rizoma rastrero con numerosos y relativamente cortos internudos y una escama (o una hoja escama) en cada nudo, una o más raíces sin ramificaciones a intervalos irregulares de 6-12 nudos, tallo pequeño y erguido con dos a seis hojas. Hojas lineares, a menudo curvadas, con 9-17 venas longitudinales, ápice redondeado finamente serrulado. *T. testudinum* tiene hojas de 10-60 cm de longitud, 4-12 mm de ancho, con 9-15 venas longitudinales (Kuo & den Hartog 2001).

La biomasa y densidad de los pastos marinos no solo varía entre localidades geográficas (Zieman & Wetzel 1980, Hillman *et al.* 1989), sino también dentro de la misma localidad en respuesta a variaciones locales de las condiciones ambientales tales como salinidad, exposición al aire, claridad del agua, profundidad en el sedimento y nutrientes (Zieman 1975, Thorhaug & Roesler 1977, Bulthuis & Woelkerling 1983, Zieman *et al.* 1989). En Florida se han reportado fluctuaciones estacionales en el crecimiento de las hojas de los pastos marinos, la biomasa y la producción primaria (Taylor *et al.* 1973, Zieman 1974 a,b, 1975, Thorhaug & Roessler 1977). Sin embargo, Buesa (1974, 1975) reporta variaciones estacionales de biomasa no significativas en Cuba. En *T. testudinum* se han encontrado variaciones mensuales evidentes en el promedio de la biomasa, que tiende a ser mínima durante el invierno y máxima durante el verano en México (Tussenbroek 1995).

Se ha encontrado una relación significativa entre la profundidad y la biomasa de las principales especies de pastos marinos de la India, en donde la biomasa máxima esta restringida a la zona litoral baja, a una profundidad entre 2-2.5 m (Jagtap *et al.* 2003). Daby (2003) encontró una correlación significativa entre la concentración de fosfato y la biomasa de los pastos marinos de la isla Mauricio. Estudios desarrollados en México y Florida describen la relación entre altos niveles de luz y el incremento de la biomasa en *T. testudinum* (Tussenbroek 1994, Dawes 1998).

Con respecto a la distribución de la biomasa en las diferentes partes de la planta, se sabe que en *T. testudinum* los tejidos que se encuentran enterrados pueden comprender más del 85% de la biomasa total (Fourqurean & Zieman 1991, Lee & Dunton 1996).

Los estudios que relacionan la biomasa con el tipo de sustrato en el cual se desarrollan los pastos marinos se han realizado en Asia y África. La biomasa promedio de los pastos marinos del sureste de Asia es mayor con la disminución del contenido de fango y arcilla de los sedimentos (Terrados *et al.* 1998). En Filipinas se observó que la mayoría los sitios cuyo peso seco del sedimento es superior al 20% de fango y arcilla estaban desprovistos de vegetación, sugiriendo que los sedimentos muy fangosos no son hábitats favorables para las praderas de pastos marinos (Duarte *et al.* 1997). En una laguna costera de la isla Mauricio se determinó que el tipo de sedimento en el que crecen los pastos marinos es principalmente arena (Daby 2003).

Estudios sobre la abundancia y densidad de los pastos marinos se han desarrollado en Asia y Africa (Jupp *et al.* 1996, Agawin *et al.* 2001, Paula *et al.* 2001, Daby 2003) y en el sur de Florida, específicamente de *T. testudinum* (Zieman *et al.* 1999, Fourqurean *et al.* 2001). Algunos de los principales programas de monitoreo de pastos marinos se están realizando en el Caribe, The Caribbean Coastal Marine Productivity (CARICOMP), y en Florida y Australia (Zieman *et al.* 1997, CARICOMP 2000, Kirkman & Kirkman 2000, Fourqurean & Rutten 2003).

Hay varios estudios sobre la floración de *T. testudunum* en Florida, las Islas Vírgenes y Texas (Grey & Moffler 1978, Lewis & Phillips 1980, Phillips *et al.* 1981, Moffler *et al.* 1981, Zieman 1982). En Florida se reporta la floración entre mayo y junio (Grey & Moffler 1978, Lewis & Phillips 1980) y en mayo en las Islas Vírgenes (Phillips *et al.* 1981). Análisis fenológicos utilizando cinco fenofases (mínima biomasa vegetativa, máxima biomasa vegetativa, aparición inicial de yemas florales, floración inicial, aparición inicial de frutos) no muestran diferencias significativas entre sitios que puedan relacionarse

con la latitud para ninguna fenofase, pero indican que la floración puede estar estrechamente sincronizada en Texas, Florida y St. Croix, Islas Vírgenes (Phillips *et al.* 1981).

La floración esta sincronizada con el ciclo de las mareas en *T. hemprichii* y en *Amphibolis* con las estaciones (Pettitt *et al.* 1981). Estudios de campo y de fisiología reproductiva de *T. testudinum* bajo condiciones controladas sugieren que la floración está relacionada con la temperatura. En St. Croix, la floración es precedida por un aumento significativo de la temperatura, el cual es más acentuado que en Florida y Texas. La respuesta a la temperatura de las plantas de St. Croix probablemente se debe a diferencias genotípicas entre Florida y Texas (Phillips *et al.* 1981).

Dado que los pastos marinos se encuentran en áreas costeras, la parte del ambiente marino más fuertemente influenciada por humanos, no sorprende que los numerosos registros alrededor del mundo de declives de sus poblaciones sean relacionados en gran medida con causas antropogénicas. Por ello se ha propuesto el empleo de pastos marinos como indicadores biológicos para medir la condición relativa de los sistemas estuarinos. La disminución global en la abundancia de los pastos marinos y sus organismos asociados, se ha atribuido a actividades antropogénicas (Kemp 2000), principalmente a la sedimentación causada por la deforestación (Kirkman & Walker 1989, Shepherd *et al.* 1989, Fortes 1995) y la excesiva producción de nutrientes en las aguas costeras (Short & Wyllie-Echeverria 1996). El cambio climático afectará la distribución de los pastos marinos, modificando la salinidad y por ende la germinación de semillas, formación de propágulos, fotosíntesis, crecimiento y biomasa. Afectará principalmente las tasas de crecimiento y otras funciones fisiológicas de estas plantas (Short & Neckles 1999).

Para el Caribe de Costa Rica se han informado cuatro especies: *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme*, *Halophila decipiens* y *Halodule wrightii* y en el Pacífico: *Halophila*

bailionis y *Ruppia maritima* (Dawson 1962, Wellington 1972, 1973, 1974, Cortés 2001) (Fig. 1).

Hay pocos trabajos ecológicos sobre los pastos marinos del Caribe de Costa Rica. Wellington (1972) se refiere a la comunidad de *Thalassia* mediante una descripción ecológica del ambiente marino del Parque Nacional Cahuita. También se han publicado datos correspondientes a un período de dos meses, sobre el efecto de factores ambientales y tamaño del sedimento en la biomasa, productividad y densidad de *T. testudinum* (Paynter *et al.* 2001). En el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo, entre noviembre 2005 y marzo 2006 se realizó un mapa de distribución de *T. testudinum* y se midió la variación espacio-temporal de la abundancia, biomasa, productividad y parámetros de las hojas en relación con las variables ambientales (profundidad, tamaño de grano, composición y concentración de nutrientes, salinidad y temperatura superficial del agua) en cinco sitios expuestos a un gradiente fluvial (Krupp 2006). En la localidad de Perezoso del Parque Nacional Cahuita se están monitoreando los pastos marinos mediante el protocolo de CARICOMP (Caribbean Coastal Marine Productivity). Los primeros años de este estudio (1999-2005) han demostrado que la biomasa total es de intermedia a alta (750 - 1500 g/m2) en comparación con otros sitios del Caribe y ha disminuido con el tiempo, lo cual puede ser debido a las altas temperaturas del agua que aumentaron casi 10°C de 1999 a 2005 (Fonseca *et al.* 2007).

La laguna costera del Parque Nacional Cahuita tiene un área aproximada de 250 ha, las praderas de pastos marinos cubren 20 hectáreas. Este sitio se vio afectado por el terremoto de Limón en la década de 1990 y un año después de este evento, *Thalassia* había repoblado completamente la laguna. Posteriormente poblaciones de algas y otras especies de pastos marinos volvieron a alcanzar los niveles anteriores al terremoto (Cortés 2004 en Linton & Fisher 2004). Dentro del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo se encuentran grandes áreas cubiertas por pastos marinos, principalmente la hierba de tortuga, *T. testudinum* y en menor proporción, el pasto de manatí, *S. filiforme*. Los lechos de

Thalassia son más abundantes en las zonas protegidas de los arrecifes. En el refugio, dichos lechos se encuentran detrás de las crestas arrecifales de Punta Uva, Manzanillo y Punta Mona (Cortés 1991).

Hay una gran cantidad de organismos asociados a los lechos de pastos marinos del Parque Nacional Cahuita, tales como tortugas, peces, erizos, pepinos de mar, moluscos, decápodos y corales tales como *Manicina areolata*, *Millepora complanata*, *Acropara palmata*, *Agaricia agaricites*, *Siderastrea siderea* y *Porites porites*, así como una alta diversidad de algas epífitas.

En Costa Rica el ecosistema de los pastos marinos es poco conocido y se requieren estudios sobre los aspectos básicos de la biología, historia natural y ecología de las especies que lo componen. Se necesita alcanzar un nivel de comprensión más alto de este ecosistema, desarrollar una percepción de las presiones que esta sufriendo en la actualidad y mejorar la habilidad de monitorear efectivamente su salud y condición general. Al mismo tiempo determinar las acciones de manejo y conservación al igual que se ha hecho con otros ecosistemas marinos que han recibido mayor atención.

Este estudio presenta información básica sobre los pastos marinos del Parque Nacional Cahuita, que se espera que sea útil para el manejo del área silvestre protegida y para una comunidad que depende directa o indirectamente del ecoturismo.

a. *Thalassia testudinum*

b. *Syringodium filiforme*

Fig.1. Principales especies de pastos marinos del Parque Nacional Cahuita. a. *Thalassia testudinum*. b. *Syringodium filiforme.*

II. OBJETIVOS

2.1. Objetivo principal

Caracterizar el pasto marino *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Cahuita, mediante la estimación de la biomasa total y la de sus partes, la densidad, la abundancia, la frecuencia y el estudio de la floración.

2.2. Objetivos secundarios

1- Estimar la densidad, abundancia y frecuencia mensual de *T. testudinum* en Punta Cahuita, durante un año de muestreo y determinar si la abundancia está relacionada con los siguientes factores físicos: precipitación, temperatura atmosférica y del agua, mareas y brillo solar.

2- Calcular la biomasa total y la de sus partes (hoja verde, hoja seca, rizoma y raíz) de *T. testudinum* en 2003 y 2005.

3- Determinar la relación entre el tamaño de grano del sedimento y la biomasa de *T. testudinum* en mayo 2005.

4- Determinar el pico de la floración mediante muestreos mensuales (2003-2006) y la proporción de estolones con flores masculinas y femeninas de *T. testudinum* en dos localidades del Parque Nacional Cahuita y determinar si la floración esta relacionada con la precipitación, temperatura atmosférica y del agua, mareas y brillo solar.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Descripción del área de estudio

El estudio se realizó entre agosto 2003 y agosto 2006 en las lagunas arrecifales del Parque Nacional Cahuita (PNC), en las aguas someras con pastos marinos que rodean a Punta Cahuita, en tres localidades con lechos representativos de la zona (Fig. 2). También se tomaron muestras en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo, en la localidad de Manzanillo.

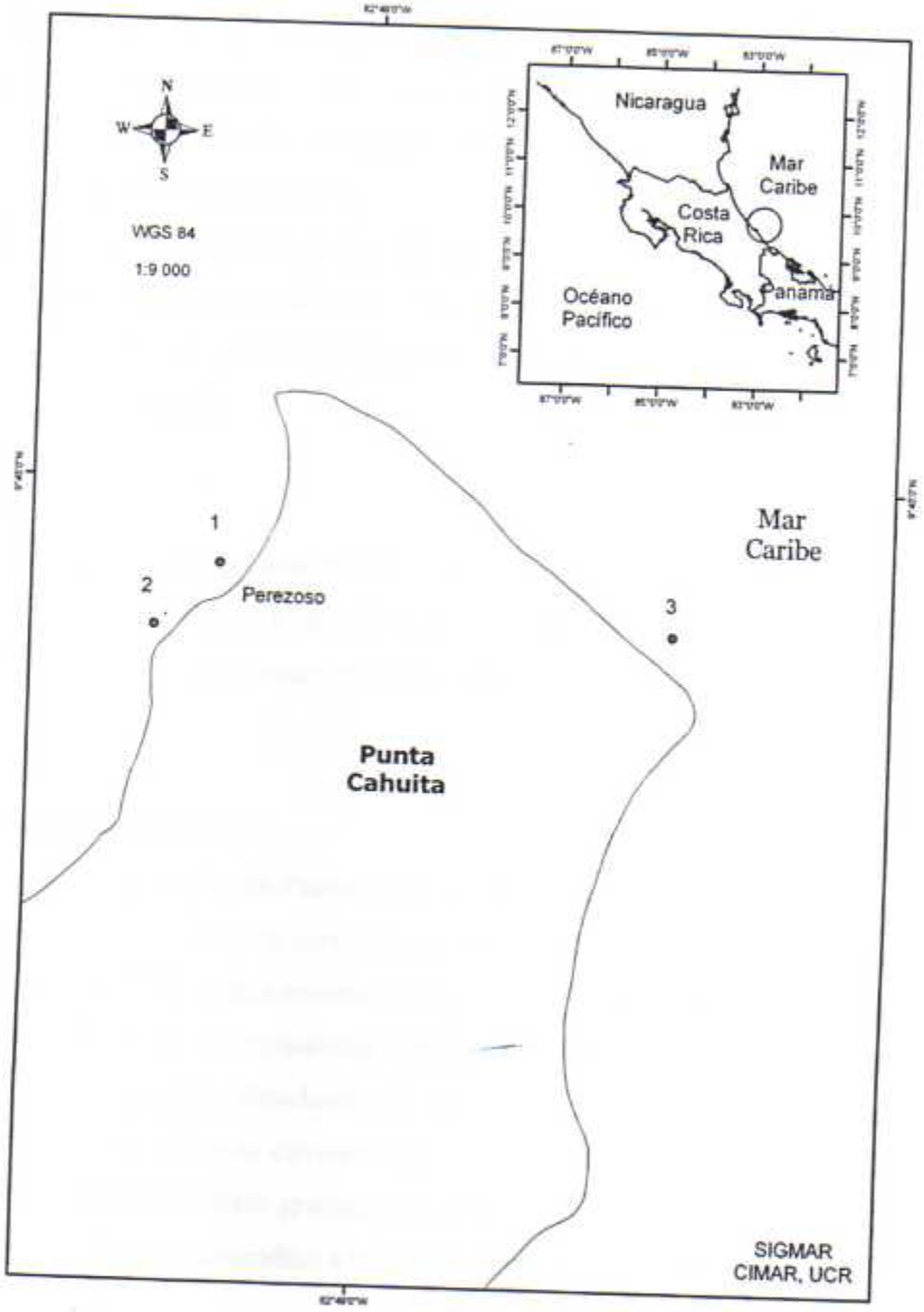

Fig. 2. Localidades de estudio en el Parque Nacional Cahuita.

Sitio 1 (Perezoso)

El sitio 1 consistió en un parche cercano al Río Perezoso, caracterizado por plantas pequeñas en lechos poco densos. Se podía encontrar el coral *Manicina areolata* como un componente frecuente de la comunidad de organismos asociados, así como *Millepora complanata*, *Acropara palmata*, *Agaricia agaricites* y *Siderastrea siderea*, entre otros. Esta parte de la laguna se encontraba influenciada por el Río Perezoso, ya que se encontraba a una distancia de 100 m del mismo, cuyo caudal aumenta en la época lluviosa, trayendo aguas frías y ricas en nutrientes de la cuenca del río. Este sitio se caracterizó por un sustrato intermedio.

Sitio 2

El sitio 2 no se encontraba tan expuesto al agua del Río Perezoso, a pesar de que se encontraba cerca del sitio 1. Se ubicaba a 2 metros del borde de la costa y se extendía hasta los 75 metros. Se caracterizó por un sustrato fino y plantas de *T. testudinum* de tamaño variable.

Sitio 3 (Punta Cahuita)

El Sitio 3 se encontraba en Punta Cahuita, un sistema lagunar más expuesto al mar abierto, influenciado por el oleaje y corrientes fuertes, en el que se daba un constante intercambio de aguas tibias de la laguna costera con aguas más frías provenientes de la parte externa del mar. Las plantas de *T. testudinum* eran grandes, muy densas, en algunas zonas estaban asociadas con parches abundantes de *Sargassum* y otras algas tales como: *Halimeda*, *Penicillus*, *Dictyosphaeria cavernosa* y la cianobacteria café *Schizothrix* sp. Este sitio se caracterizó por un sustrato grueso, con grava y coral muerto. Estos lechos estaban muy cerca de la orilla y se extendían a una distancia de 150 metros.

3.2. Características climáticas

La marea en el Caribe es diurna, con un ámbito pequeño (0.3 m) (Omar Lizano, com. pers. julio 2007). En mayo y junio se registran las mareas más bajas del año y en noviembre y diciembre las más altas (Fig. 3).

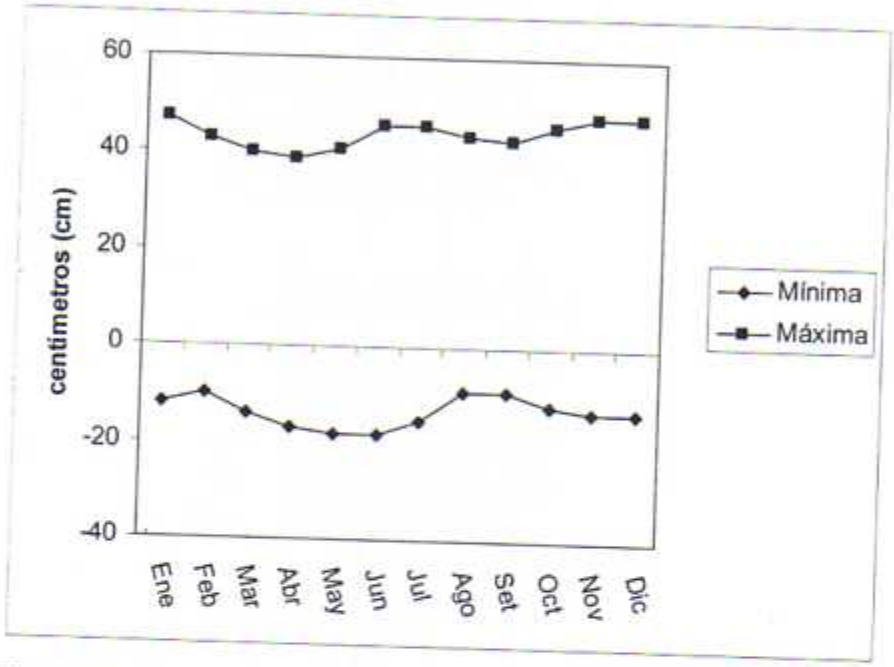

Fig. 3. Predicción de los valores máximos y mínimos de las mareas por mes (cm). 2003-2006 (Programa "Tide and Currents". CIMAR, Universidad de Costa Rica).

Se utilizaron los datos del Instituto Meteorológico Nacional de temperatura atmosférica promedio, brillo solar y radiación solar global de la estación meteorológica de Limón (Aeropuerto), la más cercana al sitio de muestreo y los datos de precipitación mensual de la estación de Puerto Vargas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Datos meteorológicos de la Estación Aeropuerto (Limón) y Puerto Vargas. Brillo solar (horas de sol), temperatura atmosférica (Celsius), lluvia (milímetros) y radiación solar (mega Julius). Fuente: Instituto Meteorológico Nacional

LIMÓN (Aeropuerto)	**Ene**	**Feb**	**Mar**	**Abr**	**May**	**Jun**	**Jul**	**Ago**	**Set**	**Oct**	**Nov**	**Dic**
Brillo solar (horas) 1969-2006	5.1	5.4	5.8	5.7	5.2	4.4	3.8	4.6	5.2	5.4	4.6	4.7
Brillo Solar 2004	5.1	5.3	4.6	5.8	2.7	4.5	4	4.1	6.4	6.4	3.3	4.5
Brillo Solar 2005	2.5	4.3	7.5	5.6	5.6	6	5.5	4.1	4.2	5.2	3.9	6.8
Brillo Solar 2006	4.6	5.7	4.1	5.9	5.7	5.1	4.3	4.9	5.4	5.7	3.9	5.3
Radiación 1969-2001 (mega julius)	13.1	14.4	15.7	15.8	15.1	13	12.6	13.8	14.4	14.3	12.7	11.9
Temp. prom. 1970-2006 (°C)	24.8	24.9	25.5	26.1	26.6	26.6	26.1	26.2	26.5	26.3	25.7	25.1
Temp. prom. 2003	24.9	25.5	26.2	26.6	26.8	26.8	26.5	26.3	26.9	27.1	26.4	25.4
Temp. prom. 2004	25	25.3	25.6	25.2	25.4	25.8	25.6	25.7	25.9	26.1	24.8	24.4
Temp. prom. 2005	23.7	23.9	25.6	25.6	26.2	26.6	25.9	25.7	25.8	25.7	24.6	24.5
Temp. prom. 2006	24	24.7	25.1	25.8	26.3	26.7	26.6	26.6	26.6	26.8	25.9	25.6
PUERTO VARGAS												
Lluvia prom. (mm) 1977-2006	268	200	212	244	361	278	382	311	160	187	290	336
Lluvia 2003	186	128	63	277	451	225	328	200	81	187	247	591
Lluvia 2004	123	228	357	215	875	401	189	338	56	191	667	506
Lluvia 2005	767	265	31	348	327	155	261	235	85	224	397	143
Lluvia 2006	318	242	459	244	111	298	305	196	147	165	94	314

Estación Limón (Aeropuerto): Latitud N 10°00' Longitud O 83°03'
Estación Puerto Vargas: Latitud N 09° 44' Longitud O 82°49'

3.3. Características físicas

Temperatura del agua

La temperatura del agua se registró con un sensor Stow Away XTI ubicado en el lecho de pastos marinos que se encuentra cerca de la desembocadura del río Perezoso (sitio 1). Este sensor registra la temperatura cada media hora como parte del monitoreo del Proyecto

CARICOMP. También se utilizaron los datos de otro sensor (Hobo Water Temp Pro), ubicado en el lecho de pastos marinos de Punta Cahuita (sitio 3) del proyecto: "Estudio sobre la diversidad taxonómica y la ecología de decápodos asociados a macroalgas y pastos marinos en el Caribe de Costa Rica".

Salinidad

La salinidad del agua se midió mediante un refractómetro manual (WTW 330) en las localidades de Perezoso y Punta Cahuita, durante cada muestreo mensual.

Granulometría

En los tres sitios de estudio, en mayo 2005, de cada núcleo utilizado para la obtención de biomasa también se tomó una muestra homogénea de sedimento de 300 g, a la cual se le realizó un tamizaje con diferentes tamaños de poro y se pesó la cantidad de sedimento en cada tamiz, para determinar los porcentajes de los diferentes componentes del sustrato. Los tamaños de los tamices que se utilizaron fueron: 4.75, 2.00, 1.00, 0.500, 0.250, 0.125, 0.075 y <0.075 (mm). Los datos tuvieron que ser transformados mediante la función arcoseno ya que no presentaban una distribución normal. Se utilizó el análisis múltiple discriminante Stepwise (SPSS) para seleccionar los sedimentos retenidos en los tamices que mostraron una posible diferencia entre sitios y con estos se realizó el análisis para comprobarlo.

Los datos de sedimento del 2005 se agruparon por categorías: grava (4.75 mm), arena gruesa (2.00 mm), arena media (0.500 - 1.00 mm), arena fina (0.075 - 0.250 mm) y <0.075 mm, para comparar los sitios de estudio mediante un análisis de varianza (ANOVA, $p<0.05$), con pruebas posteriores de Bonferroni o Tukey dependiendo del número de muestras.

3.4. Características biológicas

Densidad, abundancia y frecuencia de *T. testudinum* y *S. filiforme*

Durante un año (octubre 2003-octubre 2004), se realizaron mensualmente en el sitio 3 (Punta Cahuita), 4 transectos de 50 metros de largo perpendiculares a la costa, establecidos al azar. A lo largo de cada transecto se colocaron diez cuadrículas de 0.25 m^2, a distancias determinadas al azar. Se anotaron todas las especies de pastos marinos y la cobertura de las especies presentes en cada cuadrícula, mediante el método Braun-Blanquet, que se ha estado usando para pastos marinos (Kenworthy *et al.* 1993, Rose *et al.* 1999, Fourqurean *et al.* 2001).

Cuadro 2. Valores de abundancia de Braun-Blanquet (Kenworthy *et al.* 1993, Rose *et al.*1999, Fourqurean *et al.* 2001).

Valor Braun-Blanquet	Interpretación
0	Especie ausente del cuadrante
0.1	Especie representada por un estolón solitario, <5% cobertura
0.5	Especie representada por pocos (<5) estolones, <5% cobertura
1	Especie representada por muchos (>5) estolones, <5% cobertura
2	Especie representada por muchos (>5) estolones, 5-25% cobertura
3	Especie representada por muchos (>5) estolones, 25-50% cobertura
4	Especie representada por muchos (>5) estolones, 50-75% cobertura
5	Especie representada por muchos (>5) estolones, 75-100% cobertura

La abundancia, densidad y frecuencia se calculó como:

Abundancia = Sumatoria de los valores Braun-Blanquet/número total de cuadrantes ocupados.

Densidad = Sumatoria de los valores Braun-Blanquet/número total de cuadrantes.

Frecuencia (%) = Número de cuadrantes ocupados/número total de cuadrantes *100.

Se usó el programa PAST para determinar la periodicidad de la densidad, abundancia y frecuencia. El modelo sinusoidal ajustó los datos observados y los esperados en un gráfico, utilizando los índices chi-cuadrado y Akaike IC para determinar el modelo de mejor ajuste. Para la abundancia y frecuencia el mejor ajuste se dio con el índice Akaike IC más bajo mientras que para la densidad se logró con el valor de chi-cuadrado más bajo.

Biomasa de *T. testudinum*

En setiembre 2003 se tomaron 12 muestras de biomasa al azar, distribuidas en dos localidades del Parque Nacional Cahuita, sitio 1 (Perezoso) y 3 (Punta Cahuita). Además, se recolectaron 5 muestras al azar en Manzanillo para compararlas con 12 muestras recolectadas en noviembre de 1988. Esto último, debido a que se ha reportado que los requerimientos físicos de poblaciones de la misma especie posiblemente varían según la localidad y se da una variedad de respuestas de las especies a la calidad del agua y las condiciones locales del sedimento (Livingston 1984). En mayo del 2005 se obtuvieron 25 muestras al azar en tres lechos (sitio 1, 2 y 3) del Parque Nacional Cahuita.

Las muestras se recolectaron a una profundidad de 30 cm, usando un núcleo de PVC de 20 cm de diámetro y se transportaron en hielera al laboratorio. Posteriormente a las plantas se les removió el sedimento y se separaron en sus partes (raíz, rizoma, hoja verde y hoja seca). Las hojas verdes se lavaron con ácido clorhídrico al 10% para remover las epífitas. Cada una de las partes se secó en un horno a 60°C por al menos 36 horas y se pesaron.

Con los datos del 2005 en los sitios 1, 2 y 3 se hicieron correlaciones de Pearson entre el peso promedio de cada parte de la biomasa (hoja verde, hoja seca, rizoma y raíz) y el peso

promedio del sedimento por categorías: grava (4.75 mm), arena gruesa (2.00 mm), arena media (1.00-0.500 mm), arena fina (0.250-0.075 mm) y <0.075 mm.

Los datos de biomasa que no presentaron una distribución normal se tuvieron que transformar mediante la función log 10.

Floración

En dos localidades del Parque Nacional Cahuita (sitio 1 y 3) entre agosto 2003 y agosto 2006 se realizaron conteos mensuales para estimar la proporción de estolones de *T. testudinum* con flor y determinar la periodicidad de la floración. En cada localidad se escogieron 30 sitios al azar y en cada uno se contaron grupos de 50 estolones (1500 estolones por sitio), para un total de 6000 estolones mensuales. Los estolones se revisaron en línea recta uno detrás de otro y se contó la cantidad de estolones con flores masculinas y femeninas para conocer la proporción de sexo de los estolones, también se contó la cantidad de frutos (Fig. 4).

a. Flor masculina.

b. Flor femenina.

c. Fruto.

Fig. 4. Flor masculina (a), femenina (b) y fruto (c) de *Thalassia testudinum*

Además se determinó si la floración de *T. testudinum* estaba relacionada con la precipitación, temperatura atmosférica y del agua, mareas y brillo solar, mediante la prueba harmónico de Spearman y la prueba de Mantel.

IV. RESULTADOS

4.1. Características climáticas

El brillo solar (horas de sol) mensual promedio del período 1969-2006 osciló entre 3.8 y 5.8 horas. La radiación solar global disponible solamente para el período 1969-2001,

mostró que los máximos valores se presentaron en marzo, abril y mayo, con valores de 15.7, 15.8 y 15.1 mega Julius respectivamente, mientras que el valor más bajo se dio en diciembre con 11.9 mega Julius. La temperatura atmosférica promedio mensual del período de estudio (2003-2006) fue constante y osciló entre 23.7 y 27.1°C, mientras que la precipitación fue más variable con rangos entre 81 mm y 875 mm. La precipitación promedio mensual del período 1977-2006 mostró que los meses más lluviosos fueron julio y mayo, con 382 y 361 mm, mientras que los menos lluviosos setiembre y Octubre con 160 y 187 mm, respectivamente (Cuadro 1).

4.2. Características físicas

Temperatura del agua

En el Parque Nacional Cahuita durante los años de estudio la temperatura promedio del agua mayor se dio en mayo (30.20°C ± 2.23) y setiembre (30.20°C ± 1.73), y la menor en enero (27.08°C ± 0.83) y febrero (27.02°C ± 0.95) (Fig. 5).

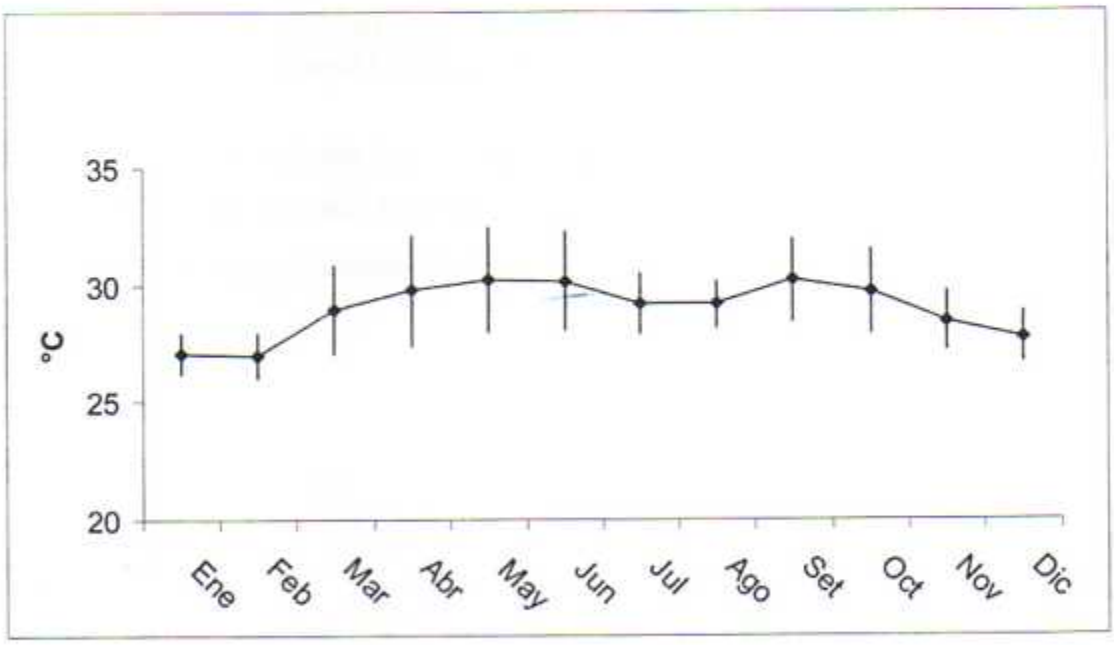

Fig. 5. Temperatura mensual promedio (± desv. est.) del agua °C (sensor Stow Away) en el Parque Nacional Cahuita, 2003-2006.

En Perezoso durante mayo se presentaron las temperaturas máximas del agua durante el período de estudio, en el 2004, 2005 y 2006 se registró 39.63°C, 37.6°C y 40.48°C respectivamente (Fig. 6).

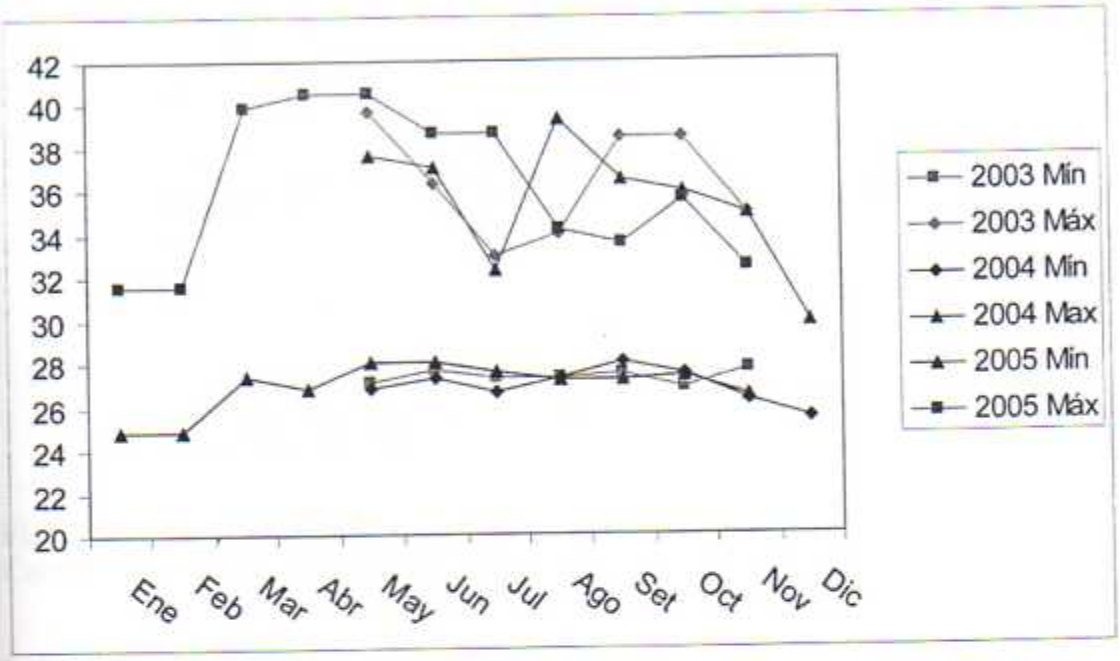

Fig. 6. Temperatura mínima y máxima del agua °C (sensor Stow Away) en Sitio 1 (Perezoso), Parque Nacional Cahuita. 2003-2005.

En el 2005 en Punta Cahuita las mayores temperaturas se presentaron en mayo con un valor máximo de 36.4°C, en 2006 las máximas temperaturas se alcanzaron en abril y mayo, con 36.6°C y 35.4°C respectivamente (Fig. 7).

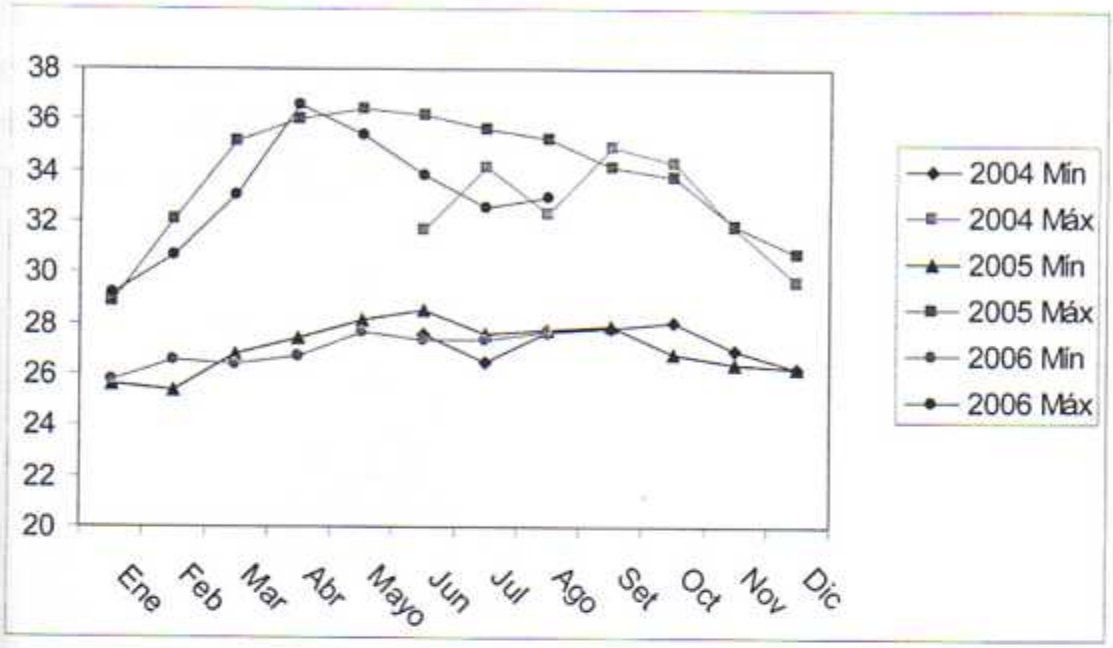

Fig. 7. Temperatura mínima y máxima del agua °C (sensor Stow Away) en Sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita. 2004-2006.

Salinidad

Los datos de salinidad del período mayo 2004-mayo 2006 oscilaron entre 26.7 y 36.1 ppt en el sitio 1 (Perezoso) y entre 29.7 y 35.9 ppt en el sitio 3 (Punta Cahuita).

Durante mayo 2004 la salinidad del sitio 3 (Punta Cahuita) fue levemente más alta (29.7 ppt) que la del sitio 1 (Perezoso) con 26.7 ppt. En mayo 2005 es la misma, 34.2 ppt en sitio 1 y 34.7 ppt en sitio 3. En 2006 fue levemente mayor en sitio 3 (35.1 ppt) que en sitio 1 (34.3 ppt).

Granulometría del sustrato

El análisis de varianza demostró que hay diferencias significativas en la cantidad de arena media ($F= 5.18$, g.l= 10, $p= 0.014$) y fina ($F= 5.31$, g.l= 10, $p= 0.013$) entre los sitios de estudio.

Según la prueba Tukey el sitio 2 fue el que presentó una menor cantidad de arena media (10.78 %) en comparación con el sitio 1 (23.90%) (p=0.031) y 3 (26.85%) (p=0.013) y una mayor cantidad de arena fina (60.25%) en comparación con el sitio 1 (43.77%) (p=0.016) y 3 (44.55%) (p=0.022) (Fig. 8).

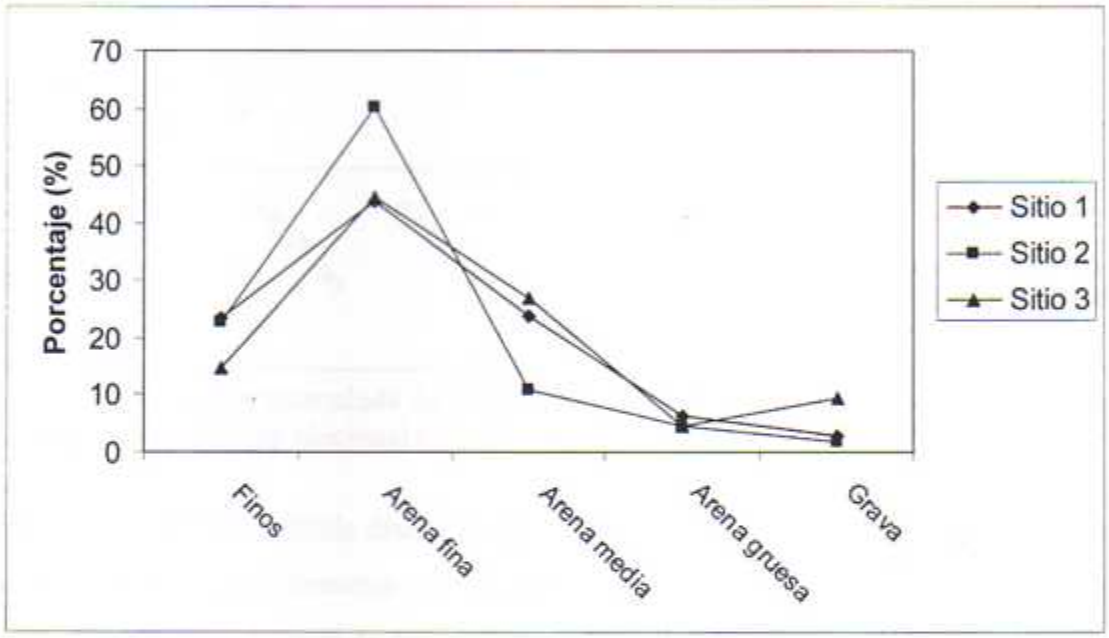

Fig. 8. Porcentaje de sedimento en el que crecía *Thalassia testudinum* en tres localidades del Parque Nacional Cahuita. 2005. Finos = <0.075 mm, arena fina = 0.075-0.250 mm, arena media = 0.500-1.00 mm, arena gruesa = 2.00 mm, grava = 4.75 mm.

El sitio 1 (Perezoso) presentó un tipo de sustrato intermedio, el sitio 2 fino y el sitio 3 (Punta Cahuita) grueso (Fig. 9).

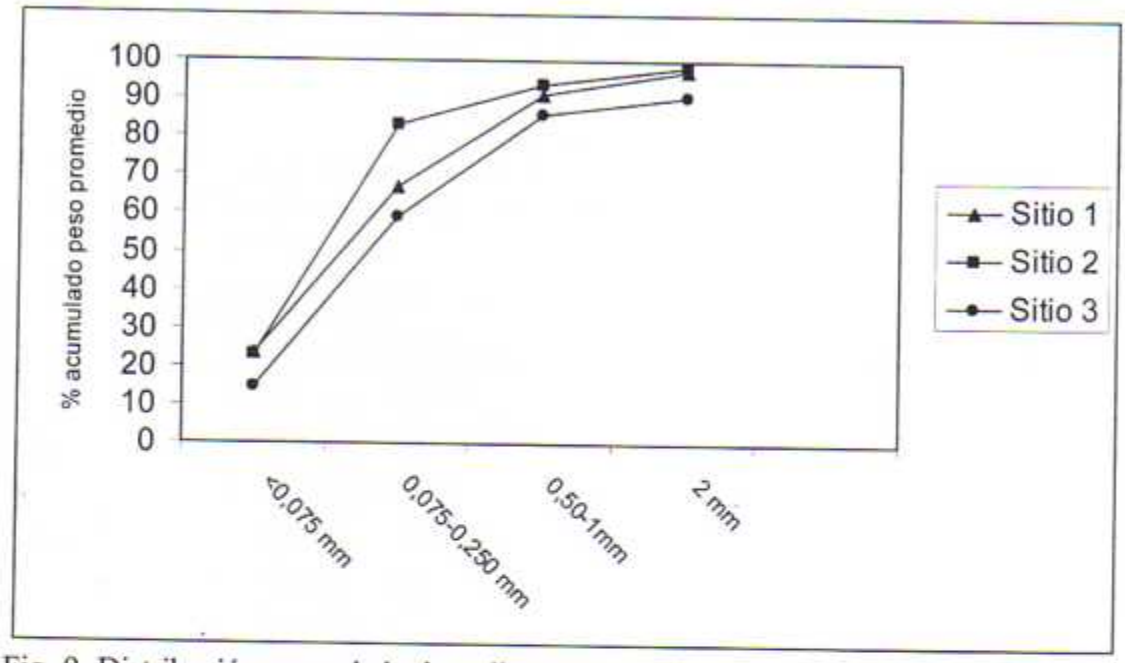

Fig. 9. Distribución acumulada de sedimento en el que crecía *Thalassia testudinum* en tres localidades del Parque Nacional Cahuita. 2005.

En 2005 el análisis múltiple discriminante Stepwise (SPSS) demuestra que los tres sitios de estudio presentaron diferencias en el tamaño del sedimento (Funciones discriminantes 1 y 2 con χ^2 $p<0.001$). El grupo de tamices compuesto por: 1 mm, 0.5 mm, 0.25 mm, 0.125 mm y <0.075, fue diferente entre los tres sitios. De manera individual fueron significativamente diferentes: 1 mm ($p=0.043$), 0.5 mm ($p=0.008$) y 0.125 mm ($p=0.010$).

4.3. Características biológicas

Densidad, abundancia y frecuencia

En el sitio 3 (Punta Cahuita) *T. testudinum* presentó valores de abundancia Braun-Blanquet que oscilaron entre 2.2 y 3.6; mientras que en *S. filiforme* varió entre 0.3 y 1.8. En el mes de julio *T. testudinum* presentó la abundancia más alta (sumatoria de los valores Braun-Blanquet/número total de cuadrantes ocupados) y la frecuencia más baja (una menor

cantidad de cuadrantes ocupados). *S. filiforme* presentó una mayor abundancia en el mes de enero.

Cuadro 3. Valores para abundancia, densidad y frecuencia según la escala de Braun-Blanquet para *Thalassia testudinum* en el sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita. Octubre 2003 - Octubre 2004.

	Thalassia testudinum			*Syringodium filiforme*		
Mes	**Abundancia**	**Densidad**	**Frecuencia**	**Abundancia**	**Densidad**	**Frecuencia**
Oct	3.1	2.3	75.0	1.5	0.7	47.5
Nov	2.2	1.6	72.5	1.5	0.5	30
Ene	3.2	2.7	82.5	1.8	0.3	15
Mar	3.0	2.0	65.0	1.3	0.5	35
Abr	3.2	2.1	60.0	0.7	0.2	15
May	3.2	2.4	75.0	0.8	0.3	17.5
Jun	2.8	1.8	62.5	0.8	0.2	17.5
Jul	3.6	1.9	55.0	1.0	0.4	12.5
Ago	3.0	1.8	60.0	0.8	0.1	5
Set	3.5	2.5	70.0	0.3	0.1	7.5
Oct	2.6	1.7	67.5	0.5	0.2	20

El modelo de ajuste de la serie de tiempo por función sinusoidal, estableció una periodicidad cuatrimestral de la abundancia (chi-cuadrado= 0.650, Akaike IC= -1.193), con picos en enero, mayo y setiembre y valores mínimos en noviembre, marzo y julio (Fig. 10 y Cuadro 3).

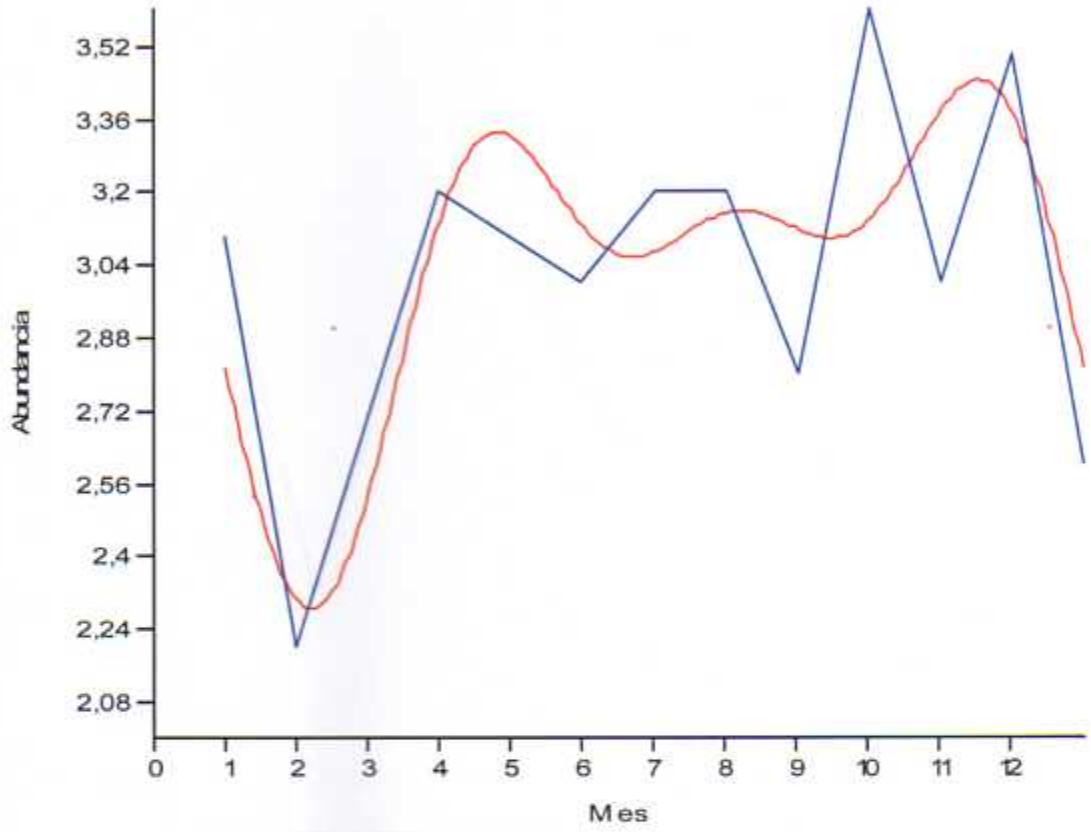

Fig. 10. Abundancia de *Thalassia testudinum* en sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita.Octubre 2003 - octubre 2004. Rojo = valores esperados, Azul = valores observados. Mes 1 = octubre 2003.

El modelo de ajuste de la serie de tiempo por función indicó una periodicidad cuatrimestral de la densidad (chi-cuadrado = 0.340, akaike IC= -1.840), con picos en enero, mayo y setiembre y valores mínimos en noviembre, marzo y julio (Fig. 11 y Cuadro 3).

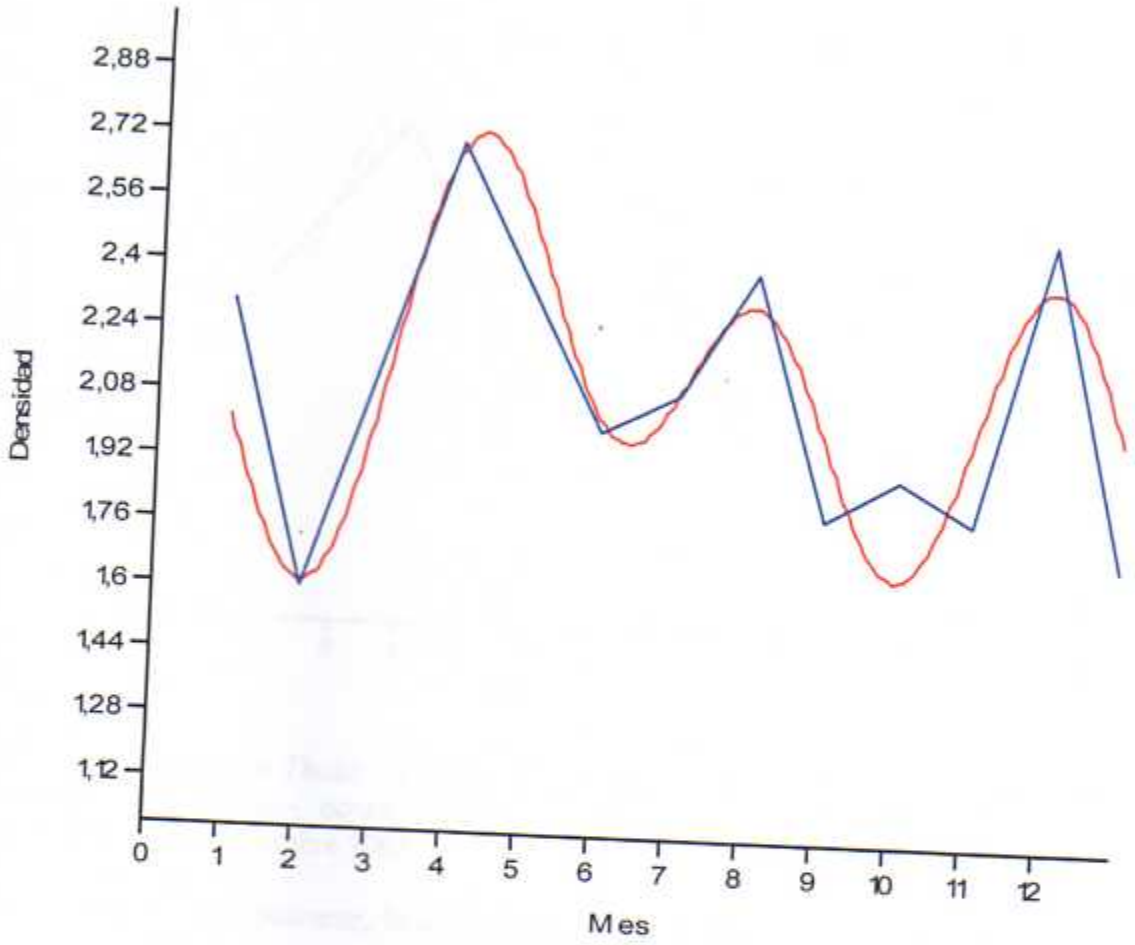

Fig. 11. Densidad de *Thalassia testudinum* en sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita.Octubre 2003 - octubre 2004. Rojo = valores esperados, Azul = valores observados. Mes 1 = octubre 2003.

El modelo de ajuste de la serie de tiempo por función sinusoidal indicó una periodicidad cuatrimestral de la frecuencia (chi-cuadrado = 82.866, akaike IC= 3.656), con picos en enero, mayo y setiembre y valores mínimos en noviembre, marzo y julio (Fig. 12 y Cuadro 3).

En julio, se observa que tanto la densidad como la abundancia presentan valores observados más altos que los esperados.

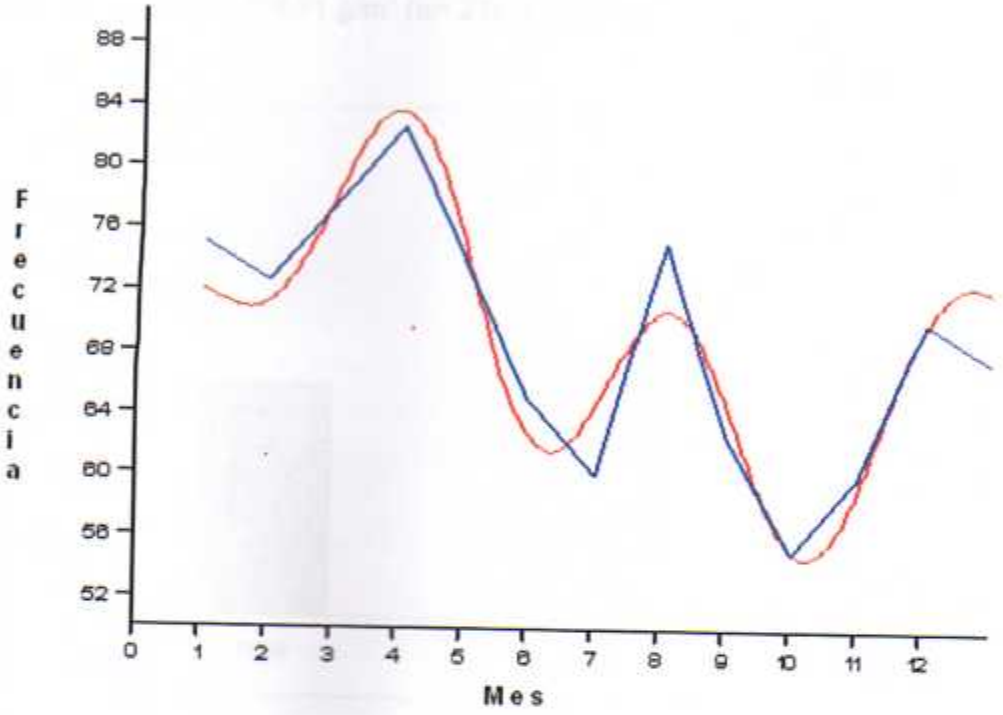

Fig. 12. Frecuencia de *Thalassia testudinum* en sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita.Octubre 2003 - octubre 2004. Rojo = valores esperados, Azul = valores observados. Mes 1 = octubre 2003.

Según la prueba de Spearman, la abundancia estuvo directamente correlacionada con las temperaturas mínimas del agua, (r=0.32) y con la temperatura atmosférica (0.02) e inversamente correlacionada con el brillo solar (-0.10), la precipitación (-0.20), las mareas mínimas (-0.20), las mareas máximas (-0.17), la temperatura promedio del agua (-0.20) y la temperatura máxima del agua (-0.21). Las correlaciones fueron bajas pero significativas.

Biomasa

En el Parque Nacional Cahuita la biomasa promedio total con límites de confianza al 95% fue de 696.37 g/m^2 (n=19) en noviembre 1988, en setiembre 2003 de 854.26 g/m^2 (n=11) y en mayo 2005 de 728.91 g/m^2 (n= 27) (Fig. 13).

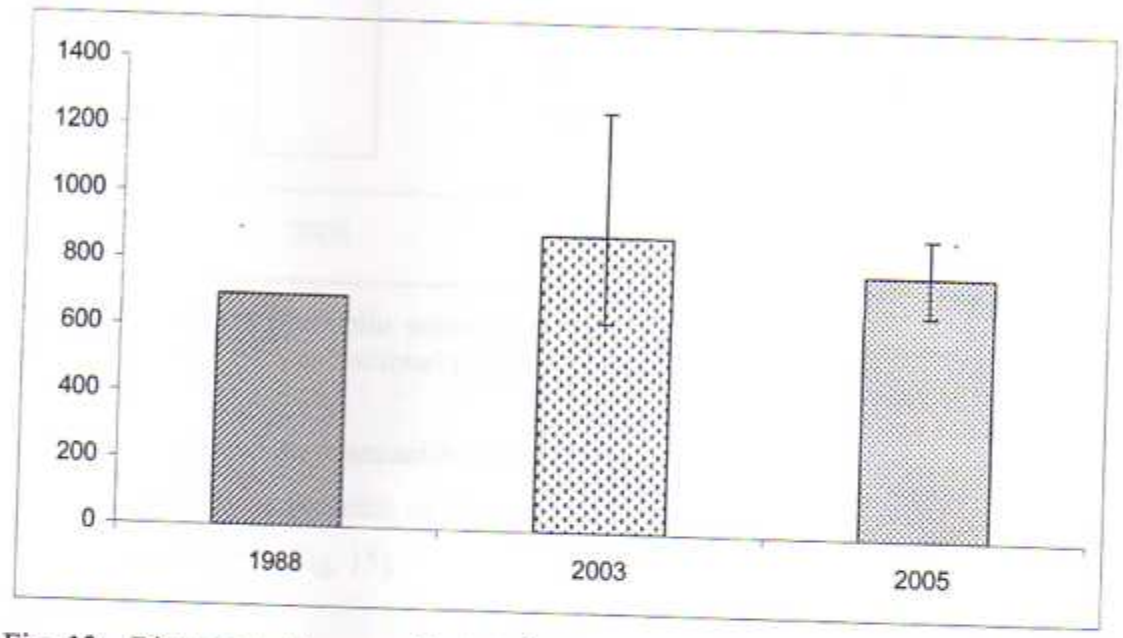

Fig. 13. Biomasa total promedio (g/m^2) de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Cahuita para noviembre 1988, setiembre 2003 y mayo 2005.

La biomasa total promedio con límites de confianza al 95% que se encuentra debajo del sustrato es más del doble de la que se encuentra por encima. En setiembre 2003 la biomasa sobre y debajo del sustrato fue de 241.39 y 612.87 g/m^2 respectivamente, mientras que en mayo 2005 fue 213.73 g/m^2 sobre el sustrato y 515.18 g/m^2 por debajo (Fig. 14).

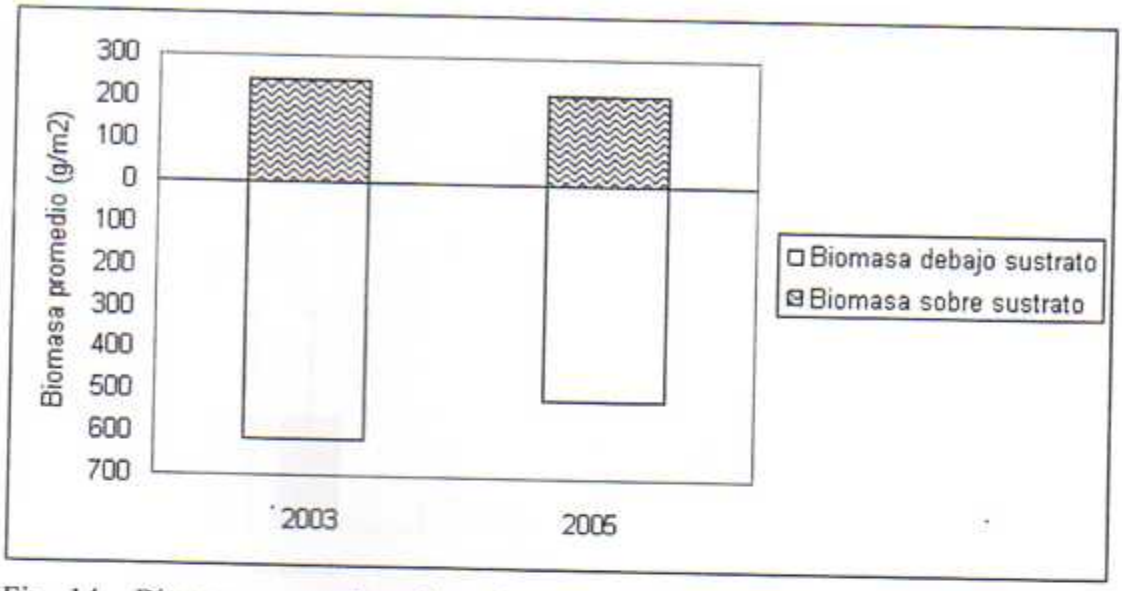

Fig. 14. Biomasa promedio sobre el sustrato y debajo del sustrato (g/m^2) de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Cahuita en setiembre 2003 y mayo 2005.

En noviembre 1988 en Manzanillo la mayor cantidad de biomasa promedio con límites de confianza al 95% se presentó en las raíces (721 g/m^2), seguida por rizomas (243 g/m^2) y hoja verde (84 g/m^2) (Fig. 15).

En setiembre 2003 la mayor cantidad de biomasa se produjo en los rizomas (503.07 g/m^2), seguida por raíces (350.38 g/m^2) y hoja verde (43.12 g/m^2). La cantidad de hojas secas fue similar 381 g/m^2 en 1988 y en 2003 de 380.17 g/m^2 (Fig. 15).

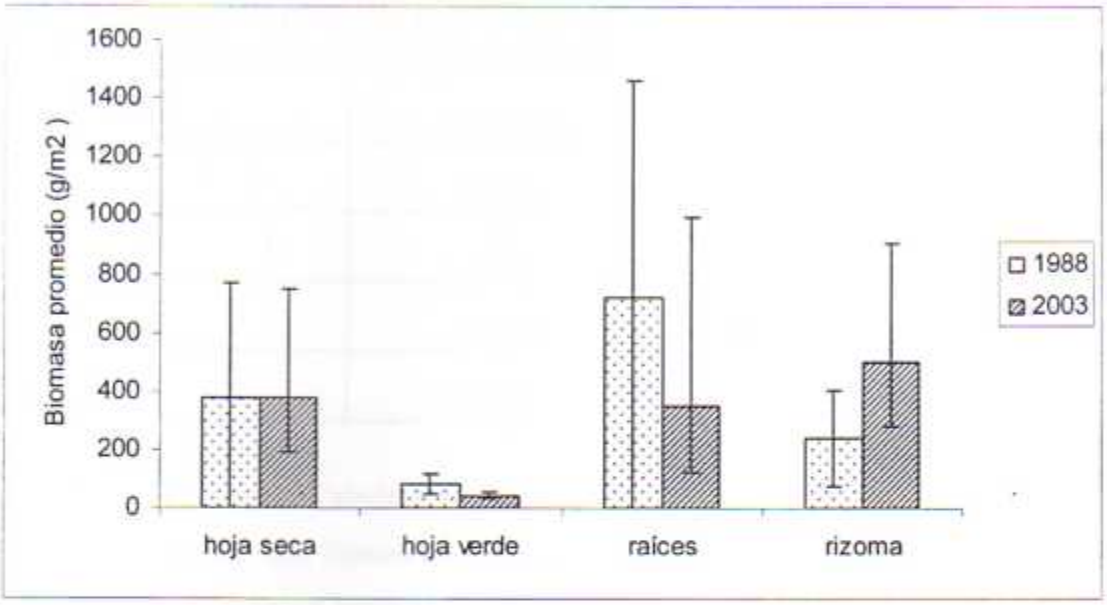

Fig. 15. Biomasa promedio (g/m^2) de *Thalassia testudinum* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo para noviembre 1988 y setiembre 2003.

Los tres sitios de muestreo del 2003, Manzanillo, sitio 1 (Perezoso) y sitio 3 (Punta Cahuita), no presentaron diferencias significativas en la biomasa promedio con límites de confianza al 95% de raíces (F=0.04, g.l.=2, p=0.965) y rizomas (F=2.54, g.l.=2, p=0.117). Pero si hay diferencia en la cantidad de hoja seca (F=4.23, g.l.=2, p=0.039) entre Manzanillo con 380.17 g/m^2 y sitio 3 (Punta Cahuita) con 96.72 g/m^2 que fue significativa según la prueba de Tukey (p=0.023) y hoja verde entre sitio 1 (Perezoso) 69.40 g/m^2 y sitio 3 (Punta Cahuita) 36.29 g/m^2 (p= 0.024) (Cuadro 4).

Cuadro 4. Biomasa promedio (g/m^2) de *Thalassia testudinum* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo y el Parque Nacional Cahuita (sitio 1 y 3) en el 2003.

	Manzanillo	Sitio 1	Sitio 3
Hoja seca	380.17	246.32	96.72
Hoja verde	43.12	69.40	36.29
Raiz	350.38	300.06	332.81
Rizoma	503.07	244.00	297.65

En el Parque Nacional Cahuita durante noviembre 1998 *T. testudinum* presentó una mayor biomasa promedio con límites de confianza al 95% de raíces (720.75 g/m^2), seguido de rizomas (242.72 g/m^2) y hojas verdes (83.73 g/m^2), mientras que en setiembre 2003 se dio una mayor cantidad de raíces (429.60 g/m^2), rizomas (308.38 g/m^2) y hojas verdes (50.93 g/m^2). En mayo 2005 se dio una mayor cantidad de rizomas (310.90 g/m^2), raíces (187.62 g/m^2) y hojas verdes (67.90 g/m^2). La cantidad de hoja seca presentó valores de 380.51, 224.46 y 139.85 g/m^2 en 1988, 2003 y 2005 respectivamente (Fig. 16).

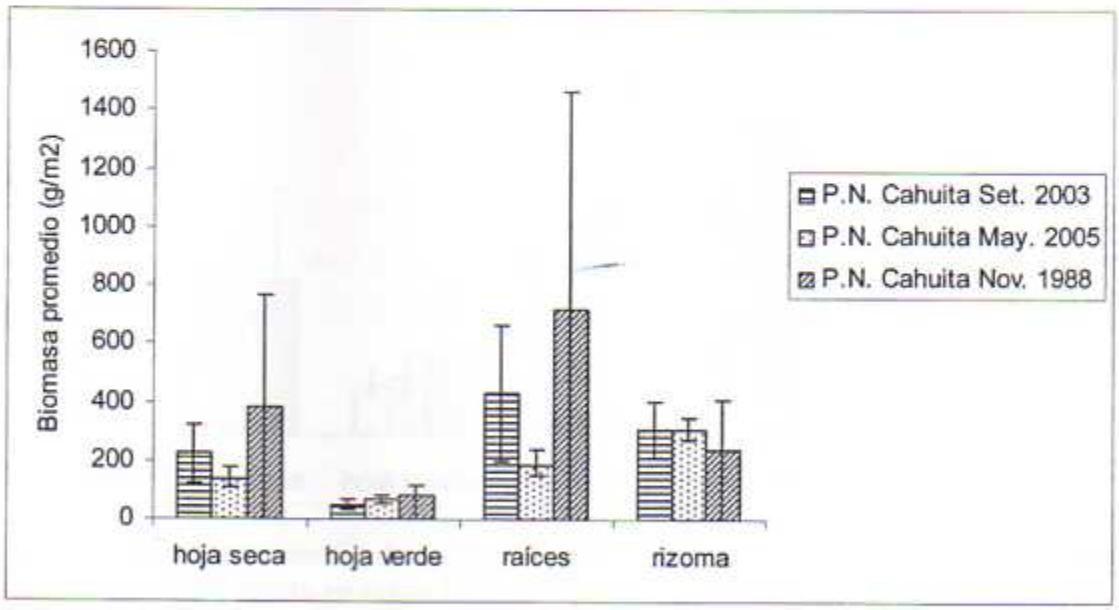

Fig. 16. Biomasa promedio de las partes (g/m^2) de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Cahuita para noviembre 1988, setiembre 2003 y mayo 2005.

Si comparamos los sitios 1, 2 y 3 durante el muestreo del 2005 en el Parque Nacional Cahuita, podemos concluir que los sitios 1 (Perezoso) y 3 (Punta Cahuita) fueron significativamente diferentes ($p<0.026$) en la biomasa total promedio en 2005 en el Parque Nacional Cahuita, con 584.81 g/m^2 y 891.38 g/m^2 respectivamente.

En el 2005 los tres sitios de muestreo en Cahuita, sitio 1, 2 y 3 no presentaron diferencias significativas en el promedio de la biomasa de las partes con límites de confianza al 95% de hoja seca ($F=0.73$, g.l=2, $p=0.491$) con valores de 122, 140 y 171 g/m^2 respectivamente; ni hoja verde ($F=3.17$, g.l.=2, $p=0.060$) con 56, 65 y 95 g/m^2; ni rizoma ($F=1.87$, g.l.=2, $p=0.176$) con 268, 342, 335 g/m^2. Mientras que se encontró que hay diferencia significativa en la cantidad de raíces ($F=3.59$, g.l.=2, $p=0.043$) entre sitio 1 (Perezoso) 139.13 g/m^2 y 3 (Punta Cahuita) con 290.63 que es significativa según la prueba Tukey ($p=0.028$) (Fig. 17).

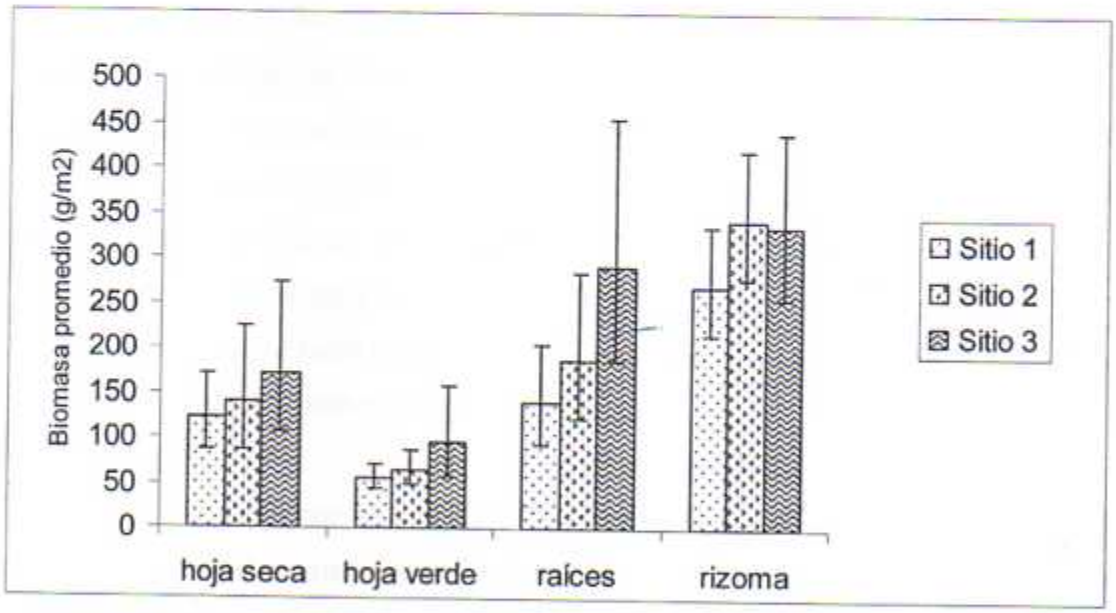

Fig. 17. Biomasa promedio de las partes (g/m^2) de *Thalassia testudinum* por sitio en el Parque Nacional Cahuita en mayo 2005.

En el 2005 en los sitios 2 y 3 no se encontraron correlaciones significativas entre el peso promedio de cada categoría de sedimento y el peso promedio de cada parte de la biomasa de los estolones (hoja verde, hoja seca, rizoma y raíz). Mientras que en el sitio 1 (Perezoso) la prueba de Pearson, dio una correlación significativa entre hoja seca y finos (<0.075 mm) ($p=0.003$, $r = 0.83$) y entre raíces y sedimentos finos ($p=0.024$, $r = 0.70$).

Floración

En el mes de abril se empezaron a observar los primeros botones florales y flores, en el muestreo del 2004 (23/04/2004) se presentaron durante la luna nueva y en el 2005 (16/04/2005) el primer día del cuarto creciente, esto demuestra que la floración se presentó entre luna nueva y el inicio del cuarto creciente. En el 2006 los botones florales y flores se observaron en el muestreo de mayo (21/05/2006).

El período de la floración se inició en abril y se extendió hasta junio, el pico de la floración se dio en mayo y la fructificación se extendió hasta agosto. La observación de botones florales, flores y frutos de *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita varía según el año, en el 2004 se observaron botones y flores desde abril (23/04/2004), en ese año se observó solamente un fruto en junio (21/06/2004). En 2005 la aparición de botones florales y flores también se dio en abril (16/4/2005) y se encontraron dos frutos en agosto (12/08/2005), mientras que por la fecha anticipada del muestreo de abril 2006 (07/04/2006) la floración fue visible hasta mayo (21/05/2006) y se encontraron dos frutos, uno en mayo y otro en junio, el 21/05/2006 y el 03/06/2006 respectivamente.

La cantidad de frutos que se registró es baja, lo cual puede ser debido no solo a que la cantidad de flores femeninas es reducida sino que también por ser una planta dioica, sólo las flores femeninas los producen. Por lo que es recomendable un muestreo intensivo durante todo el período reproductivo de *T. testudinum*, para precisar el período exacto de la fructificación, que por el momento se ha determinado entre mayo y agosto.

La proporción de estolones con flor de *T. testudinum* fue muy baja en el mes pico de floración (mayo). En este mes, de 3000 estolones 95 tenían flor (3.17%) en 2004, 20 (0.67%) en 2005 y 7 (0.23%) en 2006.

En 2004 se dio la floración más alta de los años de estudio, se observó un total de 66 flores masculinas y 33 femeninas en mayo. En abril 2005 se presentaron 20 flores masculinas y 4 femeninas, similar a mayo con 15 masculinas y 5 femeninas. Mientras que en mayo 2006 se encontraron 15 masculinas y ninguna femenina y la floración se extendió hasta junio (Fig. 18 y 19). En abril del 2005 se presentó una precipitación muy alta (348 mm) en comparación con los otros años de estudio y con la lluvia promedio del período 1977-2006, que fue de 244 mm (Cuadro 1).

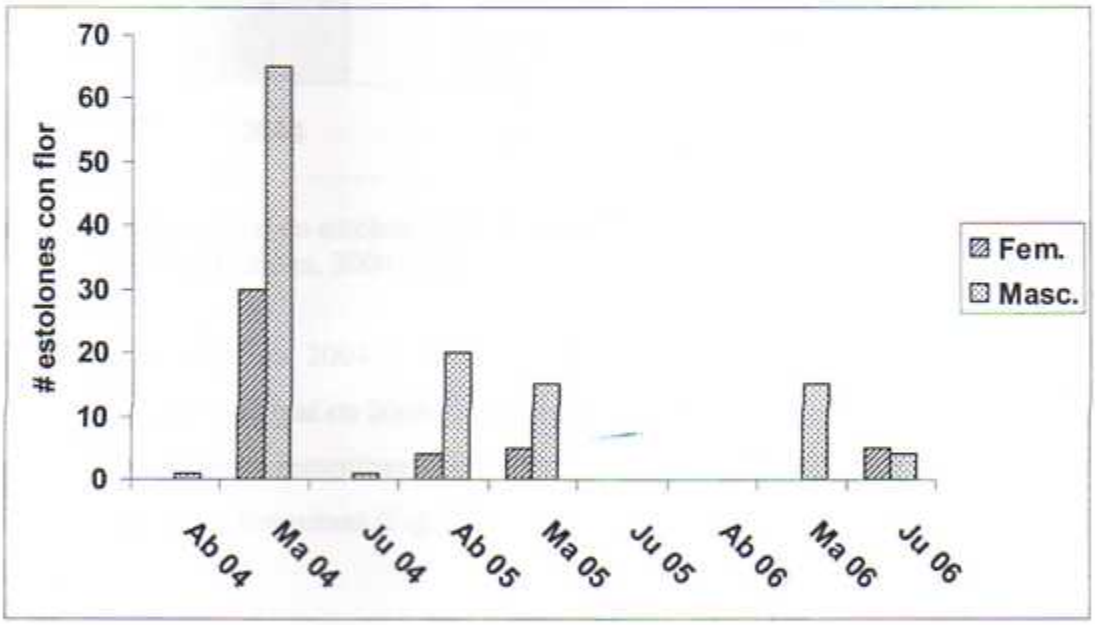

Fig. 18. Número de estolones con flores masculinas y femeninas de *Thalassia testudinum* en el período de la floración para sitio 1 y 3 en el Parque Nacional Cahuita. Abril 2004 - Junio 2006.

En Perezoso durante 2004 se encontraron 40 flores masculinas y en 2005 y 2006 solamente 9. Asimismo la mayor cantidad de flores femeninas se dio en 2004 (12), mientras que en 2005 y 2006 se encontraron 5 (Fig. 19).

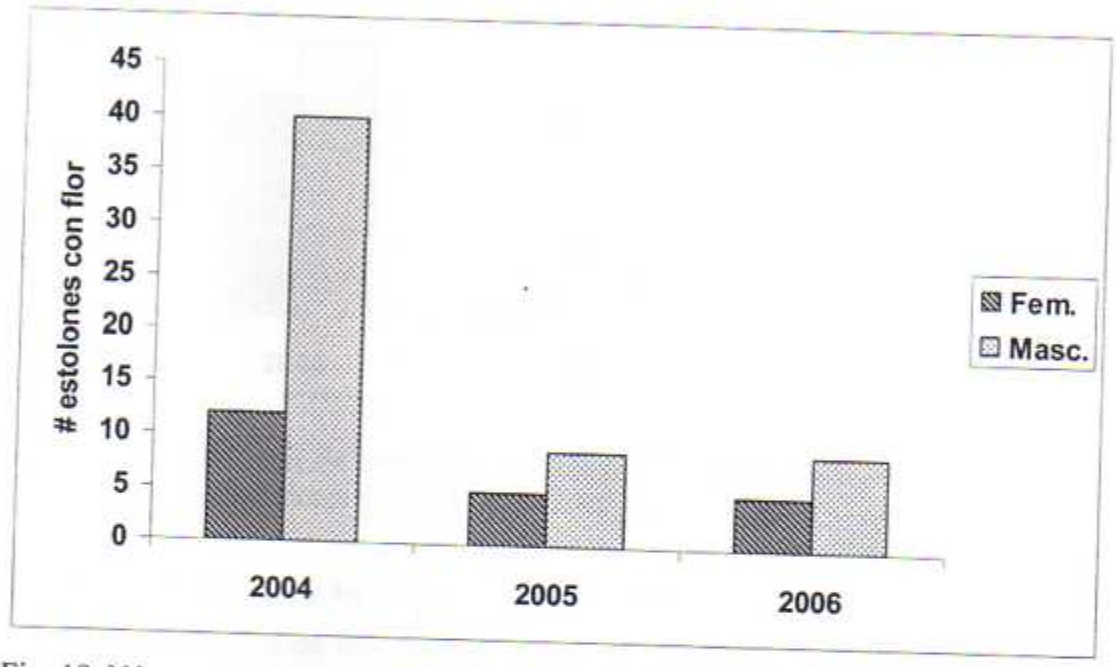

Fig. 19. Número total de estolones con flor de *Thalassia testudinum* en el sitio 1 (Perezoso), Parque Nacional Cahuita. 2004-2006.

En Punta Cahuita en 2004 y 2005 se encontró un total de 26 estolones con flores masculinas, mientras que en 2006 se presentaron solamente 10. En 2004 se encontraron 21 estolones con flores femeninas, 4 en 2005 y en la fecha del muestreo del 2006 no se encontraron flores femeninas (Fig. 20).

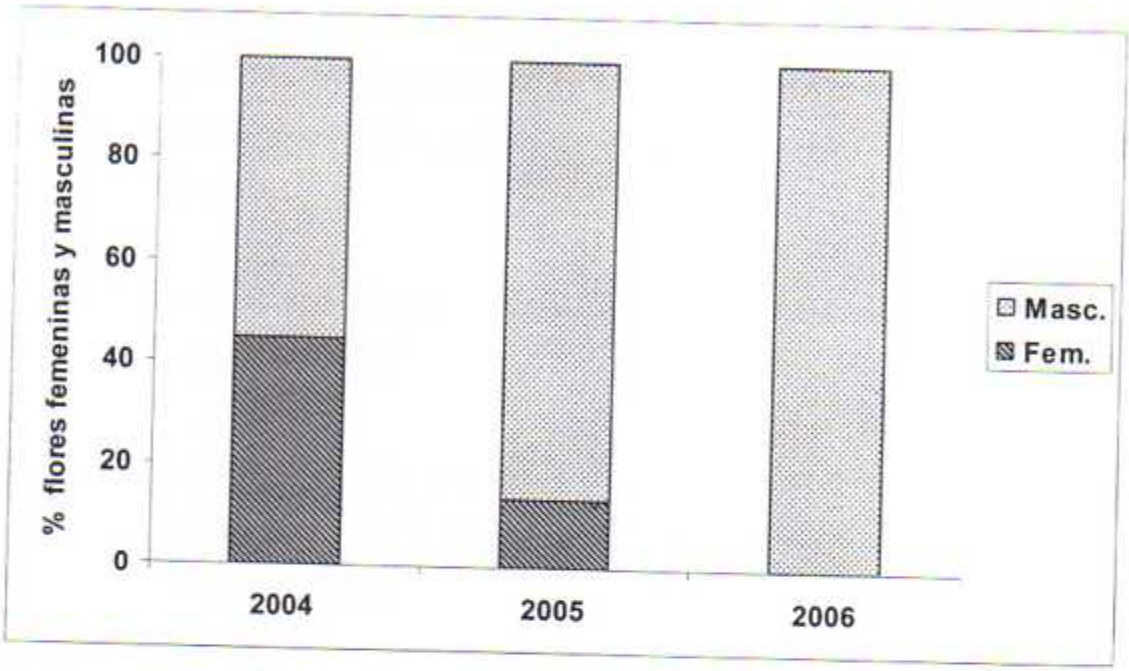

Fig. 21. Porcentaje de flores masculinas y femeninas de *Thalassia testudinum* por año en el sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita. 2004-2006.

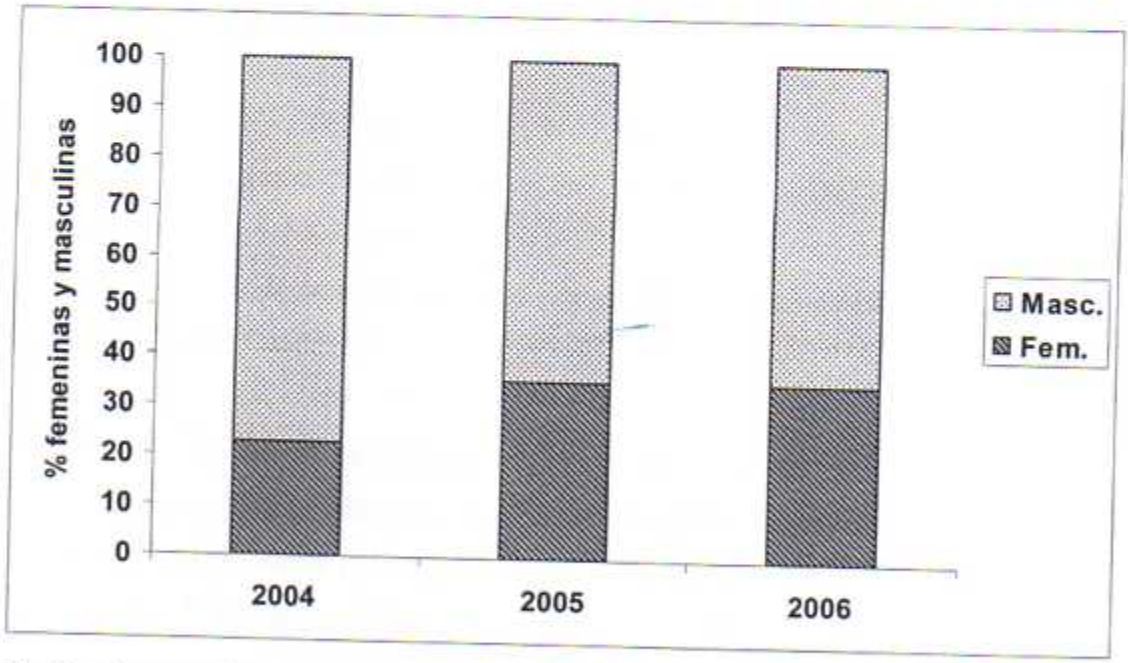

Fig. 22. Porcentaje de flores masculinas y femeninas de *Thalassia testudinum* por año en el sitio 1 (Perezoso), Parque Nacional Cahuita. 2004-2006.

Los estolones con flores femeninas aparecieron al mismo tiempo en 2004, fueron más abundantes en el sitio 3 (Punta Cahuita) (χ^2=4.23, gl=1, p=0.0396). En 2005 las flores femeninas también aparecieron primero en el sitio 3, mientras que 2006 solo habían aparecido en Perezoso.

La flores masculinas aparecieron con igual abundancia en Punta Cahuita y Perezoso en 2004 (χ^2=3.27, gl=1, p=0.070).

En 2005 los estolones con flor aparecieron al mismo tiempo, fueron más abundantes en Punta Cahuita el 16-abril (χ^2=16.20, gl=1, p<0.001), sin embargo a partir del 21 mayo la abundancia fue igual en ambos sitios (χ^2=0.07, gl=1, p=0.796).

En 2006 la cantidad de estolones con flor fue igual en ambos sitios entre el 21 de mayo (χ^2=7.53, gl=1, p=0.006) y el 3 de junio (χ^2=2.00, gl=1, p=0.157) con un descenso del 21 de mayo al 3 de junio en la zona en general.

Las mareas más bajas del año se alcanzaron en el mes de mayo, que fue el pico de la floración. El Programa "Tide and Currents" predijo mareas de -18 cm, para el 2003 y 2004, -17 cm para el 2005 y -16 cm para el 2006 (Fig. 3). Durante los años de estudio el brillo solar (horas y décimas de hora) fue alto en abril, mes en que el dio inicio la floración en el 2004 y 2005 (Cuadro 1).

En el sitio 1 (Perezoso) las temperaturas máximas del agua en 2004, 2005 y 2006 se registraron en mayo, con valores de 39.6°C, 37.6°C y 40.5°C respectivamente. La floración que pasó de un total de 99 flores en 2004 a solamente 24 en 2006. En el sitio 1 (Perezoso) las temperaturas máximas del agua en 2004, 2005 y 2006 se registraron en mayo, con valores de 39.6°C, 37.6°C y 40.5°C respectivamente. La floración pasó de un total de 99 flores en 2004 a solamente 24 en 2006.

Según la prueba Mantel no hay correlación entre la floración y la densidad (r= -0.05, p=0.42), abundancia (r = -0.05, p=0.35) y frecuencia (r= -0.05, p=0.49).

Según la prueba Mantel no hay correlación entre la floración y la densidad ($r= -0.05$, $p=0.42$), abundancia ($r = -0.05$, $p=0.35$) y frecuencia ($r= -0.05$, $p=0.49$).

V. DISCUSIÓN

En la costa Caribe de Costa Rica *T. testudinum* es la especie dominante en la parte somera, seguida por *S. filiforme*. Se distribuye como especie solitaria o mezclada con *S. filiforme* en algunas zonas. Es común observar pequeños parches de *S. filiforme* cerca del borde de la costa y en algunas áreas en la parte más profunda después de los lechos de *T. testudidum*. Ambas especies forman extensos lechos que rodean Punta Cahuita, interrumpidos por áreas arenosas, de piedra, coral muerto y parches de algas.

La alta abundancia de *T. testudinum* en las aguas poco profundas refleja una tolerancia relativamente alta a la desecación, ya que por ejemplo se observaron áreas someras de estas plantas totalmente expuestas al sol por algunas horas, siendo la desecación tan alta que las hojas de los estolones perdieron por completo su coloración verde. Este fenómeno se pudo apreciar durante mayo, que fue cuando se presentaron las mareas más bajas del año y los estolones permanecieron expuestos por algunas horas al aire (Fig. 24). En las siguientes semanas estas plantas lograron sobrevivir y recuperarse poco a poco. Estas plantas han logrado adaptarse a las condiciones de los ambientes someros en los cuales se desarrollan. Los pastos marinos intermareales pueden resistir este tipo de exposición al aire cuando forman poblaciones densas y continuas, cuando sus hojas están reposando horizontalmente en los sedimentos de la superficie, reteniendo agua (e.g. 174 L/m^2 en una pradera de *T. testudinum*) (Powel & Schaffner 1991 en Hemminga & Duarte 2000) para evitar la desecación.

Fig. 24. Plantas de *T. testudinum* expuestas al aire durante la marea baja en el Parque Nacional Cahuita, mayo 2005.

En el sitio 3 (Punta Cahuita) entre octubre 2003 y octubre 2004 se presentó una periodicidad cuatrimestral en la densidad, abundancia y frecuencia, lo que refleja cierta dinámica a lo largo del año. En julio 2004, se observó que tanto la densidad como la abundancia presentan valores más altos que los esperados en el mes de julio, que coinciden con el pico de la productividad y tasa de recambio reportado para *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita entre 1999 y 2000 (Fonseca *et al.* 2007).

El muestreo anual del proyecto CARICOMP es en julio, sin embargo, presenta la limitación de que durante este mes las condiciones del mar no son buenas y hay muy poca visibilidad. Por lo tanto se recomienda que los estudios sobre densidad y abundancia de pastos marinos y su aplicación en programas de monitoreo, se efectúen por al menos tres años para determinar si hay un patrón temporal intra-anual y comprobar si hay variaciones estacionales de estas variables biológicas. De no ser posible un muestreo mensual se sugiere hacerlo en los meses picos de abundancia, densidad y frecuencia que fueron en enero, mayo y setiembre.

En el Parque Nacional Cahuita (sitio 3) *T. testudinum* la mayor abundancia se presentó en julio, que ha sido el mes más lluvioso (promedio = 361 mm) en el período 1977-2006 y en *S. filiforme* en enero. En la región sur de Florida entre 1996 y 1998 la abundancia estimada

Fig. 24. Plantas de *T. testudinum* expuestas al aire durante la marea baja en el Parque Nacional Cahuita, mayo 2005.

En el sitio 3 (Punta Cahuita) entre octubre 2003 y octubre 2004 se presentó una periodicidad cuatrimestral en la densidad, abundancia y frecuencia, lo que refleja cierta dinámica a lo largo del año. En julio 2004, se observó que tanto la densidad como la abundancia presentan valores más altos que los esperados en el mes de julio, que coinciden con el pico de la productividad y tasa de recambio reportado para *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita entre 1999 y 2000 (Fonseca *et al.* 2007).

El muestreo anual del proyecto CARICOMP es en julio, sin embargo, presenta la limitación de que durante este mes las condiciones del mar no son buenas y hay muy poca visibilidad. Por lo tanto se recomienda que los estudios sobre densidad y abundancia de pastos marinos y su aplicación en programas de monitoreo, se efectúen por al menos tres años para determinar si hay un patrón temporal intra-anual y comprobar si hay variaciones estacionales de estas variables biológicas. De no ser posible un muestreo mensual se sugiere hacerlo en los meses picos de abundancia, densidad y frecuencia que fueron en enero, mayo y setiembre.

En el Parque Nacional Cahuita (sitio 3) *T. testudinum* la mayor abundancia se presentó en julio, que ha sido el mes más lluvioso (promedio = 361 mm) en el período 1977-2006 y en *S. filiforme* en enero. En la región sur de Florida entre 1996 y 1998 la abundancia estimada

cual se desarrollan, ya que al vivir en áreas someras están expuestas a la constante acción de las olas y mareas, y por lo tanto necesitan un sistema de anclaje lo suficientemente fuerte como para mantenerlas arraigadas al sustrato. Por otro lado el crecimiento de tipo clonal le permite a esta planta expandir rápidamente su área de ocupación y por ende aumentar el número de estolones.

En noviembre 1988 en Manzanillo la mayor cantidad de biomasa promedio se presentó en las raíces, seguida por rizomas y hoja verde. En setiembre 2003 la biomasa de hoja seca fue similar, la de raíces y hoja verde disminuyó a la mitad, mientras que la de rizomas se duplicó. El aumento en la cantidad de rizomas observado en Manzanillo, puede deberse a que esta planta invierte una parte alta de su energía en la producción de rizomas engrosados que le sirven para el almacenamiento de almidón y que junto con el sistema de raíces, le sirve para asimilar el nitrógeno y fósforo de los sedimentos, los cuales también los obtienen de la columna de agua a través de las hojas, como ha sido reportado por Phillips & Meñez (1988). La acumulación de nutrientes en los rizomas, le da a las plantas un alto grado de plasticidad para los cambios de nutrientes en el ambiente (Stapel *et al.*, 1997).

La producción de rizomas horizontales le permite a esta planta expandir rápidamente su área de ocupación, aumentando el número de estolones y eventualmente su ámbito de distribución. El crecimiento clonal a través de rizomas es una estrategia que le ha permitido repoblar y colonizar nuevas áreas, lo cual es beneficioso en eventuales catástrofes naturales tales como huracanes, marejadas y cambios drásticos en el ambiente, que son comunes en la zona.

En el Parque Nacional Cahuita durante noviembre 1988 *T. testudinum* presentó una mayor biomasa promedio de rizomas, seguido de raíces y hojas verdes. Con respecto a 1988 en setiembre 2003 la biomasa de rizomas y hojas verdes no varió mucho pero la cantidad de raíces se triplicó. La alta cantidad de raíces observada en Cahuita durante el 2003 puede deberse a la necesidad de una mayor absorción de nutrientes y/o de anclaje al sustrato. Este

cual se desarrollan, ya que al vivir en áreas someras están expuestas a la constante acción de las olas y mareas, y por lo tanto necesitan un sistema de anclaje lo suficientemente fuerte como para mantenerlas arraigadas al sustrato. Por otro lado el crecimiento de tipo clonal le permite a esta planta expandir rápidamente su área de ocupación y por ende aumentar el número de estolones.

En noviembre 1988 en Manzanillo la mayor cantidad de biomasa promedio se presentó en las raíces, seguida por rizomas y hoja verde. En setiembre 2003 la biomasa de hoja seca fue similar, la de raíces y hoja verde disminuyó a la mitad, mientras que la de rizomas se duplicó. El aumento en la cantidad de rizomas observado en Manzanillo, puede deberse a que esta planta invierte una parte alta de su energía en la producción de rizomas engrosados que le sirven para el almacenamiento de almidón y que junto con el sistema de raíces, le sirve para asimilar el nitrógeno y fósforo de los sedimentos, los cuales también los obtienen de la columna de agua a través de las hojas, como ha sido reportado por Phillips & Meñez (1988). La acumulación de nutrientes en los rizomas, le da a las plantas un alto *grado de plasticidad* para los cambios de nutrientes en el ambiente (Stapel *et al.*, 1997).

La producción de rizomas horizontales le permite a esta planta expandir rápidamente su área de ocupación, aumentando el número de estolones y eventualmente su ámbito de distribución. El crecimiento clonal a través de rizomas es una estrategia que le ha permitido repoblar y colonizar nuevas áreas, lo cual es beneficioso en eventuales catástrofes naturales tales como huracanes, marejadas y cambios drásticos en el ambiente, que son comunes en la zona.

En el Parque Nacional Cahuita durante noviembre 1988 *T. testudinum* presentó una mayor biomasa promedio de rizomas, seguido de raíces y hojas verdes. Con respecto a 1988 en setiembre 2003 la biomasa de rizomas y hojas verdes no varió mucho pero la cantidad de raíces se triplicó. La alta cantidad de raíces observada en Cahuita durante el 2003 puede deberse a la necesidad de una mayor absorción de nutrientes y/o de anclaje al sustrato. Este

sitio presenta una alta cantidad de corales muertos y por ende sedimentos más carbonatados que favorecen una mayor cantidad de raíces, como ha sido reportado en la literatura (Erftemeijer 1994 en Merlano *et al.* 2003).

Al comparar la biomasa de las diferentes partes de la planta entre los tres sitios de estudio en 2005, se encontraron diferencias significativas en la cantidad de raíces entre el sitio 1 *(Perezoso) 139.13* g/m^2 y el sitio 3 (Punta Cahuita) 290.63 g/m^2. En el sitio 3, los pastos marinos se encontraban más expuestos a las corrientes marinas y el oleaje, por lo tanto tenían una mayor necesidad de anclaje, facilitándole así su supervivencia. Adicionalmente, una mayor cantidad de raíces le proporciona una mejor absorción de nutrientes a las plantas.

La biomasa varía entre localidades geográficas (Zieman & Wetzel 1980, Hillman *et al.* 1989) y cambia dependiendo de la variación en las condiciones ambientales locales tales como salinidad, exposición al aire, claridad del agua, profundidad en el sedimento, nutrientes, exposición a mareas y movimiento del agua (Zieman 1975, Thorhaug & Roesler 1977, Bulthuis & Woelkerling 1983, Zieman *et al.* 1989).

Los sitios 1 (Perezoso) y 3 (Punta Cahuita) fueron significativamente diferentes en la biomasa total promedio en mayo 2005 en el Parque Nacional Cahuita, con 584.81 g/m^2 y 891.38 g/m^2 respectivamente. La menor cantidad de biomasa registrada en el sitio 1 puede ser debida a las altas temperaturas del agua, ya que por su ubicación se encuentra más protegido de la influencia de las corrientes marinas y exposición al mar abierto. Además se puede inferir que el agua proveniente del río Perezoso no fue lo suficientemente fría como para impedir el calentamiento del agua en este sitio en comparación con el otro. La temperatura del agua en el sitio 1 alcanzó un valor máximo de 40.48°C en el mes de mayo en comparación con 36.6°C en el sitio 3. Por otro lado la salinidad fue la misma en ambos sitios en mayo 2005, en el sitio 1 (Perezoso) fue de 34.2 ppt y en el sitio 3 (Punta Cahuita) de 34.7 ppt.

En el Parque Nacional Cahuita, *T. testudinum* se encontró creciendo en diferentes tipos de sustrato. Los pastos marinos son de las pocas especies marinas que pueden vivir en sedimentos inconsolidados de las áreas poco profundas de la costa, produciendo comunidades altamente productivas. De forma indirecta potencialmente pueden modificar el sedimento. *T. testudinum* provee la mayor protección de la superficie del sedimento contra la erosión, *Halodule wrightii* y *Zostera marina* proveen niveles intermedios y *S. filiforme* el más bajo (Fonseca & Fisher 1986).

En el Caribe colombiano *T. testudinum* ha sido encontrada creciendo en distintos tipos de sustrato, desde lodos finos hasta fondos pedregosos, las mayores coberturas se observaron en lugares someros con fondos lodosos o arena fina litoclástica. La biomasa, estuvo relacionada positivamente con la presencia de sedimentos finos litoclásticos con alto contenido de materia orgánica. La biomasa foliar y rizoidal estuvieron relacionadas con el tamaño y origen del sedimento (Merlano *et al.* 2003). Hay una marcada tendencia de *T. testudinum* a desarrollar más sus hojas cuando crece en sedimentos finos que en gruesos, a producir más biomasa de raíces en sedimentos arenosos que lodosos y a un mayor desarrollo de la biomasa de rizomas en sedimentos carbonatados y en arenas de gruesas a medias de bajo contenido de materia orgánica (Zieman & Wetzel 1980, Erftemeijer & Koch 2001).

En el Parque Nacional Cahuita la temperatura del agua ha ido en aumento en los últimos años y esto podría estar afectando procesos fisiológicos importantes de las fanerógamas marinas tales como fotosíntesis, respiración y crecimiento. Estudios en esta misma zona han demostrado que la biomasa y la productividad de *T. testudinum* disminuyeron con el tiempo, aparentemente debido a las altas temperaturas del agua, las cuales aumentaron casi 10ºC de 1999 a 2005 (Fonseca *et. al.* 2007). Situación que puede estar provocando un estrés térmico en estas plantas que vale la pena estudiar a futuro.

Se sabe que muchas especies de pastos tropicales, entre ellas *Thalassia*, viven en temperaturas (28 - 30°C) cercanas a su límite superior de tolerancia (aprox. 37°C) y sus tasas fotosintéticas son menores a temperaturas por fuera de ese ámbito (Zieman 1975a). En vista de que las condiciones climáticas a las que están expuestas estas plantas en la actualidad, tales como el aumento de la temperatura del agua, sedimentación y eutrofización, es de esperar que se hayan tenido que adaptar o se estén adaptando gradualmente a nuevas condiciones climáticas que podrían ser más drásticas o severas en los próximos años.

El efecto de cambio climático global en pastos marinos será la alteración de las tasas de crecimiento y otras funciones fisiológicas de las plantas. Además se presentarán cambios en la distribución y en los patrones de reproducción sexual (Short & Neckles 1999).

La observación inicial de botones florales, flores y frutos de *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita varía según el año. El período de floración se inicia desde abril y se extiende hasta junio, el pico de la floración se da en mayo. Esto coincide con las observaciones realizadas en Colombia, en donde se encontraron plantas en floración y con frutos en el área de Barú y en el Parque Nacional Tayrona en mayo y junio y en las áreas de La Guajira e Isla Fuerte en junio y julio (Merlano *et al.* 2003). La floración de *T. testudinum* ha sido documentada para las poblaciones de Florida. Se sabe que ocurre esporádicamente desde abril hasta agosto con un pico de floración en junio (Phillips 1960; Orput and Boral 1964, Marmelstein *et al.*, 1968; Tomlinson 1969; Moffler 1976; Grey & Moffler 1978).

En el sitio 1 y 3 en todos los años de estudio los porcentajes de flores masculinas de *T. testudinum* fueron mayores que los de femeninas, el porcentaje de flores masculinas supero el 67% del total de flores. La proporción sexual fue 2 flores masculinas por cada flor femenina para 2004 y 4 flores masculinas por cada flor femenina en 2005 y 2006. Para esta especie, Tomlinson (1969) observó una proporción sexual de 4 flores masculinas por cada

flor femenina en Bahía Biscayne, Florida. Lot-Helgueras (1977) también encontró una preponderancia de flores masculinas a femeninas en Veracruz, México. En Tampa, Florida se reportó una proporción sexual diferente a la encontrada para esta especie en la mayoría de los estudios, de 3:1 con predominancia de flores femeninas a masculinas (Grey & Moffler 1978). Una mayor cantidad de flores masculinas que de femeninas puede ser importante para aumentar la probabilidad de polinización en el medio submarino.

La proporción de estolones con flor en *T. testudinum* fue muy baja en el mes pico de floración (mayo), entre 0.23 y 3.2 % de los estolones muestreados presentaron flores. En el norte de Florida la densidad reproductiva de *T. testudinum* fue menor del 1% (Marmelstein *et al.* 1968). Zieman (1975) reportó para esta especie una densidad reproductiva baja en el sur de Florida, mientras que otros investigadores han encontrado entre 1 - 15% en las poblaciones del centro y sur de Florida (Phillips 1960; Orput & Boral 1964, Thorhaug & Roessler 1977). Grey & Moffler (1978) reportaron densidades reproductivas entre 2.3-6.8 % y de 44% incluyendo las estructuras reproductivas tempranas en la bahía de Tampa (Moffler *et al.* 1981).

La floración de los pastos marinos esta relacionada con la temperatura, la radiación y las mareas (McMillam 1982, Phillips *et al.* 1984, Ramage & Schiel 1998 en Hemminga & Duarte 2000). No hay estudios sobre el efecto de los factores físicos en la proporción sexual de *T. testudinum*.

En el sitio 1 (Perezoso) las temperaturas máximas del agua entre 2004 y 2006 se registraron en mayo. Estas temperaturas fueron tan altas que pudieron afectar la floración, que pasó de un total de 99 flores en 2004 a solamente 24 en 2006.

En 2005 la temperatura del agua en el sitio 1 (Perezoso) alcanzó valores extremos o se mantuvo alta por períodos prolongados, lo que pudo provocar blanqueamiento de corales en el sitio, principalmente de la especie *Manicina areolata*. En este año los pastos marinos

también pudieron pasar por períodos de estrés térmico tanto diarios como mensuales, ya que la temperatura del agua permaneció muy caliente por varias horas seguidas. Entre marzo y mayo, las temperaturas máximas llegaron a los 40°C y durante junio y julio a 39°C.

En 2004 y 2005 en el sitio 3 (Punta Cahuita) las temperaturas del agua máximas también se dieron en mayo (30.3°C y 29.4°C respectivamente) coincidiendo con el pico de la floración, pero no fueron tan severas como en el sitio 1. Se sabe que alteraciones bruscas y prolongadas de temperatura, como las que eventualmente se presentan con la ocurrencia del fenómeno de El Niño, pueden afectar los procesos de floración y maduración de los frutos de los pastos marinos (Zieman 1975b).

La floración se dio entre luna nueva y cuarto creciente. De las variables ambientales analizadas en este estudio las mareas mínimas del año fueron las que mostraron la mayor correlación con el mes pico de la floración de *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita. Durante las mareas más bajas del año que se dieron en mayo, comenzaron a salir las flores, horas más tarde cuando sube la marea podría darse la polinización submarina que es cuando la circulación del agua aumenta y hay una mayor retención de agua en la laguna. En Kenia, también se encontró que las flores *T. hemprichii* comenzaron a emerger durante las mareas bajas (Pettitt *et al.* 1981).

Los valores máximos de radiación solar global del período 1969-2001, se presentaron en marzo, abril y mayo, con 15.7, 15.8 y 15.1 mega Julius respectivamente, que coinciden con el período de la floración (finales de abril y mayo) de *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita (Cuadro 1).

La floración de las especies de zonas templadas ocurre típicamente en la primavera tardía, cuando mejora la radiación y aumentan la temperatura del agua, pero su época varia latitudinalmente (Phillips *et al.* 1983 en Hemminga & Duarte 2000). Para las especies

tropicales, la floración a menudo se ha relacionado con la amplitud de las mareas y la mayor marea de sicigia (marea de rango máximo) del año que es cuando se da un mayor transporte (Pettitt 1984 en Hemminga & Duarte 2000).

En *T. testudinum* se observó que la cantidad de estolones que producen flores es muy baja. Esta especie es dioica y una de las razones por la que podría subsistir este tipo de estrategia reproductiva es que la regulación de la variabilidad genética es importante para su éxito reproductivo. La segregación de las funciones sexuales entre individuos diferentes constituye una de las estrategias más eficaces para asegurar la variabilidad genética, promoviendo el movimiento del polen entre los estolones y por ende favoreciendo una mayor frecuencia de variabilidad genética entre la descendencia. En las plantas dioicas sólo la mitad de las plantas de la población, las femeninas, contribuyen a la producción de semillas, pero pareciera que esto puede significar que la ganancia en supervivencia que resulta de la fecundación supera la desventaja que supone una menor producción de semillas.

El bajo porcentaje de reproducción sexual y el bajo ámbito de dispersión asociado con la polinización hidrofilica de la mayoría de los pastos marinos ha restringido el flujo de genes a una población pequeña, reduciendo así la diversidad genética de los pastos marinos comparado con sus contrapartes terrestres. Sin embargo, estas explicaciones no están realmente sustentadas por las crecientes estimaciones de la diversidad genética que presentan, las cuales pueden ser substancialmente mayores en algunas praderas (Hemminga & Duarte 2000). Como lo han demostrado estudios locales que reportan una alta diversidad genética en *T. testudinum* (Kirten *et al.*, 1998 en Hemminga & Duarte 2000).

VI. CONCLUSIONES

En Costa Rica las principales extensiones de pastos marinos están ubicadas en áreas protegidas, donde la influencia de las actividades antropogénicas es reducida, lo que se refleja en la relativa estabilidad que muestran las series temporales de datos biológicos de *T. testudinum* del Parque Nacional Cahuita.

Los pastos marinos de Cahuita, a pesar de las condiciones adversas en las que subsisten (sedimentación, contaminación, altas temperaturas del agua, eutrofización, etc.) sumado al nivel constante de visitación del Parque Nacional, se han conservado en condiciones relativamente estables, gracias a la protección que obtienen del Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC) con que cuenta el país. Un ejemplo de acciones para la conservación de estos lechos, ha sido el establecimiento del Sendero Marino diseñado para el turismo recreativo y que se encuentra afuera de las lagunas donde se ubican los pastos marinos. Otro ejemplo, es la visitación restringida propiciada por la labor conjunta del Comité de Ecomanejo de Cahuita y los guardaparques. Esta labor, ha logrado generar conciencia entre el grupo de guías de turismo de la comunidad sobre la necesidad de protección de los recursos marino-costeros.

Las condiciones de aparente estabilidad se ven reflejadas a nivel de producción de materia orgánica (biomasa), la cual pareciera no haberse visto afectada por la sedimentación y contaminación en aumento en la zona. Sin embargo, se requieren estudios ecológicos y fisiológicos más detallados para determinar el efecto de factores ambientales tales como la temperatura del agua en la tasa fotosintética, el crecimiento, la asimilación de nutrientes, el esfuerzo reproductivo y otras variables biológicas que pueden estar siendo afectadas por tales problemas.

Se recomienda el uso de metodologías no destructivas para la medición de la biomasa tal como la descrita y usada por Kirkman (1978) y Mellors (1991) que consiste en la utilización de cuadrículas para hacer estimaciones visuales de la biomasa por medio del uso de categorías entre 1-5, siendo uno el valor menor y 5 el mayor. Además, es preferible que la biomasa sea obtenida temporalmente para cualquier estudio base (Short & Coles 2001).

Las mediciones de biomasa es mejor realizarlas durante al menos tres años, ya que las diferencias entre los años son tan grandes como los cambios estacionales a lo largo del año. La biomasa promedio usualmente tiene un bajo coeficiente de variación, lo que la hace una medición útil para monitoreo. La biomasa promedio responde rápidamente a cambios drásticos y en cantidad suficiente para ser rápidamente detectados estadísticamente. Por esta razón pueden ser efectivos indicadores biológicos para medir las condiciones de las áreas costeras, la parte del ambiente marino más fuertemente influenciada por humanos.

Un problema que podría estar afectando a los pastos marinos del Caribe de Costa Rica, es la gran cantidad de epífitas que se observa a simple vista en comparación con 1988, que puede ser debida a una alta eutrofización, que se sugiere investigar en el futuro. Las algas epífitas y fitoplacton, compiten con las fanerógamas marinas por la luz y disminuyen su capacidad fotosintética, ocasionando reducción de la tasa de crecimiento o mortalidad de las hojas (Zieman 1975). Esto ha sido observado en el Caribe, en donde luego de varios años de exposición a cantidades excesivas de nutrientes, muchas praderas se han reducido a pequeños parches, dando lugar a praderas de microalgas, especialmente del género *Enteromorpha* (Zieman 1975 b).

Se sugiere que las praderas de pastos marinos se conviertan en ecosistemas estratégicos en el contexto de la política ambiental de Costa Rica, en reconocimiento a los importantes servicios ambientales que prestan. Es necesario reunir a los administradores ambientalistas, los académicos, las comunidades costeras locales y a todos los actores que de una u otra manera están relacionados con el uso y protección de los recursos marino-costeros, de tal

manera que alcancen un nivel común de entendimiento de su valor e importancia. Para la conservación y otras opciones de manejo de este ecosistema es necesario no solo un nivel común de comprensión de su funcionamiento e importancia sino también una percepción global de los problemas que esta sufriendo, de manera que se tomen las medidas apropiadas.

Es importante generar información básica sobre los lechos de pastos marinos del Caribe de Costa Rica, únicos en el país y de gran valor para una comunidad que depende directa o indirectamente del ecoturismo y la pesca. Se recomienda fortalecer el plan de monitoreo existente en el sito (CARICOMP), promover estudios ecológicos para determinar la salud del ecosistema, entender su conexión con otros ecosistemas y determinar los factores que afectan a las especies de pastos marinos, tales como la contaminación, la sedimentación o el aumento de la temperatura del agua, los cuales han tendido a aumentar a lo largo del tiempo en el Parque Nacional Cahuita.

Esta información también es necesaria como instrumento para concientizar a las personas encargadas de ejecutar planes de acción específicos para la conservación y el manejo de los recursos naturales y enfocar las prioridades a nivel internacional (Short & Coles 2001).

T. testudinum es una especie con una gran plasticidad lo que le ha permitido adaptarse a fenómenos adversos del ambiente en el que se desarrollan tal como: alta temperatura del agua y desecación (exposición directa al sol) en ciertos períodos del año, sedimentación, descarga excesiva de nutrientes, presencia de epífitos, turbidez del agua y otros fenómenos que pueden afectar la intensidad de luz que necesitan estas plantas para fotosintetizar en un ambiente marino.

Fomentar el estudio de la ecología y biología reproductiva de los pastos marinos nos podrá dar información útil sobre los efectos del cambio climático en estas especies. En la primera década del nuevo milenio, claramente es tiempo de tocar el tema de la ecología de los

pastos marinos desde una perspectiva global e integradora y entender el rol que juega cada país (Short & Coles 2001). El cambio climático representa una nueva amenaza, cuyo impacto en pastos marinos no ha sido ampliamente estudiado. Es por esta razón que es importante que los proyectos de investigación sobre los pastos marinos del Caribe que están empezando a detectar los efectos dañinos de la radiación solar, reciban el apoyo del gobierno, de organizaciones no gubernamentales y de las comunidades cercanas a las áreas de conservación del Caribe de Costa Rica.

Se sugiere a los administradores del Parque Nacional Cahuita que se prohíba a los visitantes caminar sobre los lechos de pastos marinos en mayo que es cuando se da el pico de la floración de *T. testudinum*.

Finalmente, resulta urgente tomar acciones inmediatas para resolver el problema de la sedimentación debida a la deforestación y la contaminación por pesticidas y fertilizantes de las plantaciones aledañas al Parque Nacional Cahuita. Este es el mayor problema que enfrentan los ecosistemas marinos del Caribe y que no se ha podido resolver en la última década en Costa Rica.

VII. BIBLIOGRAFÍA

Agawin, N.S.R., C.M. Duarte, M.D. Fortes, J.S. Uri & J.E. Vermaat. 2001. Temporal changes in the abundance, leaf growth and photosynthesis of the three co-occurring Philippine seagrasses. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 260: 217-239.

Buesa, R.J.1974. Population and biological data on turtle grass (*Thalassia testudinum* Konig, 1805) on the northwestern Cuban shelf. Aquacul. 4: 207-226.

Buesa, R.J.1975. Populations biomass and metabolic rates of marine angiosperms on the northwestern Cuban shelf. Aquat. Bot. 1: 11-23.

Bulthuis, D.A. & W.J. Woelkerling. 1983. Seasonal variation in standing crop, density and leaf growth rate of the seagrass, *Heterozostera tasmanica,* in Western Port and Port Phillips Bay, Victoria, Australia. Aquat. Bot. 16:111-136.

CARICOMP 2000.CARICOMP Methods Manual.Level I. Centre for Marine Sciences. University of the West Indies, Kingston, Jamaica and Florida Institute of Oceanography, University of South Florida, St. Petersburg, Florida, U.S.A. http://isis.uwimona.edu.jm/centres/cms/caricomp/carinew.htm

Cortés, J. 1991. Ambientes y organismos marinos del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo, Limón, Costa Rica. Revista Geoistmo 5, no 1 y 2, pp. 61-68.

Cortés, J. 2001.Requiem for an eastern Pacific seagrass bed. Rev. Biol. Trop. 49(Suppl.2): 273-278.

Daby, D.2003. Some quantitative aspects of seagrass ecology in a coastal lagoon of Mauritius. Mar. Biol. 142: 193-203.

Dawes, C. 1998. Biomass and photosynthetic responses to irradiance by a shallow and a deep water population of *Thalassia testudinum* on the west coast of Florida. Bull. Mar. Sci. 62: 89-96.

Dawson, E.Y. 1962.Additions to the marine flora of Costa Rica and Nicaragua. Pac. Nat. 3: 375-395.

den Hartog, C.1970.The Seagrasses of the World. Verhand. Koninkl. Neder. Aka. Wetenschap., Afd. Nat., Tweede Reeks 59: 275 p.

Duarte, C.M., J. Terrados, N.S.R. Agawin, M.D. Fortes, S. Bach & W.J. Kenworthy. 1997. Response of a mixed Philippine seagrass meadow to experimental burial. Mar. Ecol. Prog. Ser. 147: 285-294.

Erftemeijer, P. & E. Koch. 2001. Sediment geology methods for seagrass habitat Pp: 345-367.En: Short, F y R. Coles. Global seagrasses research methods. Elsevier.

Fonseca, A.C., V. Nielsen & J. Cortés. 2007. Monitoreo de pastos marinos en Perezoso, Cahuita, Costa Rica (sitio CARICOMP). Rev. Biol. Trop. Vol. 55(1):55-56.

Fonseca, M.S. & J.S. Fisher.1986.A comparison of canopy friction and sediment movement between four species of seagrass with reference to their ecology and restoration. Mar. Ecol. Prog. Ser. 29: 15-22.

Fonseca, M.S., W.J. Kenworthy & G.W. Thayer.1988. Restoration and management of seagrass systems: A review. Pp. 353-368. *In*: D.D. Hook *et al.* (eds.). The Ecology and Management of Wetlands. Vol. 2. Management, Use and Value of Wetlands. Timber Press, Portland, Oregon.

Fortes, M.D. 1995.Seagrasses of East Asia: Environmental and Management Perspectives. RCU/EAS Technical Report Series. No. 6. United Nations Environment Programme, Bangkok.

Fourqurean, J.W. & L.M. Rutten.2003.Competing goals of spatial and temporal resolution : Monitoring seagrass communities on a regional scale. Pp. 257-288. *In*: D.E. Busch & J.C. Trexler (eds.). Monitoring Ecosystems. Interdisciplinary Approaches for Evaluating Ecoregional Iniciatives. Island Press, Washington, D.C.

Fourqurean, J.W. & J.C. Zieman. 1991. Photosynthesis, respiration and whole plant carbon budget of the seagrass *Thalassia testudinum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 69: 161-170.

Fourqurean J.W., A. Willsie, C.D. Rose & L.M. Rutten.2001. Spatial and temporal pattern in seagrass community composition and productivity in south Florida. Mar. Biol. 138: 341-354.

Grey, W.F. & M.D. Moffler.1978.Flowering of the seagrass *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) in the Tampa Bay area, Florida. Aquat. Bot. 5: 251-259.

Herzka, S.Z. & K.H. Dunton.1998.Light and carbon balance in the seagrass *Thalassia testudinum*: Evaluation of current production models. Mar. Biol. 132: 711-721.

Hemminga, M.A. & C.M. Duarte.2000. Seagrass Ecology. Cambridge University Press, New York, USA.

Hillman, K., D.I. Walker, AW.D. Larkum & A.J. McComb. 1989. Productivity and nutrient limitation, p. 635-687. *In*: AW.D. Larkum, A.J. McComb & S.A. Shepherd (eds.). Biology of Seagrasses. A Treatise on the Biology of Seagrasses with Special Reference to the Australian Region. Elsevier Science.B.V., Amsterdam.

Jagtap, T.G., D.S. Komarpant & R.S. Rodrigues. 2003. Status of a seagrass ecosystem: an ecological sensitive wetland habitat from India. Wetlands 23: 161-170.

Jupp, B.P., M.J. Durako, W.J. Kenworthy, G.W. Thayer & L. Schillak. 1996. Distribution, abundance and species composition of seagrass at several sites in Oman. Aquat. Bot. 53: 199-213.

Kemp, W.M. 2000. Seagrass ecology and management: an introduction. Pp. 1-8. *In:* S.A. Bortone (ed.). Seagrass: Monitoring, Ecology, Physiology and Management. CRS, New York.

Kenworthy, W.J., M.J. Durako, S.M.R. Fatemy, H. Valavi & G.W. Thayer. 1993. Ecology of seagrasses in northern Saudi Arabia one year after the Gulf War oil spill. Mar. Pollut. Bull. 27: 213-222.

Kirkman, H. & J. Kirkman. 2000. Long-term seagrass meadow monitoring near Perth, Western Australia. Aquat. Bot. 67: 319-332.

Kirkman, H. & D.I Walker, 1989. Regional studies-Western Australian seagrasses. Pp. 157-181. *In*: Larkum, A.W.D., McComb, A.J. & Shepherd, S.A. (eds.). Biology of Seagrasses. Elsevier, Amesterdam.

Kuo J. & C. den Hartog. 2001. Seagrass taxonomy and identification key. Pp. 31-53. *In*: F.T. Short & R.G. Coles (eds.).Global Seagrass Research Methods. Elsevier Science B.V., Amsterdam.

Krupp.L.S. 2006. Distribution, ecology and present state of the seagrass beds in the Gandoca-Manzanillo National Wildlife Refuge, Caribbean Costa Rica. M.Sc. Thesis in International Studies in Aquatic Tropical Ecology, Bremen, Germany. 87 p.

Linton, D & T. Fisher. 2004. CARICOMP. Caribbean coastal marine productivity program: 1993-2003. Caribbean Coastal Marine Productivity (CARICOMP) Program.

Lee, K.S. & K.H. Dunton. 1996. Production and carbon reserve dynamics of the seagrass *Thalassia testudinum* in Corpus Christi Bay, Texas, USA. Mar. Ecol. Prog. Ser. 143: 201-210.

Lewis, R.R.III & R.C. Phillips. 1980. Ocurrence of seeds and seedlings of *Thalassia testudinun* Banks ex Konig in the Florida Keys (U.S.A.). Aquat. Bot. 9:377-380.

Livingston, R.J. 1984. Trophic response of fishes to habitat variability in coastal seagrass systems. Ecology 65: 1258-1275.

Lot-Helgueras, A. 1977. General status of research on seagrass ecosystems in Mexico. In: C.P. McRoy and C. Helfferich (Editors), Seagrass Ecosystems-A Scientific Perspective, Marine Science Vol. 4. Marcel Dekker Inc., New York, pp. 233-245.

Marmelstein, A.D., P.W. Morgan & W.E. Pequegnat. 1968. Photoperiodism and related ecology in *Thalassia testudinum*. Bot. Gaz.129: 63-67.

Merlano, J.M., L.M. Barrios & D.I. Gómez-López (eds). 2003. Las praderas de pastos marinos en Colombia. Estructura y distribución de un ecosistema estratégico. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (INVEMAR). Ser. Publ. Esp. 10: 159 p.

Moffler, M.D. 1976. Flowering in the marine angiosperm *Thalassia testudinum* Banks ex Konig. Q. J. Fla. Acad. Sci. 39 (Suppl.1): 6 (Abstr.).

Moffler, M.D., M.J. Durako & W.F. Grey. 1981. Observations on the reproductive ecology of *Thalassia testudinun* (Hydrocharitaceae). Aquat. Bot. 10: 183-187.

Orput, P.A. & L.L. Boral. 1964. The flowers, fruits, and seeds of *Thalassia testudinum* Konig. Bull. Mar. Sci. Gulf Carib. 14: 296-302.

Paula, J., P. Fidalgo e Costa, A. Martins & D. Gove. 2001. Patterns of abundance of seagrasses and associated infaunal communities at Inhaca Island, Mozambique. Est. Coast. Shelf Sci. 53: 307-318.

Paynter, C., J. Cortés & M. Engels. 2001. Biomass, productivity and density of the seagrass *Thalassia testudinum* at three sites in Cahuita National Park, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 49 (Suppl. 2): 265-272.

Pettitt, J.M., S.C. Ducker & R.B. Knox. 1981. Submarine pollination. Sci. Am. 244: 134-143.

Phillips, R.C. 1960. Observations on the ecology and distribution of the Florida seagrasses. Fla. Board Conserv. Mar. Lab. Prof. Pap. Ser. No. 2: 72 p.

Phillips, R.C., C. McMillan & K.W. Bridges. 1981. Phenology and reproductive physiology of *Thalassia testudinum* from the western tropical Atlantic. Aquat. Bot. 11: 263-277.

Phillips, R.C. & E.G. Meñez. 1988. Seagrasses. Smithson. Contrib. Mar. Sci. 34: 1-89.

Rose, C.D., W.C. Sharp, W.J. Kenworthy, J.H. Hunt, W.G. Lyons, E.J. Prager, J.F. Valentine, M.O. Hall, P.E. Whitfield & J.W. Fourqurean. 1999. Overgrazing of a large seagrass bed by sea urchins in outer Florida Bay. Mar. Ecol. Prog. Ser. 190: 211-222.

Shepherd, S.A., A.J. McComb, D.A. Bulthuis, V. Neverauskas, D.A. Steffensen & R. West. 1989. Decline of seagrasses. Pp. 346-393. *In*: A.W.D Larkum, A.J. McComb & S.A. Shepherd (eds.). Biology of Seagrasses. Elsevier, Amsterdam.

Short, F.T. & A.H. Neckles. 1999. The effects of global climate change on seagrass. Aquat. Bot. 63: 169-196.

Short, F.T. & S. Wyllie-Echeverria. 1996. Natural and human-induced disturbances of seagrass. Environ. Cons. 17-27.

Short, F.T., R.G. Coles & C. Pergent-Martini. 2001. Global seagrass distribution. Pp. 5-30. *In*: F.T. Short & R.G. Coles (eds.). Global Seagrass Research Methods. Elsevier Science B.V., Amsterdam.

Stapel, J., R. Manuntun, & M.A. Hemminga, 1977. Biomass loss and nutrient redistribution in an Indonesian *Thalassia hemprichii* seagrass bed following seasonal low tide exposure during daylight. Mar. Ecol. Prog. Ser. 148: 251-262.

Taylor J.L., C.H. Saloman & K.W. Prest Jr. 1973. Harvest and regrowth of turtle grass (*Thalassia testudinum*) in Tampa Bay, Florida. Fish. Bull. 71: 145-148.

Terrados, J., C.M. Duarte, M.D. Fortes, J. Borum, N.S.R. Agawin, S. Bach, U. Thampanya, L. Kamp-Nielsen, W.J. Kenworthy, O. Geertz-Hansen & J. Vermaat. 1998. Changes in community structure and biomass of seagrass communities along gradients of siltation in SE Asia. Est. Coast. Shelf Sci. 46: 757-768.

Thorhaug, A. & M.A. Roesler. 1977. Seagrass community dynamics in a subtropical estuarine lagoon. Aquacul. 12: 253-277.

Tomlinson, P.B. 1969. On the morphology and anatomy of turtle grass, *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). III. Floral morphology and anatomy. Bull. Mar. Sci.19: 286-305.

Tussenbroek, B.I. van. 1994. The impact of Hurricane Gilberth on the vegetative growth of *Thalassia testudinum* in Puerto Morelos coral reef lagoon, Mexico: a retrospective study. Bot. Mar. 37: 421-428.

Tussenbroek, B.I. van. 1995. *Thalassia testudinum* leaf dynamics in a Mexican Caribbean coral reef lagoon. Mar. Biol. 122: 33-40.

Waycott, M. & D.H. Les. 1996. An integrated approach to the evolutionary study of seagrasses. Pp. 71-78. *In*: J.J.S. Kuo, R. Phillips, D.I. Walker & H. Kirkman (eds). Seagrass Biology: Proc. Int. Workshop, Rottnest Island, Western Australia, 25-29th January 1996. Faculty of Science, University of Western Australia, Nedlands, Western Australia, Australia.

Wellington, G.M. 1972. Una descripción ecológica del ambiente marino y ambientes asociados en el Monumento Nacional Cahuita. Subdirección de Parques Nacionales, Ministerio de Agricultura y Ganadería, San José, Costa Rica. 1-40 p. (Sin publicar).

Wellington, G.M. 1973. Additions to the Atlantic benthic flora of Costa Rica. Brenesia 2: 17-20.

Wellington, G.M. 1974. The benthic flora of Punta Cahuita: annotated list of species with additions to the Costa Rican Atlantic flora. Brenesia 3: 19-30.

Zieman, J.C. 1974a. Methods for the study of the growth and production of turtle grass, *Thalassia testudinum* König. Aquacul. 4: 139-143.

Zieman, J.C. 1974b. Quantitative and dynamic aspects of the ecology of turtle grass, *Thalassia testudinum*. Pp. 541-562. *In*: L.E. Cronin (ed.). Recent Advances in Estuarine Research. Vol.1. Academic Press, New York.

Zieman, J.C. 1975. Seasonal variation of turtle grass, *Thalassia testudinum* Konig, with reference to temperature and salinity effects. Aquat. Bot. 1:107-123.

Zieman, J.C. 1982. The ecology of the seagrasses of south Florida: a community profile. U.S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services, Washington, D.C. FWS/OBS - 82/25. 158 p.

Zieman, J.C. & R.G. Wetzel. 1980. Productivity in seagrasses: methods and rates. Pp. 87-116. *In*: Phillips, R.C. & C.P. McRoy (eds.). Handbook of Seagrass Biology: An Ecosystem Perspective. Garland STPM, New York.

Zieman, J.C., J.W. Fourqurean & R.L. Iverson. 1989. Distribution, abundance and primary production of seagrasses and macroalgae in Florida Bay. Bull. Mar. Sci. 44: 292-311.

Zieman J., P. Penchaszadeh, J.R. Ramirez, D. Perez, D. Bone, J. Herrera-Silveira, R.D. Sanchez-Arguelles, D. Zuniza, B. Martinez, K. Bonair, P. Alcolado, R. Laydoo, J.R. Garcia, J. Garzon-Ferreira, G. Diaz, S.R. Smith, R. Varela, K. Koltes & J. Tschirky. 1997.

Variation in ecological parameters of *Thalassia testudinum* across the CARICOMP Network. Proc. 8th Int. Coral Reef Symp; Panamá.1: 663-668.

Zieman, J.C., J.W. Fourqurean & T.A. Frankovich. 1999. Seagrass die-off in Florida Bay: Long-term trends in abundance and growth of turtle grass, *Thalassia testudinum*. Estuaries 22: 460-470.