

Abundancia, biomasa y floración de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en el Caribe de Costa Rica

Vanessa Nielsen-Muñoz^{1, 2} & Jorge Cortés^{1, 2}

1. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, San Pedro, 11501-2060 San José, Costa Rica; vanessa.nielsen@ucr.ac.cr; jorge.cortes@ucr.ac.cr
2. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San Pedro, 11501-2060 San José, Costa Rica.

Recibido 30-XI-2007. Corregido 25-V-2008. Aceptado 28-VI-2008.

Abstract: Abundance, biomass and flowering of *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) in the Caribbean coast Costa Rica. Three *Thalassia testudinum* seagrass beds were studied at Cahuita National Park, from August 2003 to August 2006. Additionally, biomass samples of this species were collected at the Gandoca-Manzanillo National Wildlife Refuge, and data obtained from both localities in 1988 were compared with this study. The total average biomass within the substrate was more than double the biomass above ground. The average biomass for rhizomes was $310.90 \pm 72.59 \text{ g/m}^2$, $187.62 \pm 97.67 \text{ g/m}^2$ for roots and $67.90 \pm 84.40 \text{ g/m}^2$ for green leaves. The density, abundance and frequency of *T. testudinum*, showed peaks in January, May and September. The abundance of *T. testudinum* was highest in July, the rainiest month. In May, from 3000 short shoots, 95 (3.17%) had flower in 2004, 20 (0.67%) in 2005 and 7 (0.23%) in 2006. For both localities and every year of the study, the percentage of male flowers was greater than female flowers. In 2004, the flower sex ratio was two male to each female, but in 2005 and 2006 the proportion was four male to one female. Flowering was between April and June, with a peak in May, and fructification between May and August. *T. testudinum* flowering was correlated with the minimum tides of the year in the park. Rev. Biol. Trop. 56 (Suppl. 4): 175-189. Epub 2009 June 30.

Key words: seagrass, *Thalassia testudinum*, Parque Nacional Cahuita, Caribbean, biomass, density, abundance, frequency, sex ratio, flowering, fructification, Hydrocharitaceae, Costa Rica.

La disminución global en la abundancia de los pastos marinos y sus organismos asociados es preocupante y 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 a la excesiva producción de nutrientes en las aguas costeras (Short & Wyllie-Echeverría 1996).

Los pastos marinos se consideran buenos bioindicadores para el monitoreo de la salud del ecosistema, son componentes importantes en proyectos de restauración (Short & Wyllie-Echeverría 1996, Short & Neckles 1999) y conservación (Jagtap *et al.* 2003, Paynter *et al.* 2001). Forman un ecosistema único y

valioso, con tasas de producción altas, son fuente de alimento, sitios de crianza, reproducción, refugio y hábitat para muchas especies, tales como peces, moluscos, crustáceos, entre otros, y constituyen la base de complejas cadenas alimenticias (Short & Coles 2001). El término pasto marino es usado comúnmente a pesar de que no tiene ninguna relación con el terrestre, se le llama así porque muchos de ellos poseen hojas como cintas y cuando se desarrollan extensivamente, tienen apariencia de amplios campos de césped. *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) es una de las especies de pastos marinos más estudiada y se encuentra a lo largo del Caribe y Golfo de México (den Hartog 1970).

MATERIALES Y MÉTODOS

Sobre los pastos marinos del Caribe de Costa Rica, Wellington (1972) se refiere a la comunidad de *Thalassia* en la descripción ecológica que hizo 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, 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 en cinco sitios expuestos a un gradiente fluvial (Krupp 2006). En la localidad de Perezoso (Fig. 1) 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 (750-1 500g/m²) en comparación con otros sitios del Gran Caribe y ha disminuido con el tiempo (Fonseca *et al.* 2007).

La laguna arrecifal del Parque Nacional Cahuita, tiene un área aproximada de 250ha y las praderas de pastos marinos cubren 20hectáreas. Igualmente en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo, 25km al sureste de Cahuita, se encuentran grandes áreas cubiertas por pastos marinos, principalmente la hierba de tortuga, *T. testudinum* y en menor proporción, el pasto de manatí, *Syringodium 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.

En este trabajo se estudiaron tres lechos de *T. testudinum* del Parque Nacional Cahuita, entre agosto 2003 y agosto 2006. La información de Cahuita se compara con datos de biomasa recolectados en Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo. Datos obtenidos en ambas localidades en 1988 se utilizaron para evaluar cambios a través del tiempo.

Descripción del área de estudio: El estudio se realizó entre agosto 2003 y agosto 2006 en tres lechos maduros de *T. testudinum* de la laguna arrecifal del Parque Nacional Cahuita (PNC). (Fig. 1). También se recolectaron muestras en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo (REGAMA) y se utilizaron datos recolectados de ambas localidades en 1988. Se depositaron ejemplares de plantas, flores y frutos en el Herbario Dr. Luis A. Fournier Origgi de la Universidad de Costa Rica.

El sitio 1 era un parche de plantas pequeñas en lechos poco densos, con un sustrato de granulometría intermedia, influenciado por el río Perezoso cuyo caudal aumenta en la época lluviosa (noviembre-marzo y junio-agosto), trayendo aguas frías y ricas en nutrientes de la cuenca del río. El sitio 2 se caracterizó por un sustrato fino y plantas de *T. testudinum* de tamaño variable. 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 dio un constante intercambio de aguas tibias de la laguna costera con aguas más frías provenientes de la parte externa del arrecife y se caracterizó por un sustrato grueso, con grava y coral muerto. Las plantas de *T. testudinum* eran grandes, formando lechos densos.

Características climáticas: Se utilizaron los datos del Instituto Meteorológico Nacional de temperatura atmosférica promedio, brillo y radiación solar. La temperatura de agua se registró cada media hora con sensores Stow Away XTI y se midió la salinidad mediante un refractómetro manual (WTW 330) durante cada muestreo mensual, en los sitios 1 y 2. Los datos de mareas se estimaron mediante el Programa "Tide and Currents 3.5" (Nobeltec) que permite realizar predicciones de las mareas (CIMAR).

Granulometría: En los tres sitios de estudio, en mayo 2005, de cada núcleo utilizado

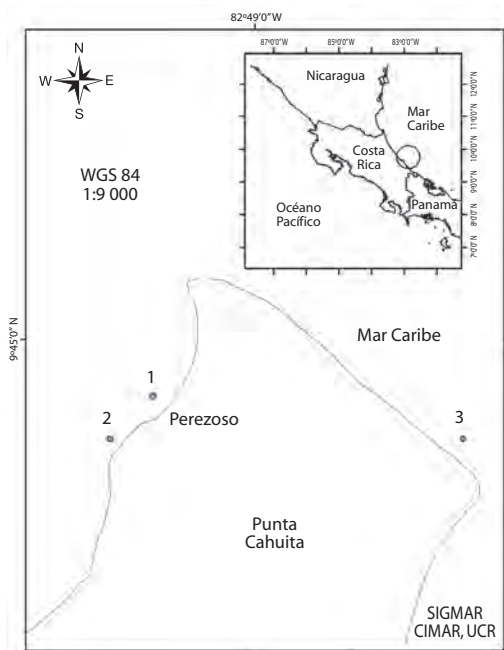


Fig. 1. Localidades de estudio en el Parque Nacional Cahuita, Limón, Costa Rica.

para la obtención de biomasa se tomó una muestra de sedimento de 300g, para un análisis granulométrico utilizando tamices de 4.75, 2.00, 1.00, 0.500, 0.250, 0.125, 0.075 y <0.075mm. Los datos se transformaron mediante la función arcoseno. Se utilizó el análisis múltiple discriminante para seleccionar los sedimentos retenidos en los tamices que mostraron una posible diferencia entre sitios y con estos se realizó el análisis para comprobarlo (Manly 1986).

Los datos de sedimento del 2005 se agruparon por categorías: grava (4.75mm), arena gruesa (2.00mm), arena media (0.500-1.00mm), arena fina (0.075-0.250mm) y <0.075mm, 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.

Densidad, abundancia y frecuencia:

Durante un año (octubre 2003-octubre 2004), en el sitio 3 se realizaron mensualmente cuatro

transectos de 50m perpendiculares a la costa, establecidos al azar. En cada transecto se colocaron diez cuadrículas de 0.25 m², a distancias determinadas al azar y se anotaron las especies y la cobertura de cada una. Mediante el método Braun-Blanquet se estimó la abundancia como: sumatoria de los valores Braun-Blanquet/número total de cuadrantes ocupados (Kenworthy *et al.* 1993, Rose *et al.* 1999, Fourqurean *et al.* 2001).

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 el mejor ajuste se dio con el índice Akaike IC más bajo (Hammer *et al.* 2001).

Biomasa de *T. testudinum*: En setiembre 2003 se tomaron 12 muestras de biomasa al azar, en dos localidades del Parque Nacional Cahuita, sitio 1 y 3. Además, se recolectaron 5 muestras al azar en Manzanillo para compararlas con 12 muestras recolectadas en noviembre de 1988. 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 30cm, con un núcleo de PVC de 20cm de diámetro. 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 epifitas. 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 (4.75mm), arena gruesa (2.00mm), arena media (1.00-0.50mm), arena fina (0.250-0.075mm) y <0.075mm. 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 esta especie las flores masculinas presentan 3-12 estambres con anteras oblongas y subsésiles, longitudinalmente dehiscentes mientras que las femeninas tienen un gineceo 6-8 carpelar (Gómez 1984) (Fig. 2).

En cada localidad se escogieron 30 sitios al azar y en cada uno se contaron grupos de 50 estolones (1 500 estolones por sitio), para un total de 6 000 estolones mensuales. Los estolones se revisaron en línea recta uno detrás de otro. Se contaron los frutos y los estolones con flores masculinas y femeninas. 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 armónica de Spearman y la prueba de Mantel (Hammer *et al.* 2001).

RESULTADOS

Características físicas y climáticas

El brillo solar (horas de sol) mensual promedio del período 1969-2006 osciló entre 3.8 y 5.8 hr. La radiación solar 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 15.1MJ respectivamente, que coinciden con el período de la floración (finales de abril y mayo) de *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita, mientras que el valor más bajo se dio en diciembre con 11.9MJ (Fuente: Instituto Meteorológico Nacional). La temperatura atmosférica promedio mensual del período de estudio (2003-2006) osciló entre 23.7 y 27.1°C, mientras que la precipitación mensual fue más variable con ámbitos entre 160mm y 382mm. La precipitación promedio mensual del período 1977-2006 mostró que los meses más lluviosos fueron mayo y julio con 361 y 382mm, mientras que los menos lluviosos setiembre y octubre con 160 y 187mm, respectivamente

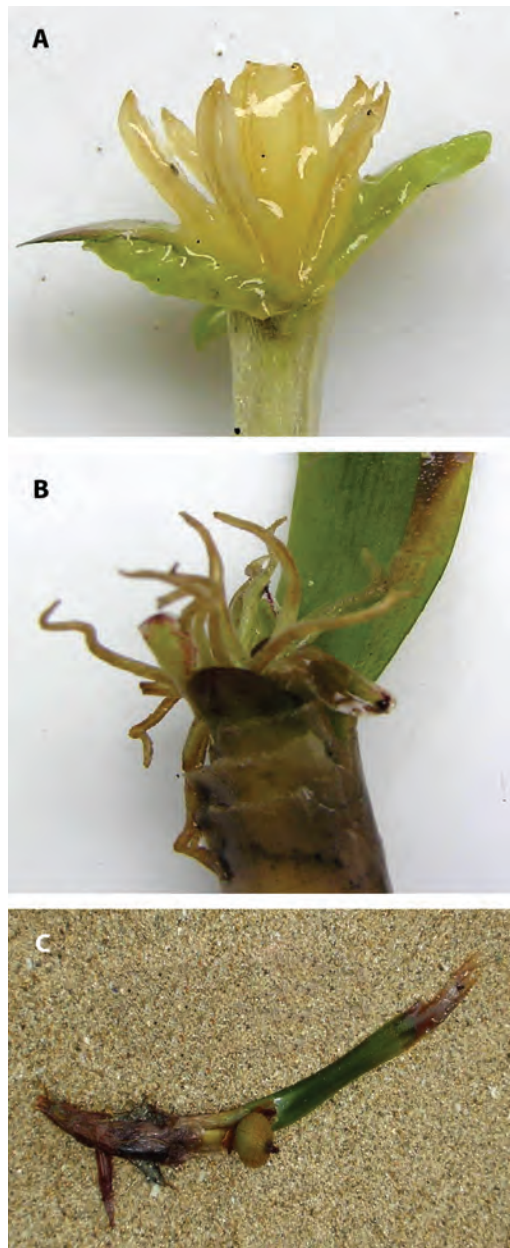


Fig. 2. Flor masculina (a), femenina (b) y fruto (c) de *Thalassia testudinum*.

(Fuente: Instituto Meteorológico Nacional). La marea en el Caribe es diurna, con un ámbito pequeño (0.3 m) (Lizano 2006). En mayo y junio se estimaron las mareas más bajas del año y en noviembre y diciembre las más altas.

Temperatura del agua: Durante los años de estudio en el Parque Nacional Cahuita la temperatura promedio del agua más alta se dio en mayo ($30.2^{\circ}\text{C}\pm 2.23$) y setiembre ($30.2^{\circ}\text{C}\pm 1.73$), y la menor en enero ($27.08^{\circ}\text{C}\pm 0.83$) y febrero ($27.02^{\circ}\text{C}\pm 0.95$).

En Perezoso (sitio 1) 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. 3).

En el 2005 en Punta Cahuita (sitio 3) 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. 4).

La salinidad del período mayo 2004-mayo 2006 osciló entre 26.7 y 36.1 PSU en el sitio 1 y entre 29.7 y 35.9 PSU en el sitio 3.

Granulometría: 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 (10.8%) en comparación con el sitio 1 (23.9%) ($p=0.031$) y 3 (26.9%) ($p=0.013$) y una mayor cantidad de arena fina (60.3%) en comparación con el sitio 1 (43.8%) ($p=0.016$) y 3 (44.6%) ($p=0.022$). El sitio 1 presentó un sustrato intermedio, el sitio 2 fino y el sitio 3 grueso (Fig. 5).

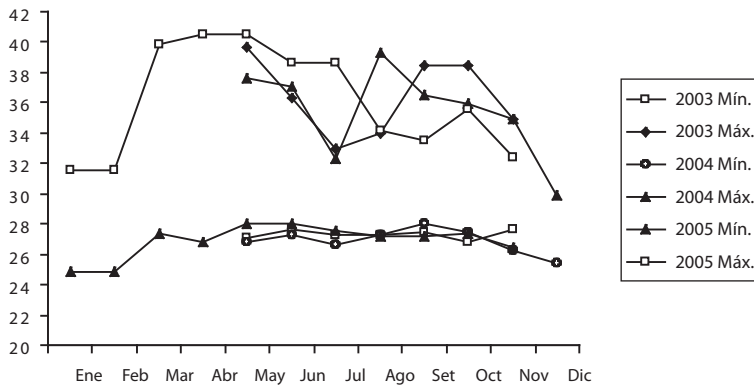


Fig. 3. Temperatura mínima y máxima del agua $^{\circ}\text{C}$ en sitio 1, Parque Nacional Cahuita. 2003-2005.

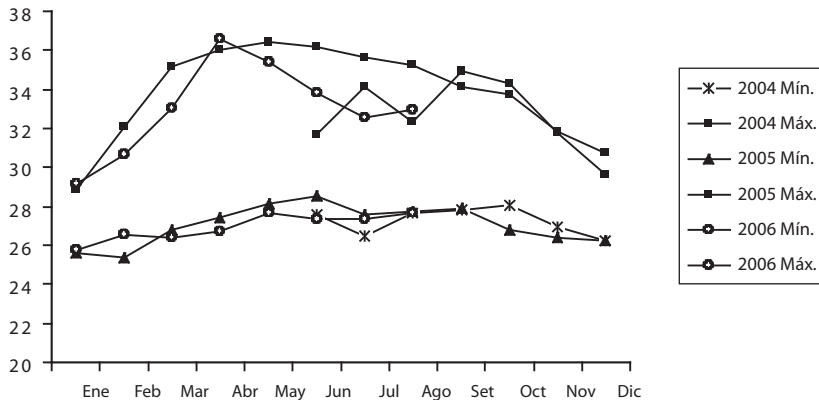


Fig. 4. Temperatura mínima y máxima del agua $^{\circ}\text{C}$ en sitio 3, Parque Nacional Cahuita. 2004-2006.

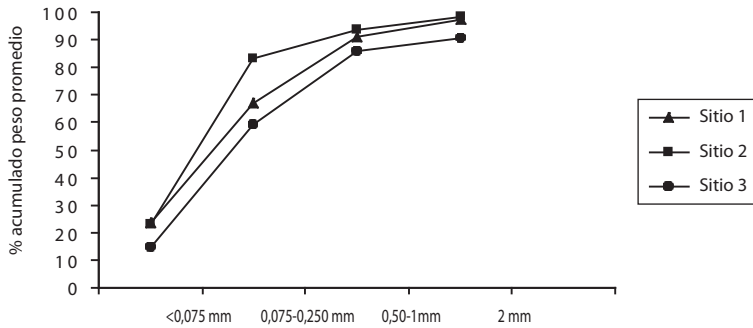


Fig. 5. Distribución acumulada de sedimento en el que crecía *T. testudinum* en tres localidades del Parque Nacional Cahuita, 2005.

En 2005 el análisis múltiple discriminante 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: 1mm, 05mm, 0.25mm, 0.125mm y <0.075mm, fue diferente entre los tres sitios. De manera individual fueron significativamente diferentes: 1mm ($p = 0.043$), 0.5mm ($p = 0.008$) y 0.125mm ($p = 0.010$).

Características biológicas

Densidad, abundancia y frecuencia: En el sitio 3 *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 julio *T. testudinum* presentó la abundancia más alta y la frecuencia más baja, mientras que *S. filiforme* presentó una mayor abundancia en enero (Cuadro 1).

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), densidad (chi-cuadrado=0.340, akaike IC=-1.840) y 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. 6 y Cuadro 1).

Biomasa: En el Parque Nacional Cahuita la biomasa promedio total fue de 696.37g/m²

(n=19) en noviembre 1988, en setiembre 2003 de 888.23g/m²±89.51 (n=11) y en mayo 2005 de 786.50g/m²±287.15 (n=27).

La biomasa total promedio 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±93.78 y 612.87±100.76g/m² respectivamente, mientras que en mayo 2005 fue 213.73g/m²±85.22 sobre el sustrato y 515.18g/m²±76.01 por debajo.

En noviembre 1988 en Manzanillo la mayor cantidad de biomasa promedio se presentó en las raíces (720.75g/m²±1176.52), seguida por rizomas (242.72g/m²±262.86) y hoja verde (83.73g/m²±54.59). Mientras que en setiembre 2003 la mayor cantidad de biomasa se produjo en los rizomas (503.07g/m²±88.54), seguida por raíces (350.38g/m²±131.29) y hoja verde (43.12g/m²±64.42). La cantidad de hojas secas fue similar 380.51g/m²±614.76 en 1988 y en 2003 de 380.17g/m²±95.65 (Fig. 7).

Para los tres sitios de muestreo del 2003, (Manzanillo, sitio 1 y sitio 3), no se encontraron diferencias significativas en la biomasa promedio de raíces (F=0.04, g.l.=2, p=0.965) y rizomas (F=2.54, g.l.=2, p=0.117). Sin embargo, si se encontró una diferencia significativa (Tukey, p=0.023) en la cantidad de hoja seca (F=4.23, g.l.=2, p=0.039) entre Manzanillo 380.17g/m²±95.65 y el sitio 3 (Punta Cahuita) con 96.72g/m²±162.31, y en la cantidad de hoja

CUADRO 1

Abundancia, densidad y frecuencia según la escala de Braun-Blanquet para *T. testudinum* y *Syringodium filiforme* en el sitio 3, Parque Nacional Cahuita. Octubre 2003 - Octubre 2004

Mes	<i>Thalassia testudinum</i>			<i>Syringodium filiforme</i>		
	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

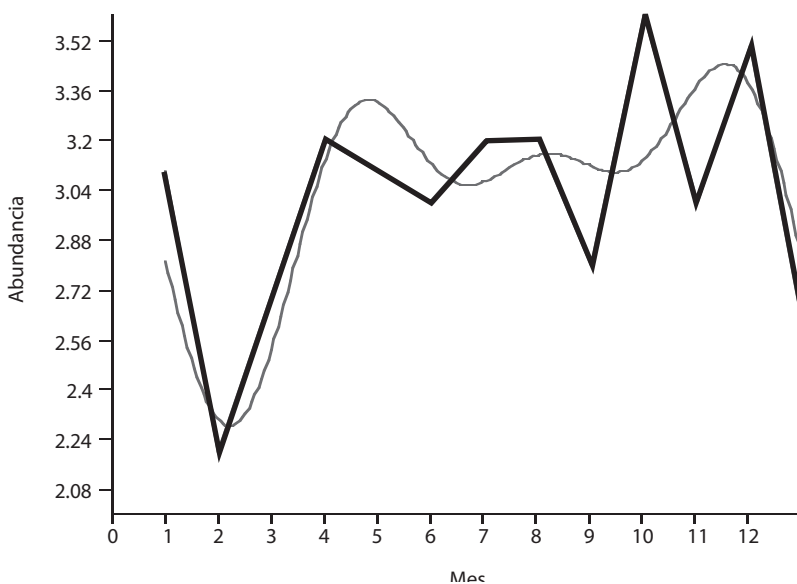


Fig. 6. Abundancia de *T. testudinum* en sitio 3 (Punta Cahuita), Parque Nacional Cahuita. Octubre 2003- Octubre 2004. Gris=valores esperados, Negro=valores observados. 1=Oct. 03, 2=Nov. 03, 3=Ene. 04, 4=Mar. 04, 5=Abr. 04, 6=May. 04, 7=Jun. 04, 8=Jul. 04, 9=Ago. 04, 10=Set. 04, 11=Oct. 04. Dic 03 y Feb 04= mala visibilidad.

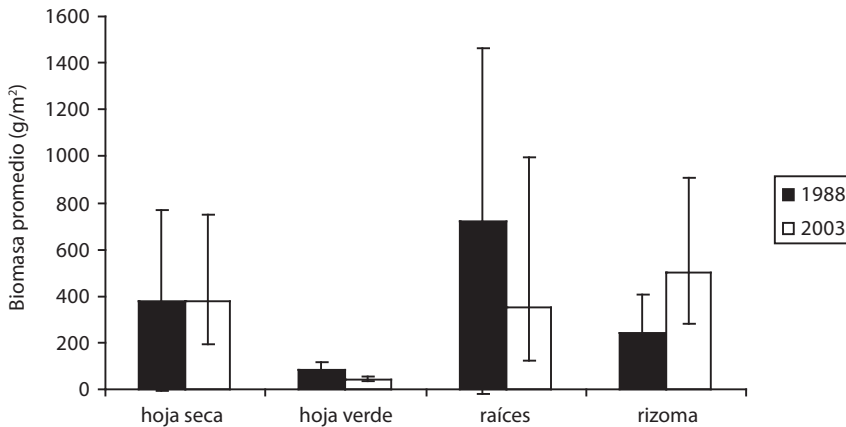


Fig. 7. Biomasa promedio (g/m²) de *T. testudinum* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo para noviembre 1988 y setiembre 2003.

verde entre el sitio 1 (36.29 g/m²±80.17) y sitio 3 (69.40g/m²±73.30) (p= 0.024).

En el Parque Nacional Cahuita durante noviembre 1998 *T. testudinum* presentó una mayor biomasa promedio de rizomas (293.60g/m²±258.09), seguido de raíces (147.86g/m²±180.19) y hojas verdes (59.89g/m²±30.21), mientras que en setiembre 2003 se dio una mayor cantidad de raíces (429.60g/m²±347.15), rizomas (308.38 g/m²±146.14) y hojas verdes (50.93g/m²±23.11). En mayo 2005 se dio una mayor cantidad de rizomas (310.90g/m²±72.59), raíces (187.62g/m²±97.67) y hojas verdes (67.90g/m²±84.40). La cantidad de hoja seca presentó valores de 195.03±157.40, 224.46±150.24 y 139.85±93.60g/m² en 1988, 2003 y 2005 respectivamente (Fig. 8).

Si comparamos los sitios 1, 2 y 3 durante el muestreo del 2005 en el Parque Nacional Cahuita, podemos concluir que los sitios 1 y 3 fueron significativamente diferentes (p<0.026) en la biomasa total promedio, con 584.81g/m² y 891.38g/m² 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 hoja seca (F=0.73, g.l.=2, p=0.491)

con valores de 121.56±86.50, 139.62±104.40 y 171.24±89.26g/m² respectivamente; ni hoja verde (F=3.17, g.l.=2, p=0.060) con 55.83±74.60, 65.40±79.41 y 94.76±93.45 g/m²; ni rizoma (F=1.87, g.l.=2, p=0.176) con 268.29±72.70, 342.12±70.92, 334.74±72g/m². Mientras se encontró diferencia significativa (Tukey, p= 0.028) en la cantidad de raíces (F=3.59, g.l.=2, p=0.043) entre sitio 1 (139.13±92.21g/m²) y 3 con 290.63±87.49g/m² que es significativa según la prueba (Fig. 9).

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 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: El período de la floración de *T. testudinum* se dio entre abril y junio, el pico de la floración en mayo y el período de la fructificación entre mayo y agosto. La aparición de los botones florales, flores y frutos de

T. testudinum 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 en el 2006 por la fecha anticipada del muestreo de abril (07/04/2006) la floración fue visible hasta mayo (21/05/2006) y se encontraron dos frutos, uno en mayo (21/05/2006) y otro en junio (03/06/2006). En mayo 2006 la fructificación se da al mismo tiempo que la floración.

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 durante este estudio, se observaron un total de 66 flores masculinas y 33 femeninas en mayo. En abril 2005 se presentaron 20 flores masculinas y 4 femeninas, similar en 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.

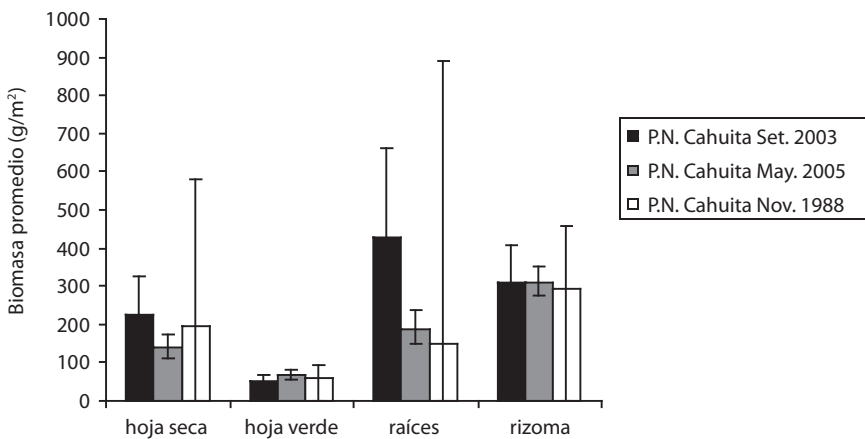


Fig. 8. Biomasa promedio de las partes (g/m^2) de *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita para noviembre 1988, setiembre 2003 y mayo 2005.

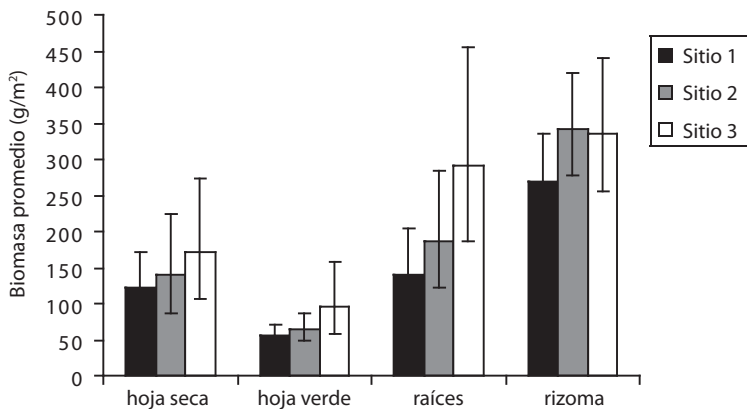


Fig. 9. Biomasa promedio de las partes (g/m^2) de *T. testudinum* por sitio en el Parque Nacional Cahuita en mayo 2005.

DISCUSIÓN

En ambas localidades y en todos los años de estudio los porcentajes de flores masculinas fueron mayores que los de femeninas, el porcentaje de flores masculinas superó el 55% del total de flores (Fig. 10). La proporción sexual total fue de dos flores masculinas por cada flor femenina para 2004; sin embargo, para el 2005 y el 2006 se presentaron cuatro flores masculinas por cada flor femenina.

Las mareas más bajas del año se alcanzaron en mayo, que fue el pico de la floración. El Programa "Tide and Currents" predijo mareas de -18cm, para el 2003 y 2004, -17cm para el 2005 y -16cm para el 2006. 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 (Fuente: Instituto Meteorológico Nacional).

De las variables ambientales analizadas (precipitación, temperatura atmosférica y del agua, mareas y brillo solar), las mareas mínimas del año presentaron la correlación más alta con el mes pico de la floración de *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita (correlación de Spearman, $r=0.446$). La prueba Mantel también comprobó este resultado ($r=0.35$, $p<0.001$, $n=32$). La correlaciones fueron significativas pero bajas (Fig. 11).

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 ($r=-0.05$, $p=0.49$).

En el sitio 3 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, y coinciden con el pico de la productividad y tasa de recambio de *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita entre 1999 y 2000 (Fonseca *et al.* 2007).

En el sitio 3 la mayor abundancia de *T. testudinum* se presentó en julio, que ha sido el mes más lluvioso (promedio=361mm) en el periodo 1977-2006 y en *S. filiforme* se dio en enero. En la región sur de Florida entre 1996 y 1998 la abundancia estimada con el método Braun-Blanquet presentó una variación estacional y un patrón temporal intra-anual para *T. testudinum* y *S. filiforme*. En junio se dio un pico en la abundancia de *T. testudinum*, mientras que en *S. filiforme* se dio entre julio-agosto (Fourqurean *et al.* 2001).

La abundancia de *T. testudinum* estuvo directamente correlacionada con las temperaturas mínimas del agua e inversamente correlacionada con el brillo solar, temperatura atmosférica, precipitación, mareas mínimas y máximas, temperatura promedio del agua y temperatura máxima del agua. La abundancia de esta especie no se ve favorecida con el aumento de la temperatura

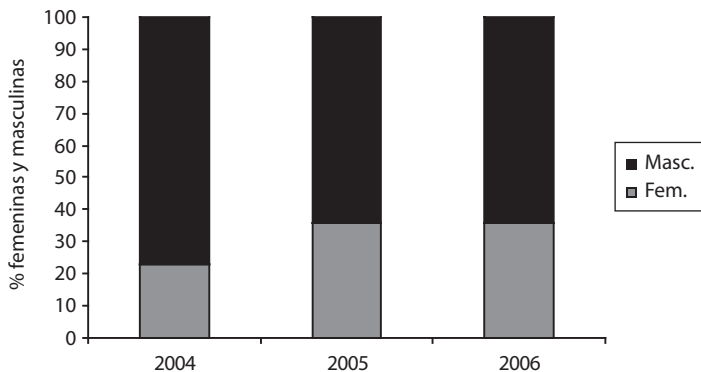


Fig. 10. Porcentaje de flores masculinas y femeninas de *T. testudinum* por año en el sitio 1 (Perezoso), Parque Nacional Cahuita, 2004-2006.

del agua, posiblemente porque causa un estrés térmico en estas plantas.

Los valores de biomasa promedio de *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita están entre bajos e intermedios comparados con otros sitios del Caribe, monitoreados en el Programa

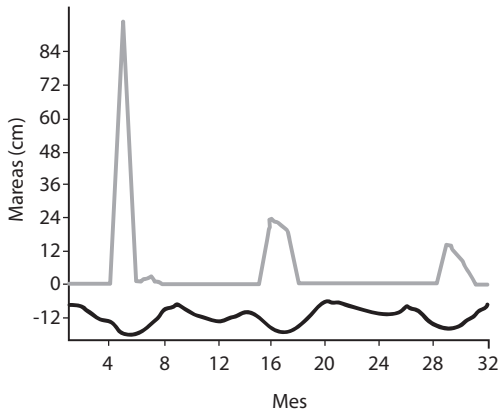


Fig. 11. Relación entre el mes pico de la floración (mayo) de *T. testudinum* y las mareas más bajas del año (mayo) en el Parque Nacional Cahuita, 2003-2006. Gris = floración, Negro = mareas mínimas.

CARICOMP (Linton & Fisher 2004). 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).

En noviembre 1988 en Manzanillo la mayor cantidad de biomasa promedio se presentó en las raíces, seguida por rizomas y hoja verde, mientras que en setiembre 2003 la biomasa de hoja seca fue similar, la de raíces y hoja verde disminuyó a la mitad, y la de rizomas se duplicó. Con respecto a 1988 en setiembre 2003 la biomasa de rizomas y hojas verdes en el Parque Nacional Cahuita 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, o por la gran cantidad de corales muertos y por ende de sedimentos más carbonatados que favorecen una mayor cantidad de raíces, como ha sido reportado en la literatura (Erfteimeijer 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 y el sitio 3. 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. Se ha encontrado que la biomasa varía entre localidades geográficas (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 (Bulthuis & Woelkerling 1983, Zieman *et al.* 1989).

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 el Parque Nacional Cahuita, *T. testudinum* se encontró creciendo en diferentes tipos de sustrato. En el Caribe colombiano ha sido encontrada desde lodos finos hasta fondos pedregosos, con mayores coberturas en fondos lodosos o arena fina litoclástica. La biomasa fue mayor en sedimentos finos litoclásticos con alto contenido de materia orgánica. La biomasa foliar y rizoidal estuvo relacionada con el tamaño y origen del sedimento (Merlano *et al.* 2003). Otros autores han reportado para esta especie una mayor cantidad de hojas en sedimentos finos, más raíces en sedimentos arenosos que lodosos y un mayor desarrollo de rizomas en sedimentos carbonatados y arenas

de gruesas a medias de bajo contenido de materia orgánica (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 y puede ser debido en parte a las altas temperaturas del agua, las cuales aumentaron casi 10°C 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 1975). En vista de las condiciones a las que probablemente están expuestas estas plantas en la actualidad, tales como el aumento de la temperatura del agua, sedimentación, contaminación 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 del 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 en Florida,

ocurre esporádicamente desde abril hasta agosto con un pico de floración en junio (Moffler 1976, Grey & Moffler 1978).

En abril 2005 se presentó una precipitación muy alta (348mm) en comparación con los otros meses del año y con la lluvia promedio de este mes durante el período 1977-2006, que fue de 244mm, lo cual pudo incidir en el adelanto de la floración en este año. Las temperaturas máximas del agua entre 2004 y 2006 se dieron en mayo coincidiendo con el pico de la floración, pero fueron tan altas que pudieron afectarla, ya que pasó de un total de 99 flores en 2004 a solamente 24 en 2006.

La cantidad de frutos que se registró fue baja, lo cual puede ser debido a que la cantidad de flores femeninas es reducida. Por lo que es recomendable un muestreo intensivo durante todo el período reproductivo de *T. testudinum*, para precisar el período exacto de la fructificación.

Los porcentajes de flores masculinas de *T. testudinum* fueron mayores que los de femeninas, el porcentaje de flores masculinas superó el 67% del total de flores en todos los años del estudio. Para esta especie, Tomlinson (1969) observó una proporción sexual de cuatro 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. Un predominio de flores masculinas puede ser importante para aumentar la probabilidad de polinización en el medio submarino.

El porcentaje de estolones con flor en *T. testudinum* fue muy bajo en mayo, el mes pico de floración (0.23-3.2%). En el norte de Florida la densidad reproductiva de *T. testudinum* fue menor del 1% (Marmelstein *et al.* 1968). Zieman (1975) reportó una densidad reproductiva baja en el sur de Florida, entre 1-15% en el centro y sur de Florida (Thorhaug & Roessler 1977). Grey & Moffler (1978) reportaron densidades reproductivas entre 2.3-6.8% y de 44% incluyendo las estructuras reproductivas tempranas en 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 2005 la temperatura del agua 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. Se sabe que alteraciones bruscas y prolongadas de temperatura, como las que eventualmente se presentan con el fenómeno de El Niño, pueden afectar los procesos de floración y maduración de los frutos de los pastos marinos (Zieman 1975).

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, que es cuando podría darse la polinización submarina, debido a que la columna del agua es menor y aumenta la probabilidad de que el polen alcance las flores femeninas. En Kenia, también se encontró que las flores *T. hemprichii* comenzaron a emerger durante las mareas bajas (Pettitt *et al.* 1981).

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. 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 cruzada 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 hidrofílica de la mayoría de los pastos marinos ha restringido el flujo de genes en 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).

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. 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.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los compañeros y amigos de la Escuela de Biología y del CIMAR y a José Saballo por su colaboración durante los muestreos. Gracias a Ingo Wehrtmann y Andrea Bernecker por su apoyo y ayuda.

RESUMEN

Entre agosto 2003 y agosto 2006 se estudiaron tres sitios representativos del Parque Nacional Cahuita con lechos de *Thalassia testudinum*. También se recolectaron muestras de biomasa de esta especie en el Refugio

Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo. Datos obtenidos en ambas localidades en 1988 se utilizaron para complementar el estudio. La biomasa total promedio que se encontraba debajo del sustrato fue más del doble que la que se encontraba por encima. En las localidades de estudio, se presentó una mayor biomasa promedio de rizomas ($310.90 \pm 72.59 \text{g/m}^2$), raíces ($187.62 \pm 97.67 \text{g/m}^2$) y hojas verdes ($67.90 \pm 84.40 \text{g/m}^2$). La densidad, abundancia y frecuencia estimadas mediante el método Braun-Blanquet para el año de muestreo, presentaron una periodicidad cuatrimestral con picos en enero, mayo y setiembre, que refleja cierta dinámica a lo largo del año. En julio que es el mes más lluvioso del año, *T. testudinum* presentó la mayor abundancia. 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 (3.17%) tenían flor 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 estudio, los porcentajes de flores masculinas son mayores que los de femeninas. El porcentaje de flores masculinas supera el 55 % del total de flores. Para el 2004, la proporción sexual fue de dos flores masculinas por cada flor femenina. En el 2005 y 2006 se presentaron cuatro flores masculinas por cada flor femenina. La proporción de sexos fue diferente por localidad. El período de la floración se da entre abril y junio mientras que la fructificación entre mayo y agosto. El pico de la floración se da en mayo. Las mareas mínimas del año se correlacionaron con el mes pico de la floración (mayo) de *T. testudinum* en el Parque Nacional Cahuita. La buena salud de los pastos marinos del Parque Nacional Cahuita se refleja a nivel de producción de materia orgánica (biomasa), la cual pareciera no haberse visto afectada por las condiciones adversas en las que subsisten estos lechos tales como la sedimentación, la contaminación, las altas temperaturas del agua y la eutrofización, entre otros. La estabilidad de estos lechos se ve favorecida gracias a la protección del parque nacional que atenúa la influencia de ciertas actividades antropogénicas.

Palabras clave: pasto marino, *Thalassia testudinum*, Parque Nacional Cahuita, Caribe, biomasa, densidad, abundancia, frecuencia, sexo, floración, fructificación, Hydrocharitaceae, fanerógamas marinas, Costa Rica.

REFERENCIAS

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.

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

Erfteemeijer, P. & E. Koch. 2001. Sediment geology methods for seagrass habitat, p. 345-367. *In* F.T. Short & R.G.

Coles (eds.). *Global Seagrass Research Methods*. Elsevier Science B.V., Ámsterdam, Holanda.

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

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

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.

Gómez, L.D. 1984. Las plantas acuáticas y anfibias de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia San José, Costa Rica.

Hammer, Ø., D.A.T Harper & P.D. Ryan. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontología Electrónica* 4: 1-9.

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

Hillman, K., D.I. Walker, A.W.D. Larkum & A.J. McComb. 1989. Productivity and nutrient limitation, p. 635-687. *In* A.W.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, Holanda.

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.

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

Kirkman, H. & D.I. Walker. 1989. Regional studies- Western Australian seagrasses. Pp. 157-181. *In* A.W.D. Larkum, A.J. McComb, A.J. & S.A.

- Shepherd (eds.). *Biology of Seagrasses*. Elsevier, Amsterdam, Holanda.
- 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, University of Bremen, Germany.
- 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.
- Linton, D. & T. Fisher. 2004. CARICOMP. Caribbean coastal marine productivity program: 1993-2003. Caribbean Coastal Marine Productivity (CARICOMP) Program.
- Lizano, O.G. 2006. Algunas características de las mareas en las costas Pacífica y Caribe de Centroamérica. *Cienc. Tecnol.* 24: 51-64.
- Lot-Helgueras, A. 1977. General status of research on seagrass ecosystems in Mexico. *In* C.P. McRoy & C. Helfferich (eds.). *Seagrass Ecosystems-A Scientific Perspective*, Marine Science Vol. 4. Marcel Dekker, Nueva York, EEUU.
- Manly, B.F.J. 1986. *Multivariate Statistical Methods. A Primer*. Chapman and Hall. Nueva York, EEUU.
- 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 König. *Q. J. Fla. Acad. Sci.* 39: 6 (Abstr.).
- Moffler, M.D., M.J. Durako & W.F. Grey. 1981. Observations on the reproductive ecology of *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). *Aquat. Bot.* 10: 183-187.
- 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 (Supl. 2): 265-272.
- Pettitt, J.M., S.C. Ducker & R.B. Knox. 1981. Submarine pollination. *Sci. Amer.* 244: 134-143.
- Shepherd, S.A., A.J. McComb, D.A. Bulthuis, V. Neverauskas, D.A. Steffensen & R. West. 1989. Decline of seagrasses, p. 346-393. *In* A.W.D Larkum, A.J. McComb & S.A. Shepherd (eds.). *Biology of Seagrasses*, Elsevier, Amsterdam, Holanda.
- 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, Holanda.
- Thorhaug, A. & M.A. Roesler. 1977. Seagrass community dynamics in a subtropical estuarine lagoon. *Aquaculture* 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.
- 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. (Mimeografiado).
- Zieman, J.C. 1975. Seasonal variation of turtle grass, *Thalassia testudinum* König, with reference to temperature and salinity effects. *Aquat. Bot.* 1:107-123.
- 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.

