

Variabilidad de la morfología y anatomía de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en Cuba

Variability of the morphology and anatomy of *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) in Cuba

Claudia Cabrera Guerra^{1,2*}, Katherine Meirama-Ross², Ryan Betancourt Ávila¹, Julia Azanza Ricardo³ y Beatriz Martínez-Daranas¹

¹Centro de Investigaciones Marinas, Ecología Marina, Universidad de La Habana. Calle 16 No. 114 entre 1ra y 3ra, Miramar, Playa, La Habana, Cuba. CP 11300.

²Facultad de Biología, Departamento de Biología Vegetal, Universidad de La Habana. Calle 25 No. 455 entre J e I, Vedado, La Habana, Cuba. CP 10400.

³Instituto Superior de Tecnología y Ciencias Aplicadas. Facultad de Medio Ambiente, Universidad de La Habana. Avenida Salvador Allende 1110 e/ Infanta y Avenida Boyeros, Quinta de los Molinos, La Habana, Cuba. CP 10400. *Autor para correspondencia (email: ccgbio94@gmail.com).

RESUMEN

El desarrollo de los pastos marinos está determinado por varios factores que pueden estimular o retardar su crecimiento. Entre las estrategias de adaptación de las plantas ante variaciones ambientales están los cambios en la morfología y la anatomía vegetal. Para caracterizar poblaciones cubanas de *Thalassia testudinum*, se comparó su morfología y anatomía en áreas con diferentes condiciones ambientales: Lanzasillo-Pajonal-Fragoso, Rincón de Guanabo, Península de Guanahacabibes y Jardines de la Reina. Se recolectaron, de forma aleatoria, 20 vástagos para medir las dimensiones foliares y 15 vástagos para realizarles cortes transversales en la base del rizoma vertical para la posterior medición de los tejidos. Se comparó el área foliar, la longitud de las raíces y el grosor de las diferentes capas de tejido del rizoma entre las estaciones muestreadas. Los ejemplares de *T. testudinum* ubicados en las localidades con menor impacto antrópico tuvieron los mayores valores de área foliar, longitud de las raíces, proporción de aerénquima y diámetro del cilindro central. La materia orgánica originada por la eutrofización y la hidrodinámica generada por el oleaje puede impactar en la morfología y la anatomía de las angiospermas marinas. La detección de un crecimiento diferencial en las plantas de distintas localidades constituye el punto de inicio para identificar los impactos de las condiciones ambientales en los pastos marinos cubanos y áreas prioritarias para la conservación. Estos resultados contribuyen al manejo y conservación de este ecosistema de importancia ecológica y económica.

Palabras clave: archipiélago cubano, factores ambientales, morfo-anatomía, pastos marinos

ABSTRACT

The development of seagrass is determined by several factors that can stimulate or delay their growth. Changes in plant morphology and anatomy are adaptation strategies of plants, in the face of environmental variations. The morphology and anatomy of *Thalassia testudinum* were compared in areas with different environmental conditions to characterize Cuban populations: Lanzasillo-Pajonal-Fragoso, Rincón de Guanabo, Peninsula de Guanahacabibes and Jardines de la Reina. 20 shoots were randomly collected throughout the meadow to measure leaf dimensions and 15 shoots were to make cross-transverse sections at the base of the vertical rhizome for subsequent tissue measurement. Leaf area, root length, and thickness of the rhizome tissue sections were compared between the stations. The higher values obtained in the foliar area and the root length, the proportion of aerenchyma, and the diameter of the central cylinder, correspond to the angiosperms located in the localities with the lowest anthropic impact. The organic matter caused by eutrophication and the hydrodynamics generated by waves can impact the morphology and anatomy of marine angiosperms. Detection of differential growing among plants of different locations constitutes the departure point to identify the impact of environmental conditions in Cuban seagrass beds and conservation priority areas. These results contribute to the management and conservation of this ecological and economically important ecosystem.

Keywords: Cuban archipelago, environmental factors, morpo-anatomy, seagrass

Citación: Cabrera, C., Meirama-Ross, K., Betancourt, A., Azanza, J. & Martínez-Daranas, D. 2024. Variabilidad de la morfología y anatomía de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 45: 15-27.

Recibido: 27 de abril de 2022. **Aceptado:** 12 de mayo de 2022. **Publicado en línea:** 15 de marzo de 2024. **Editor encargado:** Ana Gabriela López-García.

INTRODUCCIÓN

El desarrollo y crecimiento de los pastos marinos está determinado por varios factores, entre los que se encuentran: la irradiación, la temperatura, la salinidad, el tipo de sustrato, la profundidad (relacionada con la luz), el grado de exposición al batimiento y al aire, la velocidad de los vientos y las mareas, así como los nutrientes en el medio (Martínez-Daranas & al. 2005, González-Ferrer & al. 2006, Reyes 2016, Aguilera 2017). La disponibilidad de nutrientes en el agua afecta la distribución, la morfología, el ciclo estacional y el crecimiento de las angiospermas marinas (Short 1987). En estas plantas, los nutrientes son necesarios para el metabolismo;

no obstante, un exceso de estos puede llegar a ser perjudicial (Albis-Salas 2010). La materia orgánica originada por la eutrofización puede impactar en el desarrollo de las angiospermas marinas e incluso desencadenar su desaparición en una zona geográfica, puesto que se estimula el crecimiento de las algas oportunistas y con ello se reduce la capacidad fotosintética de las angiospermas (Liceaga-Correa & al. 2010, Torres-Conde & Martínez-Daranas 2018). Sin embargo, si los nutrientes provienen de fuentes naturales como los manglares, pueden influir positivamente en el desarrollo de los pastizales (González-Ferrer & al. 2006).

Por otra parte, el efecto del oleaje y la velocidad de las corrientes influyen en la fijación, el establecimiento y el desarrollo de los pastos marinos (Van Tussenbroek 1994, Martínez-Daranas & al. 2005, Herrera-Silveira & al. 2019). Asimismo, el viento juega un rol importante, ya que, en dependencia de su intensidad, puede afectar la superficie del agua, remover los sedimentos del fondo, y con ello causar turbidez y disminuir la penetrabilidad de la luz (Soler-Figueroa 2006).

Las estrategias adaptativas de las plantas ante los cambios en las condiciones ambientales se evidencian a través de su plasticidad fenotípica (Hemminga & Duarte 2000, McDonald & al. 2016) y por la capacidad que tengan de mantener sus funciones esenciales (Campbell & al. 2012). Según Weraduwage & al. (2015), estas estrategias están marcadas por cambios en la morfología; por ejemplo, el crecimiento del área foliar favorece la interceptación de la luz y con ello la productividad de la planta.

Entre las angiospermas marinas, *Thalassia testudinum* K.D. Koenig constituye la de mayor distribución, biomasa e importancia ecológica en la plataforma cubana, puesto que es la principal formadora de pastos marinos en Cuba y el Caribe (Martínez-Daranas & Suárez 2018). Se ha comprobado que las hojas de esta especie poseen metabolitos con potencialidad de su uso como fuente de bioactivos marinos, por sus propiedades antiinflamatorias, antioxidantes, anticancerígenas, entre otras (de la Torre & al. 2012, Rodeiro & al. 2018). Por otro lado, la cosecha de las hojas para estos fines puede implicar afectaciones en la morfología, la anatomía y el metabolismo de la especie; lo cual puede incidir negativamente en su abundancia y con ello, provocar la pérdida de los bienes y servicios que presta el ecosistema de pastos marinos. Las angiospermas marinas constituyen la base de tramas tróficas y sirven de refugio para diversas especies, estabilizan los sedimentos, reducen la erosión, actúan como sumideros de carbono y como filtros naturales que mejoran la calidad del agua al absorber los nutrientes y sedimentar las partículas

suspendidas, y son reservorios de biodiversidad, entre otros servicios ecosistémicos (Martínez-Daranas & al. 2009, Cevantes & Quintero 2016, Nordlund & al. 2016, 2018). Además, los pastizales se consideran buenos bioindicadores para el monitoreo de la salud del ecosistema, ya que poseen una alta plasticidad que les permite sobrevivir en una amplia variedad de ambientes, sobretodo y frente a diversos factores que los afectan (Nordlund & al. 2018).

Por los motivos anteriormente expuestos, es importante caracterizar la especie para conocer su respuesta ante diversos factores estresantes, con fines de lograr conservar su integridad, y, con ello, la del ecosistema. Es por esta razón que el objetivo de este trabajo es caracterizar las poblaciones cubanas de *Thalassia testudinum*, a partir de su morfología y anatomía, en áreas con diferentes condiciones ambientales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El muestreo se realizó en el periodo de sequía, entre los meses de octubre de 2021 y abril de 2022, en cuatro localidades del archipiélago cubano (Figura 1). Para la selección se tuvo en cuenta que estuvieran en áreas con diferentes características ecológicas (hidrodinámica, contenido de nutrientes, transparencia y nivel de antropización e impacto antrópico), para tener una representatividad de las condiciones en las que *Thalassia testudinum* puede desarrollarse. Entre todas las localidades, se evaluó un total de 13 estaciones (Tabla I), en las que se analizaron las praderas que estuvieron entre 1-2,5 m de profundidad. Además, se escogieron localidades que estuvieran ubicadas en áreas protegidas (dos en la plataforma norte y dos en la sur).

Localidad 1: El Refugio de Fauna (RF) Lanzasillo-Pajonal-Fragoso se encuentra en la plataforma nororiental de Cuba, en el tramo del archipiélago Sabana-Camagüey, correspondiente a la provincia Villa Clara. El área está constituida por las bahías de Nazábal y de Juan Francisco. Para el estudio,

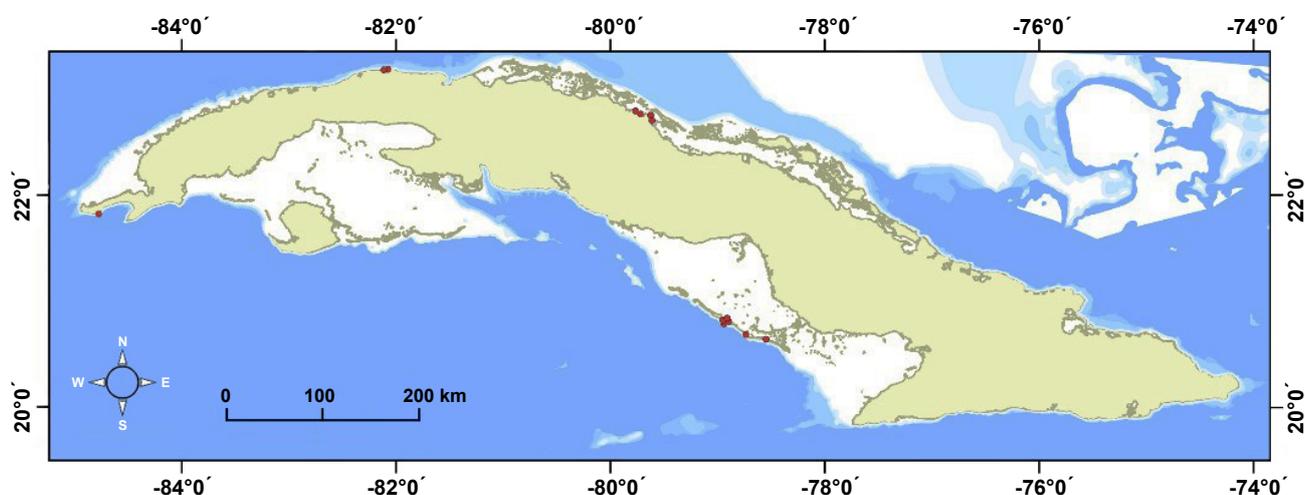


Fig. 1. Estaciones de muestreo de *Thalassia testudinum* en las cuatro localidades del archipiélago de Cuba.

Fig. 1. Sampling stations of *Thalassia testudinum* in the four localities of the Cuban archipelago.

TABLA I
Estaciones de muestreos de *Thalassia testudinum* en cuatro localidades del archipiélago cubano
TABLE I
Sampling stations of *Thalassia testudinum* in four localities of the Cuban archipelago

Localidad	Estaciones	Coordenadas (lat. N, long. O)	
Lanzanillo-Pajonal-Fragoso	Juan Francisco	22°43'48.25"	-79°38'16.53"
	Punta Cubereta	22°43'56.75"	-79°38'19.18"
	Jácate	22°45'44.60"	-79°43'17.22"
	Canal de Córdoba	22°46'21.43"	-79°44'48.76"
Rincón de Guanabo	RG1	23°10'27.50"	-82°06'00.6"
	RG2	23°10'21.77"	-82°05'49.15"
Península de Guanahacabibes	Holandés	21°49'20.68"	-84°46'47.19"
Jardines de la Reina	Estero de Guasas este	20°49'43.39"	-78°56'05.53"
	NW Laguna de Anclitas	20°49'26.00"	-78°56'05.57"
	Boca de Anclitas	20°49'27.84"	-78°56'03.30"
	Laguna de Anclitas	20°47'38.80"	-78°56'25.70"
	Cachiboca	20°34'42.60"	-78°44'42.30"
	Juan Grin	20°38'28.89"	-78°32'57.55"

en dichas bahías, se seleccionaron dos estaciones en bahía de Nazábal (Canal de Córdoba y Jácate) y dos en bahía de Juan Francisco (punto Juan Francisco y Punta Cubereta). Esta localidad se caracteriza por tener poca hidrodinámica y un manglar asociado, que está en proceso de deterioro, donde se evidencia un retroceso de la franja de mangle. También presentan parches aislados de *Thalassia testudinum*, excepto en Juan Francisco, que predomina una pradera de *Syringodium filiforme* Kütz. Aunado a ello, poseen un sustrato fango-arenoso, poca transparencia del agua y materia orgánica en suspensión (Figura 2A). Estas estaciones tienen influencia de diversas fuentes de contaminación e incluso se ha detectado presencia de metales pesados (Espinosa 2020).

Localidad 2: El Rincón de Guanabo está categorizado como Paisaje Natural Protegido (PNP) y se encuentra localizado en la ensenada Sibarimar, al noroeste de La Habana. El muestreo se realizó en la laguna arrecifal parcialmente protegida del oleaje por una extensa cresta arrecifal. Se localizaron dos estaciones: RG1 ubicada 3 m a la derecha de la salida de la laguna (sitio menos antropizado y con sustrato arenoso) y RG2 en la proximidad a una pequeña comunidad, donde la población vierte residuales al medio. A esta área protegida, se suma un incremento en la carga de contaminantes a través del drenaje pluvial del poblado de Guanabo (Martín-Páramo & al. 2006). El área se caracteriza por presentar fondo arenoso-rocoso, aguas transparentes y praderas mono-específicas de *Thalassia testudinum* o mixtas de *T. testudinum* y *Syringodium filiforme* (Figura 2B). Además, se desarrolla un manglar en las cercanías que está en un proceso de deterioro (Denis-Ávila & al. 2020). Esta zona forma parte de una de las playas conocidas como Playas del Este, lo cual la convierte en uno de los polos

atractivos de recreación (Cortés-Macias & al. 2010). Además, constituye el sustento, a través de la pesca, de los residentes locales de "La Veneciana" (op.cit.).

Localidad 3: La playa El Holandés se encuentra en el Parque Nacional (PN) Guanahacabibes, al suroccidente de Cuba. Se caracteriza por un sustrato arenoso y una pradera mixta de *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme* (Figura 2C). La Península de Guanahacabibes posee corrientes de marea de intensidad moderada (Álamo 2018). La zona donde se ubica El Holandés no posee una barrera protectora con cayos, pero presenta una cresta arrecifal que le da cierta protección a los pastizales de esta área. No tiene un manglar asociado, sin embargo, los nutrientes provienen del intercambio con el océano. Al ser un área protegida, el acceso está estrictamente controlado y no hay comunidades cercanas.

Localidad 4: El archipiélago Jardines de la Reina está categorizado como PN y se extiende desde la provincia de Sancti Spiritus hasta Manzanillo (Granma), aunque la mayoría de los cayos se concentran entre las provincias Ciego de Ávila y Camagüey. El área estudiada se caracteriza por un agua transparente y sustrato fango-arenoso (Figura 2D). Sus pastizales tienen poco contacto con el océano abierto y posee el sistema de mangles más desarrollado y productivo de todo el Caribe (Pina-Amargós & al. 2006, Álamo 2018). Esta reserva marina se encuentra alejada y separada por el mar de la isla principal de Cuba, por lo que presenta poca influencia antropogénica, las actividades humanas son limitadas y hay un menor impacto sobre la calidad del agua y las comunidades de peces (Martín-Blanco & al. 2011). Para el estudio en esta localidad, se ubicaron seis estaciones en lagunas interiores,

pasas y canales entre los cayos: Estero de las Guasas este, NW Laguna de Anclitas, Boca de Anclitas, Laguna de Anclitas, Cachiboca y Juan Grin. De estas, las dos últimas se ubican en las zonas menos transitadas por los lancheros, ya que las otras estaciones quedan en la zona cercana al centro de buceo, donde se anclan los barcos con los turistas.

Especie en estudio

Thalassia testudinum es una angiosperma marina de la familia *Hydrocharitaceae*, y es el principal componente de los pastos marinos de Cuba y del Gran Caribe. Es una planta clonal, cuyo módulo principal o *ramet* se repite vegetativamente para colonizar amplias áreas en fondos de arenosos a fangosos.

Cada *ramet* consiste en una porción de rizoma horizontal que porta un vástago, constituido por un tallo o rizoma vertical que porta un haz de hojas verdes acintadas, con un largo entre 10 y 80 cm y un ancho entre 0,5 y 2 cm. La vaina de la base es semitransparente y el ápice de la hoja madura es redondeado, con un borde aserrado. Los rizomas son gruesos, lignificados, con múltiples escamas, y terminan en un ápice agudo. Las raíces son gruesas, de color blanco a gris, pilosas y sin ramificaciones (Van Tussenbroek & al. 2010).

Diseño y descripción del muestreo

En cada estación se recolectaron, de forma aleatoria, 20 vástagos para evaluar las variaciones morfológicas. Para el

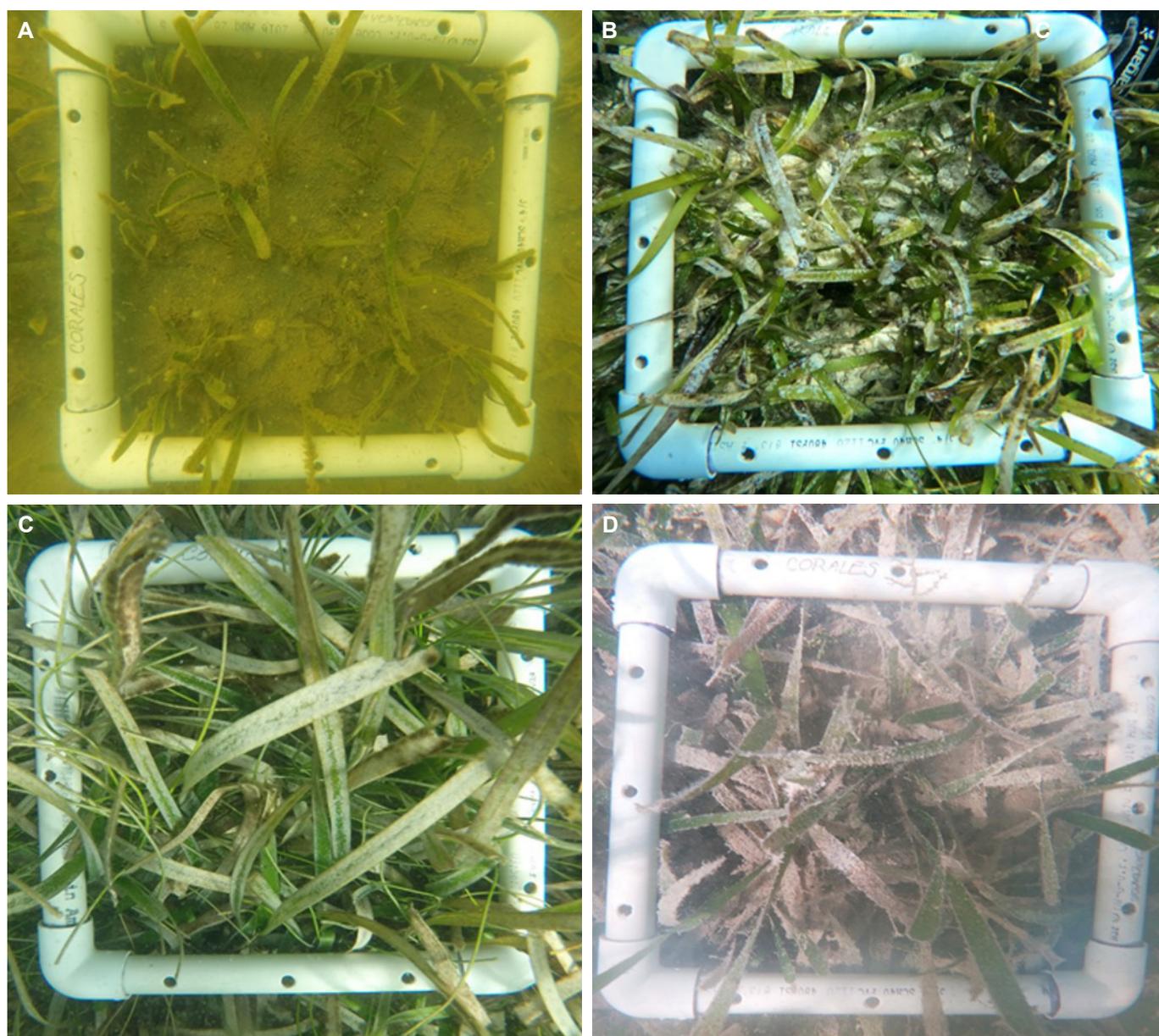


Fig. 2. Características generales, evidenciadas en marcos de 25x25 cm, de las cuatro áreas protegidas seleccionadas en el estudio en el archipiélago cubano. **A.** Lanzanillo- Pajonal-Fragoso. **B.** Rincón de Guanabo. **C.** Península de Guanahacabibes. **D.** Jardines de la Reina.

Fig. 2. General characteristics, evidenced in 25x25 cm squares, of the four protected areas selected in this studio in the Cuban archipelago. **A.** Lanzanillo-Pajonal-Fragoso. **B.** Rincón de Guanabo. **C.** Península de Guanahacabibes. **D.** Jardines de la Reina.

estudio de las dimensiones foliares, se siguió la metodología propuesta por CARICOMP (2001). Los datos se tomaron en centímetros, con una regla de 1 mm de precisión. La longitud total de la hoja se midió desde la base hasta el ápice foliar; las mediciones del ancho de la hoja se hicieron a 1-2 cm de la base o en el caso de tener menos de 2 cm de largo, se midió en el medio. A partir de estas dimensiones foliares, se calculó el área foliar. Asimismo, en cada estación se tomaron 15 vástagos, a los cuales se le midieron las tres raíces de mayor longitud para caracterizar el sistema radical de las plantas.

Para caracterizar anatómicamente las plantas de *Thalassia testudinum*, se recolectaron 15 vástagos en cada estación. Se realizaron secciones transversales manualmente, con una cuchilla en la base de cada rizoma vertical, las cuales se dividieron en cuatro regiones: epidermis-córtex externo (EC), aerénquima (A), córtex interno (CI) y estela (E) (Figura 3). Se utilizó un microscopio con micrómetro de ocular y se midió el grosor (mm) de cada una de ellas con el objetivo de 40×.

Análisis de los datos

Los datos no cumplieron las premisas de la parametricidad. Por ello se utilizó el análisis de varianza por rangos de Kruskal-Wallis, seguida por la prueba de comparaciones múltiples correspondiente (Siegel & Castellan 1988), para determinar las diferencias del área foliar, longitud de las raíces y grosor de las capas de tejidos entre las estaciones de muestreo. Se empleó el programa Statistica 7.0 (Statsoft, Inc., 1984-2007)

Para explorar las diferencias entre las estaciones y definir cuáles fueron las variables que más contribuyeron a la variación, se realizó un análisis de componentes principales (ACP). Como los datos no siguieron una distribución normal, se utilizó la mediana para cada variable por estación, se normalizaron las variables, y el análisis se basó en correlaciones. Se realizó un análisis de correlación por rangos previo para detectar variables redundantes. Estos análisis se realizaron con el programa *Primer 6* (Clarke & Gorley 2006).

RESULTADOS

El largo de las hojas varió entre 0,8 y 4,5 cm y el ancho entre 0,1 y 1,9 cm. Ambas variables tuvieron una correlación positiva significativa con el área foliar con el área foliar ($r_s > 0,91$; $p < 0,05$), por lo que se utilizó el área foliar para los análisis posteriores.

Existieron diferencias entre las estaciones para todas las variables analizadas (Tabla II). Los mayores valores del área foliar correspondieron a las estaciones ubicadas al sur del archipiélago cubano, que duplicaron el valor medio observado en las estaciones de Lanzasillo-Pajonal-Fragoso. En las estaciones de Jardines de la Reina y El Holandés se obtuvieron las mayores medianas, que oscilaron entre 18 y 31,3 cm². En cambio, en las estaciones ubicadas al norte de Cuba se obtuvieron las medianas menores de 2 a 6,7 cm² (Tabla II). Los mayores valores de longitud de las raíces correspondieron a las estaciones de Jardines de la Reina y a RG1, cuyos valores medios oscilaron entre 5,8 cm y 9,3 cm (Tabla II).

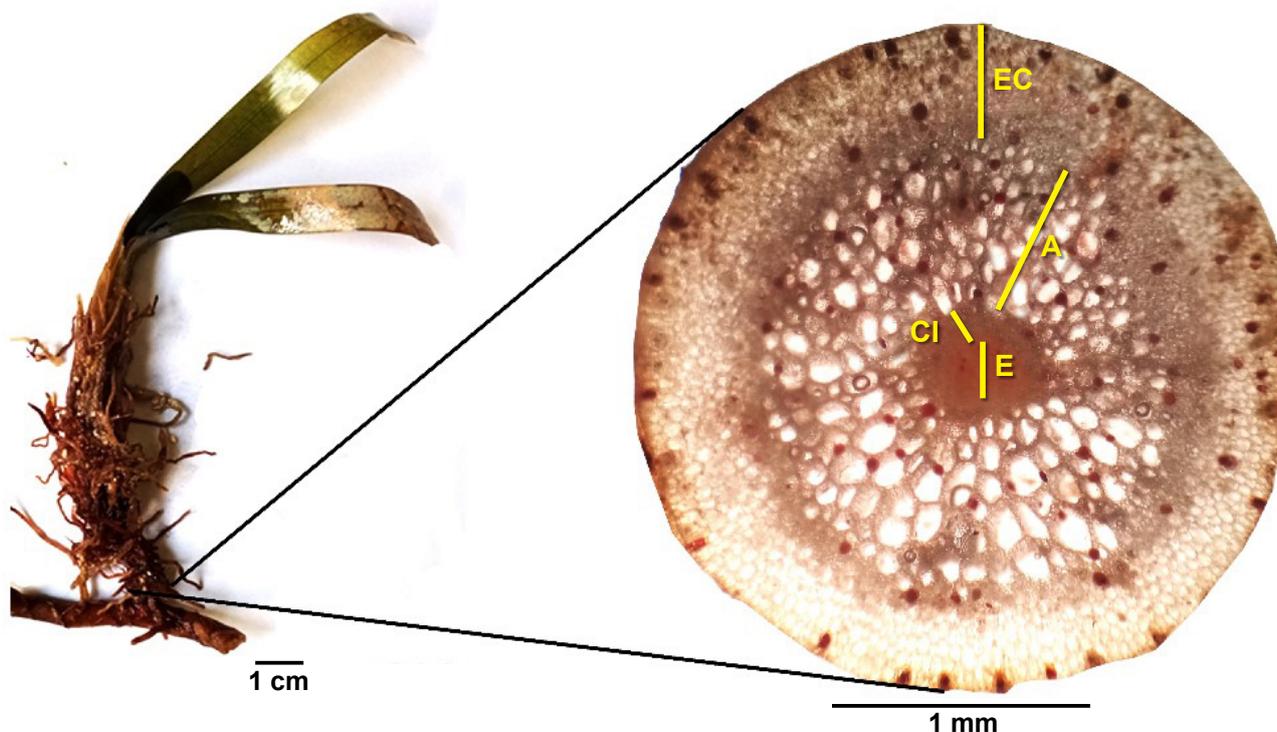


Fig. 3. Microfotografía de un corte histológico transversal en un rizoma vertical de *Thalassia testudinum*. EC: Epidermis-córtex externo; A: Aerénquima; CI: Córtex interno; E: Estela.

Fig. 3. Microphotography of a transverse histological section in a vertical rhizome of *Thalassia testudinum*. EC: Epidermis-external cortex; A: Aerenchyma; CI: Internal cortex; EV: stele.

TABLA II

Resultados del análisis de varianza no paramétrico en las variables de *Thalassia testudinum* entre estaciones. Se presenta la mediana y los cuartiles por estación, así como el resultado del análisis *a posteriori*

AF: área foliar; LR: longitud de las raíces; EC: epidermis-córtex externo; A: aerénquima; CI: córtex interno; E: estela. Estaciones: JF: Juan Francisco; PC: Punta Cubereta; JA: Jácate; CC: Canal de Córdoba; RG1: Rincón de Guanabo 1; RG2: Rincón de Guanabo 2; Hol: Holandés; EGE: Estero de Guasas del este; NWLA: Noroeste de Laguna de Anclitas; BAn: Boca de Anclitas; LAn: Laguna de Anclitas; CA: Cachiboca; JG: Juan Grin. Letras diferentes indican diferencias significativas; H: estadígrafo de Kruskal-Wallis; ** $p < 0,01$.

TABLE II

Results of non-parametric analysis in variables of *Thalassia testudinum* among stations. The median and the quartiles by site, and the results of post-hoc analysis, are presented

AF: foliar area; LR: roots length; EC: epidermis-external cortex; A: aerenchyma; CI: internal cortex; E: stele. Stations: JF: Juan Francisco; PC: Punta Cubereta; JA: Jácate; CC: Canal de Córdoba; RG1: Rincón de Guanabo 1; RG2: Rincón de Guanabo 2; Hol: Holandés; EGE: Estero de Guasas del este; NWLA: Noroeste de Laguna de Anclitas; BAn: Boca de Anclitas; LAn: Laguna de Anclitas; CA: Cachiboca; JG: Juan Grin. Different letters indicate significant differences; H: Kruskal-Wallis statistic; ** $p < 0.01$.

Estación	AF (cm ²)	LR (cm)	EC (mm)	A (mm)	CI (mm)	E (mm)
JF	6,7 ^f	4,9 ^{ef}	0,9 ^{abc}	0,8 ^{de}	0,3 ^{bc}	0,5 ^{de}
PC	4,8 ^{fg}	6,1 ^f	0,9 ^{abc}	0,8 ^{de}	0,2 ^{bc}	0,4 ^f
JA	4,3 ^g	4,6 ^{ef}	0,8 ^{bc}	0,8 ^e	0,2 ^d	0,4 ^{def}
CC	2,7 ^g	4,6 ^{ef}	0,9 ^{bc}	0,8 ^{de}	0,2 ^{cd}	0,5 ^{cde}
RG1	11,2 ^e	5,8 ^{bcd}	0,8 ^c	0,9 ^{cd}	0,2 ^{bcd}	0,4 ^f
RG2	10,3 ^e	5,9 ^{def}	0,9 ^{ab}	0,7 ^e	0,2 ^{bcd}	0,5 ^{cde}
Hol	15,5 ^d	4,5 ^{ef}	0,9 ^a	1,1 ^a	0,3 ^{bc}	0,6 ^{ab}
EGE	25,9 ^b	8,3 ^{abc}	0,8 ^{bc}	1,0 ^{bc}	0,3 ^{bc}	0,5 ^{bc}
NWLA	17,6 ^d	6,0 ^{cde}	0,9 ^{ab}	1,1 ^{ab}	0,3 ^{bc}	0,5 ^a
BAn	22,0 ^d	9,0 ^{cde}	0,8 ^{bc}	1,1 ^{ab}	0,3 ^b	0,5 ^{cde}
LAn	15,6 ^{bc}	9,3 ^{ab}	0,9 ^c	1,1 ^a	0,2 ^b	0,6 ^{de}
CA	22,2 ^c	5,9 ^{de}	0,8 ^{bc}	1,1 ^{ab}	0,3 ^b	0,5 ^{de}
JG	31,3 ^a	7,0 ^a	0,9 ^{ab}	1,1 ^a	0,4 ^a	0,7 ^a
Cuartiles	5,4 - 20,63	4,0 - 8,85	0,75 - 0,93	0,75 - 1,14	0,18 - 0,33	0,39 - 0,61
H	644,68 ^{**}	131,90 ^{**}	71,59 ^{**}	211,47 ^{**}	104,09 ^{**}	169,11 ^{**}

En cuanto a las capas de los rizomas, el grosor de la capa EC mostró diferencias solo en El Holandés, que presentó los valores más altos. El grosor de la capa A tuvo los valores mayores de la mediana en las estaciones ubicadas al sur del archipiélago cubano. El grosor de la capa CI central mostró diferencias entre las estaciones de muestreo, aunque no se reconoció un patrón geográfico definido entre localidades. El mayor valor de CI se encontró en Juan Grin, y los menores se registraron en varias estaciones ubicadas en diferentes zonas al norte de Lanzanillo-Pajonal-Fragoso y en una de Jardines de la Reina. El grosor de la capa E fue más alto en el grupo integrado por El Holandés y las estaciones de Jardines de la Reina, que las estaciones de Lanzanillo-Pajonal-Fragoso y el Rincón de Guanabo. El Holandés presentó la mayor dispersión de los datos, mientras que en RG1 y Punta Cubereta se registraron los valores menores (Tabla II).

En el ACP, los dos primeros componentes explican un 79,1 % de la varianza. Las variables que contribuyeron más a la variación fueron el área foliar, en el primer componente y

grosor de la capa EC en el segundo (Tabla III). Mediante la proyección de las estaciones en el plano formado por los dos primeros componentes, se aprecia que estas tienden a ordenarse en dos grupos (Figura 4), uno integrado por las localidades Jardines de la Reina y Guanahacabibes, hacia la izquierda del gráfico, donde el área foliar y las variables anatómicas, con excepción del grosor de la capa EC, tienden a aumentar sus valores. El otro grupo, integrado por Lanzanillo-Pajonal-Fragoso y Rincón de Guanabo, tuvo los menores valores de dichas variables (Figura 4). Las estaciones con mayores valores de grosor de la capa EC fueron El Holandés y Juan Grin; mientras que Boca de Anclitas, Estero de Guasas del este y RG, presentaron los valores más bajos (Figura 4).

DISCUSIÓN

Se detectaron diferencias en las variables morfoanatómicas evaluadas en las poblaciones de *Thalassia testudinum* de la plataforma cubana. El área foliar osciló entre los 2 cm² y los 31,3 cm². Estos valores ampliaron el intervalo obtenido por Martínez-Daranas (1996) de 13,76 cm² a 28,97 cm² y por

TABLA III
Coordenadas de las variables morfológicas y anatómicas de *Thalassia testudinum* resultantes del análisis de componentes principales

Se destacan en negritas las variables que presentaron mayor influencia en cada componente. AF: área foliar; LR: longitud de las raíces; EC: epidermis-córtex externo; A: aerénquima; CI: córtex interno; E: estela.

TABLE III
Coordinates of morphologic and anatomic variables of *Thalassia testudinum* resulting from the principal component analysis

Variables that presented higher influence in each component, are bold highlighted. AF: foliar area; LR: roots length; EC: epidermis-external cortex; A: aerenchyma; CI: internal cortex; E: stele.

Variable	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5
AF	-0,522	-0,152	-0,095	0,257	0,088
LR	-0,329	-0,351	0,760	0,278	-0,214
EC	0,022	0,783	0,347	-0,026	-0,441
A	-0,481	-0,105	-0,019	-0,845	-0,201
CI	-0,453	0,151	-0,525	0,375	-0,436
E	-0,428	0,455	0,127	0,026	0,722

Gómez-González & al. (2021) de 5,17 cm² a 10,62 cm². Cabe destacar que, aunque los periodos de muestreos de esas investigaciones no coincidieron con los de este trabajo, los valores promedio obtenidos fueron muy similares. Además, ambos estudios se realizaron en unas pocas estaciones al norte de La Habana, mientras que el presente trabajo abarcó áreas geográficas mayores de Cuba. Sierra-Rozo & al. (2012) obtuvieron valores de área foliar de entre 20 y 36 cm² en dos praderas de Colombia. Por su parte, Loria-Naranjo & al. (2018), obtuvieron variaciones temporales del área foliar de *T. testudinum* entre 0,18 y 6,90 cm², en Costa Rica.

Las diferencias en los valores del área foliar pudieron estar relacionados con la ubicación geográfica de las diferentes estaciones (Figura 1), puesto que se han observado diferencias en la circulación de las corrientes y en las características biológicas y térmicas, entre las diferentes regiones del Golfo de México y el Caribe (Uribe-Martínez & al. 2019). El archipiélago Jardines de la Reina, donde se encontraron los valores más altos del área foliar, se ubica en la plataforma continental sur, donde las aguas marinas presentan altas concentraciones de clorofila *a* en las aguas, lo que indica mayores niveles de nutrientes, con pocas variaciones temporales. Por otro lado, la Península de Guanahacabibes se encuentra más asociada al Atlántico, donde existen bajos niveles de clorofila *a* y las corrientes superficiales son de

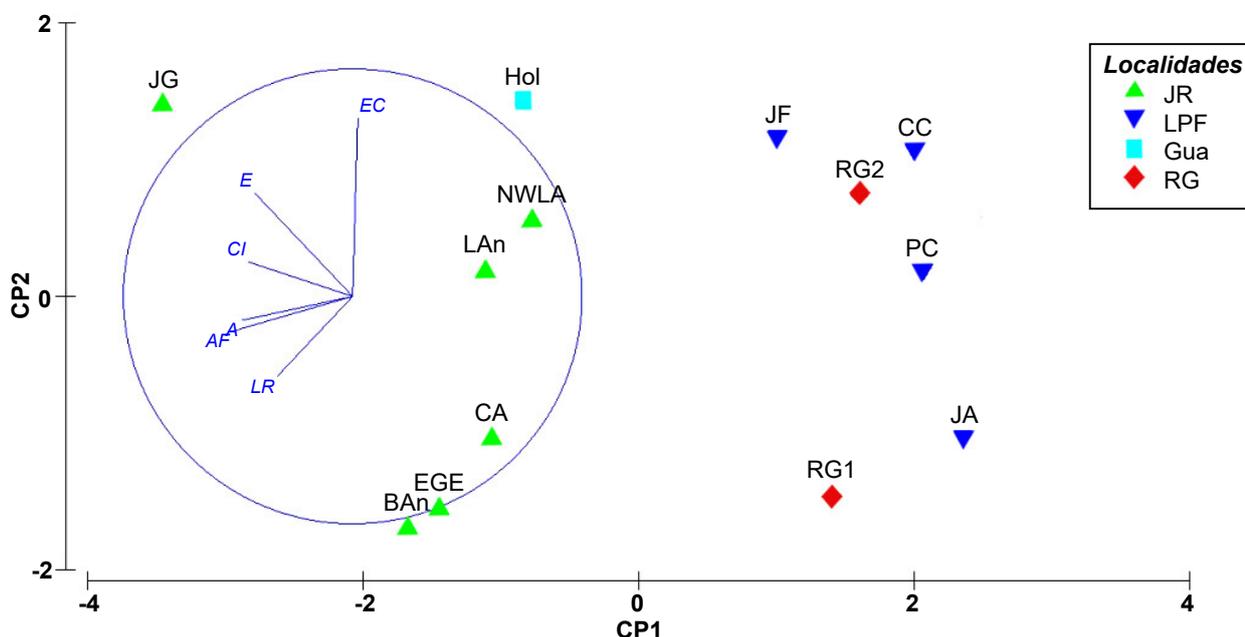


Fig. 4. Proyección de las variables de *Thalassia testudinum* y las estaciones sobre el plano factorial como resultado del análisis de componentes principales. Variables: AF: área foliar; LR: longitud de las raíces; EC: epidermis-córtex externo; A: aerénquima; CI: córtex interno; E: estela. Estaciones: JF: Juan Francisco; PC: Punta Cubereta; JA: Jácate; CC: Canal de Córdoba; RG1: Rincón de Guanabo 1; RG2: Rincón de Guanabo 2; Hol: Holandés; EGE: Estero de Guasas del este; NWLA: Noroeste de Laguna de Anclitas; BAn: Boca de Anclitas; LAn: Laguna de Anclitas; CA: Cachiboca; JG: Juan Grin.

Fig. 4. Projection of the variables of *Thalassia testudinum* and stations on the factorial plane as a result of the principal component analysis. Variables: AF: foliar area; LR: roots length; EC: epidermis-external cortex; A: aerenchyma; CI: internal cortex; E: stele. Stations: JF: Juan Francisco; PC: Punta Cubereta; JA: Jácate; CC: Canal de Córdoba; RG1: Rincón de Guanabo 1; RG2: Rincón de Guanabo 2; Hol: Holandés; EGE: Estero de Guasas del este; NWLA: Noroeste de Laguna de Anclitas; BAn: Boca de Anclitas; LAn: Laguna de Anclitas; CA: Cachiboca; JG: Juan Grin.

poca intensidad, mientras que norte de la provincia La Habana pertenece a la Corriente Lazo Norte, donde predomina un flujo intenso superficial hacia el sureste y una topografía dinámica del mar (Uribe-Martínez & al. 2019). Tales diferencias pueden explicar en parte las diferencias en el crecimiento y productividad de las angiospermas marinas entre las zonas estudiadas.

Se percibió que, de las localidades muestreadas, Rincón de Guanabo es la más susceptible de ser afectada por factores ambientales como el oleaje y la velocidad de las corrientes. El efecto de los fuertes vientos y el oleaje juega un papel importante en el área foliar y la densidad de hojas, ya que puede ocasionar rotura y desprendimiento de las mismas (Martínez-Daranas & al. 2005). Es posible que, por tales razones, se obtuvieron bajos valores de área foliar en esas estaciones.

Las estaciones de Lanzanillo-Pajonal-Fragoso presentaron los valores más desfavorables en la mayoría de las variables morfoanatómicas evaluadas. Se percibió que en esta localidad el agua tiene una gran turbidez. La transparencia del agua depende en gran medida de las partículas en suspensión, pues estas absorben y/o dispersan la luz durante la propagación en el agua (Cussioli & al. 2019). Estas partículas pueden tener naturaleza inorgánica, como es el caso de los sedimentos procedentes de la erosión, o pueden ser de naturaleza orgánica cuando proviene de algas, del plancton (Ceccaroni 2022) o de asentamientos humanos (García-Lozano 2016). Además, en esta localidad predomina el sustrato fangoso que puede acrecentar la turbidez en la columna de agua, pues se genera con mayor facilidad un aumento de partículas por las corrientes de marea y el viento (Betanzos & al. 2013, Zabarte-Maeztu & al. 2020).

En esta zona también existe un flujo superficial con un régimen de circulación débil y un intercambio limitado con el océano, lo que incide negativamente en la dilución de nutrientes y contaminantes, y, con ello, en la transparencia de las aguas (Fernández-Vila & Chirino 1993). Inclusive, se han detectado niveles relativamente altos de metales pesados (Espinosa 2020). Montalvo & al. (2007) encontraron que entre las zonas con mayor afectación de la calidad del agua y del sedimento en el archipiélago Sabana-Camagüey se encuentra el puerto de Sagua la Grande. Por otra parte, en algunos sectores de la bahía de San Juan de los Remedios la calidad del agua es entre dudosa y mala. La mala calidad del agua y la baja transparencia pueden limitar la capacidad fotosintética de las plantas. Se ha observado que *Thalassia testudinum* aumenta el largo de las hojas para una mejor captación de la luz, pero tiende a reducir la biomasa foliar y la densidad de vástagos, probablemente para compensar la falta de dióxigeno ante bajos niveles de luz (Martínez Daranas 2007, Cabaço & al. 2009).

Al comparar las localidades, según el grado de antropización, el PN Jardines de la Reina y el PN Guanahacabibes, donde la mayoría de las variables estudiadas alcanzaron

valores más altos, tienen medidas de manejo rigurosas y restricciones en los permisos para acceder a las áreas, por lo que es escaso el personal que interactúa con los pastos marinos. Las estaciones de Jardines de la Reina, al encontrarse alejadas de la costa, tienen poco impacto antrópico. No obstante, cabe destacar que se utiliza el buceo contemplativo y la pesca deportiva, con la captura y liberación de los ejemplares (Pina-Amargós & al. 2006). Mientras que en Guanahacabibes, según Cobián & al. (2011), no se evidencian fuentes terrígenas de contaminación (aguas fluviales, sedimentos ni contaminantes). En estas áreas menos antropizadas, la transparencia tiende a ser mayor y, en consecuencia, es de esperar un mejor desarrollo de los pastos marinos, con valores mayores de crecimiento foliar y radical.

En las zonas más antropizadas, se observaron menores valores de las variables analizadas, como el caso del RF Lanzanillo-Pajonal-Fragoso, donde hay evidencias de perturbaciones por la presencia del río Sagua la Chica, canales de escurrimiento de agua con materia orgánica de los potreros y aporte de sistemas albañales de casas y centros de trabajo. Por otro lado, tanto el PNP Rincón de Guanabo como el RF Lanzanillo-Pajonal-Fragoso, son sitios de fácil acceso a bañistas y pescadores (Estrada & al. 2004) y cerca del área desemboca el río Guanabo, que acarrea aguas residuales (Gómez-González & al. 2021).

La longitud de las raíces de *Thalassia testudinum* en la plataforma cubana se midió por primera vez en este trabajo, aunque tampoco se ha encontrado hasta el momento otras investigaciones fuera de Cuba donde se midieran, por lo cual no se pudieron comparar los valores obtenidos. No obstante, Purnama & al. (2015) midieron la longitud de las raíces de *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Asch. y obtuvieron una variabilidad entre 2,18 y 9,44 cm. El valor medio de la longitud de las raíces en el presente estudio se encontró dentro de ese intervalo.

Los mayores valores en la longitud de las raíces se obtuvieron en las plantas ubicadas en Estero Guasas del Este, Laguna de Anclitas y Juan Grin. Paynter & al. (2001) encontraron que el tamaño de las partículas del sustrato es un factor que influye en el crecimiento de las angiospermas marinas y específicamente en el crecimiento de las raíces. Los investigadores plantean que mientras mayor es el tamaño del grano, se favorece el crecimiento libre de las raíces y los rizomas. Por tanto, se esperaría una mayor longitud de las raíces en las estaciones con los fondos arenosos (RG1, RG2, El Holandés, Laguna de Anclitas, Cachiboca y Juan Grin) o areno-fangoso (Estero de las Guasas este, NW Laguna de Anclitas, Boca de Anclitas). Rahman & al. (2018) plantean que los sustratos finos facilitan los procesos de fijación de carbono y la capacidad de procesamiento del material orgánico por los microorganismos a diferencia de los sustratos arenosos. Por tales razones, las plantas en dichas estaciones pueden tener un mayor crecimiento de las raíces para facilitar la búsqueda de nutrientes.

Por otra parte, los menores valores en la longitud de las raíces se hallaron en las estaciones de Lanzanillo-Pajonal-Fragoso, junto con El Holandés y RG2. Según Martínez-Daranas & *al.* (2009), el crecimiento de la planta se encuentra limitado por cualquier factor que reduzca la fotosíntesis y por tanto va a tener un efecto negativo en la biomasa no fotosintética (raíz y rizomas). Si se tiene en cuenta que en las estaciones de Lanzanillo-Pajonal-Fragoso y Rincón de Guanabo incide la turbidez y la intensidad de los vientos, cabría esperar que se afecte la capacidad fotosintética y con ello el crecimiento de las raíces. En el caso de El Holandés, los bajos valores pueden deberse a otros factores y no específicamente a una afectación del proceso fotosintético, pues comparado con las estaciones de Lanzanillo-Pajonal-Fragoso, su área foliar fue mayor. La disponibilidad de nutrientes en el medio, como carbono y nitrógeno, puede tener un efecto inverso en la asignación de biomasa a los tejidos (por encima o por debajo del sedimento), que causaría respuestas contrarias según el órgano (Lee & Dunton 2000). Una baja disponibilidad de nutrientes puede ocasionar un aumento de la biomasa de las hojas y una disminución en la biomasa de las raíces, y viceversa (Lee & Dunton 2000).

Si se analizan las estaciones del Rincón de Guanabo, la longitud de la raíz fue menor en RG2 con respecto a RG1. El sustrato de RG2 se caracterizó por presentar muchas rocas, lo cual pudiera constituir un obstáculo para el crecimiento radical. Además, se observó que RG1 es una estación menos antropizada, mientras que RG2 está próximo a casas donde la población vierte residuales al medio, incluidos hidrocarburos del petróleo (Martín-Páramo & *al.* 2006). La descarga de compuestos por consecuencia de la actividad humana y las grandes cantidades de desechos que esta genera puede desencadenar la desaparición de las angiospermas marinas. Estas acciones estimulan el crecimiento explosivo del fitoplancton, algas epífitas y macroalgas oportunistas (Albis-Salas 2010, Srichandan & *al.* 2016, Torres Conde & Martínez-Daranas 2018), lo que afecta el crecimiento de la planta y limita el crecimiento foliar y radical.

Los resultados obtenidos de los cortes histológicos al rizoma vertical de *Thalassia testudinum* en la plataforma cubana fueron novedosos, puesto que no se han realizado estos estudios con anterioridad en el país, ni se ha encontrado en la literatura internacional sobre la especie objeto de estudio. Sin embargo, cabe destacar que se han realizado cortes en el rizoma de *T. hemprichii* mediante un micrótopo (Hikmat & *al.* 2017), aunque esta metodología es diferente a la del presente estudio.

Con respecto a las mediciones anatómicas en los rizomas de *Thalassia testudinum*, los mayores valores en el grosor de la epidermis-córtex externo se obtuvieron en El Holandés, y coincidieron con valores de área foliar intermedios, raíces cortas y una alta densidad de vástagos por cm². La capa EC contiene el tejido del parénquima cortical, y el incremento en su grosor está relacionado con el aumento en número y/o volumen de las células parenquimatosas, donde se almacena

almidón, el cual se obtiene de la acumulación de productos sintetizados en la fotosíntesis (Kuo & *al.* 2018). De acuerdo con Carlson & *al.* (2003), estas angiospermas poseen variaciones constantes y cuantitativas en las concentraciones de carbohidratos (azúcar, almidón y carbohidratos no estructurales totales) en el rizoma. Las reservas de carbohidratos son utilizadas para el crecimiento y el mantenimiento de las plantas ante condiciones de estrés, como eventos de sombreado, poca iluminación o pérdida de biomasa por herbivoría (Campbell & *al.* 2012). Por el contrario, en las estaciones de Lanzanillo-Pajonal-Fragoso no se obtuvo una gran diferencia con respecto al resto de las áreas en cuanto al grosor del parénquima. En condiciones de sombreado o turbidez del medio marino, como ocurre en esta zona, la capacidad de almacenar reservas de carbohidratos en los rizomas permite a las angiospermas marinas sobrevivir a periodos donde hay menor transparencia en el agua (Martínez-Daranas & *al.* 2009). Por tanto, en Lanzanillo-Pajonal-Fragoso los carbohidratos obtenidos de la fotosíntesis posiblemente sean almacenados como respuesta adaptativa para ser utilizados posteriormente en procesos metabólicos o ante condiciones de estrés. En el caso de las estaciones de Jardines de la Reina, los valores obtenidos en el grosor de la capa EC pueden estar relacionados con los mayores valores en las dimensiones foliares y de la longitud radical. Al tener mayor área fotosintética y para absorber nutrientes, se favorece la síntesis de carbohidratos. A pesar de existir una ligera reducción en la transparencia del agua en dicha localidad, posiblemente por escurrimiento desde los manglares, no se vio limitada la translocación y acumulación de carbohidratos en el rizoma.

En la región del córtex interno ocurre algo similar al comportamiento obtenido en la capa del córtex externo. La capa CI corresponde, principalmente, al parénquima de reserva que se encuentra más compacto que el que existe en la capa cortical más externa. Estas capas tienen un menor número de granos de almidón y algunas células de taninos (Ralph & *al.* 2006). En ella no hay una gran diferencia entre las plantas de distintas áreas, con excepción de Juan Grin, donde se obtuvo el mayor valor. Las diferentes condiciones ambientales pudieran influenciar indistintamente en este patrón de similitud entre las plantas de las áreas de muestreo.

El grosor del aerénquima fue una de los caracteres que presentó mayor variabilidad entre las plantas de las distintas áreas. En las localidades al sur del archipiélago cubano, las plantas presentaron mayor área foliar y mayor grosor de aerénquima, por lo que una mayor capacidad fotosintética puede estar relacionada con un mayor número de espacios intercelulares para favorecer la translocación del dióxígeno obtenido durante la fotosíntesis. Durante la exposición a la luz, la fotosíntesis está activa y se producen altas tasas de dióxígeno que se acumula y presuriza al aerénquima (Papenbrock 2012, Rubio & *al.* 2015). Esto conduce a un incremento en la presión parcial de dióxígeno en el aerénquima, lo que favorece el suministro a los tejidos subterráneos donde puede ser acumulado en las lagunas o liberados a la rizosfera.

Con ello, se favorece la oxigenación del sedimento, los rizomas y las raíces (Rubio & al. 2015, Soonthornkalump & al. 2022).

En las estaciones de Lanzanillo-Pajonal-Fragoso, donde se evidenció mayor turbidez en el medio acuático y una menor área foliar, los rizomas presentaron menor grosor de la capa de aerénquima en comparación con los de Jardines de la Reina y El Holandés. Posiblemente, ante una menor capacidad fotosintética, la planta produce menos espacios aeríferos. Un mayor grosor del aerénquima contribuye a que se mantenga el transporte de dióxigeno cuando la fotosíntesis está muy activa (Brodersen & al. 2018).

Entre las estaciones del Rincón de Guanabo y Lanzanillo-Pajonal-Fragoso se obtuvieron los menores valores del grosor de aerénquima en el rizoma, específicamente en RG2 y Jácate, por lo que no ocurrió la expansión de estos espacios intercelulares al mismo nivel que en el resto de los rizomas de las plantas de las otras áreas. En las plantas que se encontraron afectadas por la actividad antropogénica, como las ubicadas en las estaciones de Lanzanillo-Pajonal-Fragoso y Rincón de Guanabo, la translocación del O₂ puede estar limitado (Brodersen & al. 2018). La actividad antropogénica puede provocar una menor disponibilidad de luz en la columna de agua, que puede ser por la floración de algas impulsadas por nutrientes y/o el aumento de la turbidez del agua (Srichandan & al. 2016). Esto afectará negativamente las tasas fotosintéticas, la aireación interna inadecuada y la fotorrespiración (Brodersen & al. 2018).

Los menores valores del grosor de la estela se obtuvieron en las estaciones de Lanzanillo-Pajonal-Fragoso y Rincón de Guanabo, lo cual pudiera deberse a la contaminación de las áreas. El grosor de esa capa, está relacionado con el número y/o volumen de los vasos conductores (Kuo & al. 2018). La formación de la estela puede corresponderse con la actividad fotosintética y la disponibilidad de nutrientes, donde condiciones limitantes provocarán una reducción de la síntesis de estos tejidos. Sin embargo, se ha observado que entre los factores que provocan una reducción del diámetro de los haces vasculares está la presencia de metales pesados y otros elementos contaminantes (Al-Saadi & al. 2013). En Lanzanillo-Pajonal-Fragoso se identificó la presencia de metales pesados en el sedimento (Espinosa 2020). Por tanto, los bajos valores del grosor de la estela encontrados en algunas estaciones de estas localidades, pudieran estar relacionados con la contaminación de estas áreas. Las características de las plantas ante la presencia de metales pesados coincidieron con las observadas en las localidades de estudio con mayores afectaciones antrópicas (Lanzanillo-Pajonal-Fragoso y RG), donde no solo se evidenciaron los menores valores del grosor del aerénquima y la estela, sino también del área foliar y la longitud de las raíces.

CONCLUSIONES

Los resultados de este trabajo brindan información novedosa sobre algunas de las características morfológicas y anató-

micas de *Thalassia testudinum* en la plataforma marina cubana. Esta especie muestra una alta plasticidad en dichas características, relacionadas, al parecer, con la heterogeneidad de las condiciones ambientales en las que puede desarrollarse, así como ante diversos factores de estrés. Estos resultados permiten conocer mejor a la especie en estudio, lo cual contribuirá a continuar las investigaciones y tomar medidas de manejo más eficientes para la conservación de los pastos marinos.

AGRADECIMIENTOS

A las organizaciones The Ocean Foundation, Oceans for Youth Foundation, The Nature Conservancy, asimismo al Instituto de Ciencias del Mar (ICIMAR) por su financiamiento para la colecta de muestras. A la organización Ideal Wild por su apoyo con equipos de trabajo. A todos los técnicos y al especialista del Refugio de Fauna Lanzanillo-Pajonal-Fragoso por su colaboración en la toma de muestras.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

C. Cabrera y J. Azanza realizaron la conceptualización y J. Azanza definió la metodología del estudio. B. Martínez realizó el análisis formal de los datos. En la toma de datos participaron C. Cabrera y R. Betancourt. J. Azanza y B. Martínez contribuyeron con los recursos. C. Cabrera y K. Meirama revisaron y pulieron los datos. En la escritura, preparación y edición del borrador participaron C. Cabrera, B. Martínez y J. Azanza.

CUMPLIMIENTO DE NORMAS ÉTICAS:

Conflicto de intereses: Los autores declaran que no existen conflictos de intereses.

Aprobación de ética: Todos los autores han llevado a cabo el trabajo de campo y la generación de datos de forma ética, incluida la obtención de permisos adecuados.

Consentimiento para la publicación: Todos los autores han dado su consentimiento para publicar este trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilera, L. 2017. Cartografía de la distribución espacial del pasto marino en el PNP "Rincón de Guanabo", La Habana. Tesis de Diploma. Facultad de Geografía, Universidad de La Habana, Cuba.
- Álamo, B. 2018. Estructura y distribución del mesozooplacton en tres golfos de la plataforma de Cuba. Tesis de Maestría. Universidad de La Habana, Cuba.
- Albis-Salas, M.R. 2010. Características estructurales y fisiológicas de las praderas de *Thalassia testudinum*. Tesis de Maestría. Centro de Estudios de Ciencias del Mar, Universidad Nacional de Colombia.
- Al-Saadi, S.A.A.M., Al-Asaadi, W.M. & Al-Waheeb, A.N.H. 2013. The effect of some heavy metals accumulation on physiological and anatomical characteristic of some *Potamogeton* L. plant. *J. Ecol. Environ. Sci.* 4(1): 100-108.
- Betanzos, V.A., Capetillo Piñar, N., Lopeztegui Castillo, A. & Martínez-Daranas, B. 2013. Variación espacio-temporal de la turbidez y calidad en cuerpos de agua marina de uso pesquero, región norcentral de Cuba, 2008-2010. *Sér. Oceanol.* 12: 24-35. <http://hdl.handle.net/1834/5383>
- Brodersen, K.E., Kühl, M., Nielsen, D.A., Pedersen, O. & Larkum, A.W.D. 2018. Rhizome, root/sediment interactions, aerenchyma and internal pressure changes in seagrasses. En: Larkum, A., Kendrick, G. & Ralph, P. (Eds.). *Seagrasses of Australia*. Springer. Dordrecht, The Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-3-319-71354-0_13

- Cabaço, S., Machás, R. & Santos, R. 2009. Individual and population plasticity of the seagrass *Zostera noltii* along a vertical intertidal gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82(2): 301-308. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.01.020>
- Campbell, J.E., Yarbro, L.A. & Fourqurean, J.W. 2012. Negative relationships between the nutrient and carbohydrate content of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Aquat. Bot.* 99: 56-60. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.02.002>
- CARICOMP [Caribbean Coastal Marine Productivity]. 2001. CARICOMP Methods Manual - Level I: Manual of methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean. CARICOMP Data Management Center, Centre for Marine Sciences, University of the West Indies & Florida Institute of Oceanography, University of South Florida. Kingston, Jamaica & Florida, U.S.A.
- Carlson Jr, P.R., Yarbro, L.A., Madley, K., Arnold, H., Merello, M., Vanderbloemen, L., Mcrae, G. & Durako, M.J. 2003. Effect of El Niño on demographic, morphological, and chemical parameters in turtlegrass (*Thalassia testudinum*): an unexpected test of indicators. *Environ. Monit. Assess.* 81(1): 393-408. <https://doi.org/10.1023/A:1021322301725>
- Ceccaroni, L. 2022. What is water transparency? Citclops. <http://www.citclops.eu/transparency/what-is-water-transparency#:~:text=Water%20transparency%20depends%20on%20the%20amount%20of%20particles.and%20dispersion%20of%20these%20particles%20until%20completely%20disappearing. http://www.citclops.eu/transparency/what-is-water-transparency. 3 de julio 2022>
- Cevantes, M.A. & Quintero, E. 2016. La importancia de conservar las praderas de pastos marinos. *CONABIO. Biodiversitas* 128: 12-16.
- Clarke, K.R. & Gorley, R.N. 2006. PRIMER v.6: User Manual/Tutorial. Primer-E, Plymouth, U.K.
- Cobián, R.D., Claro Madruga, R., Chevalier Monteagudo, P.P., Perera Valderrama, S. & Caballero Aragón, H. 2011. Estructura de las asociaciones de peces en los arrecifes coralinos del Parque Nacional Guanahacabibes, Cuba. *J. Mar. Coast. Sci.* 3: 153-169. <https://doi.org/10.15359/revmar.3.12>
- Cortés-Macías, R., Navarro-Jurado, E., Ruiz-Sinoga, J.D., Delgado-Peña, J.J. & Remond Noa, R. 2010. Manejo integrado costero en Cuba, la ensenada Sibarimar. *Baetica. Estudios de Historia Moderna y Contemporánea* 32: 45-65. <https://doi.org/10.24310/BAETICA.2010.v0i32.132>
- Cussiolli, M.C., Bryan, K.R., Pilditch, C.A., de Lange, W.P. & Bischof, K. 2019. Light penetration in a temperate meso-tidal lagoon: Implications for seagrass growth and dredging in Tauranga Harbour, New Zealand. *Ocean Coast. Manage.* 174: 25-37. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.01.014>
- de la Torre, N.E., Rodeiro, I., Menéndez, R. & Pérez, D. 2012. *Thalassia testudinum*, una planta marina con potencialidades de uso terapéutico. *Rev. Cuba. Plantas Med.* 17(3): 288-296.
- Denis-Ávila, D., Curbelo, E.A., Madrigal-Roca, L.J. & Pérez-Lanyau, R.D. 2020. Variación espacio-temporal de la respuesta espectral en manglares de La Habana, Cuba, evaluada con sensores remotos. *Rev. Biol. Trop.* 68(1): 321-335. <https://doi.org/10.15517/rbt.v68i1.39134>
- Espinosa, M.D. 2020. Evaluación de la contaminación por elementos metálicos en sedimentos marinos en el área protegida Lanzanillo-Pajonal-Fragoso, Villa Clara, Cuba. Tesis de Diploma. Instituto Superior de Tecnologías y Ciencias Aplicadas, Departamento de Radioquímica, Universidad de la Habana, Cuba.
- Estrada, R., Hernández, A., Gerhartz, J.L., Martínez, A., Melero, M., Bliemsrieder, M. & Lindeman, K.C. 2004. The National System of Marine Protected Areas in Cuba. Centro Nacional de Áreas Protegidas. La Habana, Cuba.
- Fernández-Vila, L. & Chirino, A.L. 1993. Atlas oceanográfico de las aguas de los Archipiélagos Sabana y Camagüey. Centro de Ciencia y Tecnología Marinas, Departamento de Investigaciones de Oceanografía Física, Instituto Cubano de Hidrografía. La Habana, Cuba.
- García-Lozano, M. 2016. Eutrofización: una visión general. *Cienci Acierta* 12 (47) julio-sep 2016.
- Gómez-González, E.E., Volta, R., Ramos Romero, A., Hernández Rivera, Y., Acosta Suárez, Y., Pereira Cun, L.B. & Martínez Daranas, B. 2021. Efectos de la cosecha de las hojas de *Thalassia testudinum* KD Koenig en Rincón de Guanabo, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 41(1): 56-68.
- González-Ferrer, S., Martínez-Daranas, B. & Cano, M. 2006. Manglares, pastos marinos y arrecifes coralinos. Pp. 199-207. En: Menéndez, L. & Guzmán, J.M. (Eds.). Ecosistema de manglar en el Archipiélago Cubano. Estudios y experiencias enfocados a su gestión. Editorial Academia. La Habana, Cuba.
- Hemminga, M.A. & Duarte, C.M. 2000. Seagrass Ecology. Cambridge University Press. Cambridge, UK. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511525551>
- Herrera-Silveira, J.A., Morales-Ojeda, S.M., Mendoza-Martínez, J.E., Medina-Gómez, I., Ramírez-Ramírez, J., Sandoval-Gil, J.M. & Camacho-Ibar, V.F. 2019. Pastos marinos. Pp. 150-177. En: Paz-Pellat, F., Hernández-Ayón, J.M., Sosa-Avalos, R. & Velázquez-Rodríguez, A.S. (Eds.). Estado del ciclo del carbono: Agenda azul y verde. Programa Mexicano del Carbono Texcoco. Estado de México, México.
- Hikmat, N.A., Bengen, D.G. & Kawaroe, M. 2017. Physiological response of *Thalassia hemprichii* on anthropogenic pressure in Pari Island, Seribu Islands, DKI Jakarta. *Ilmu Kelautan.* 22(1): 40-48. <https://doi.org/10.14710/ik.ijs.22.1.40-48>
- Kuo, J., Cambridge, M.L. & Kirkman, H. 2018. Anatomy and structure of Australian seagrasses. Pp. 93-125. En: Larkum, A.W.D. (Ed.). Seagrasses of Australia. Springer. Cham, Suiza. https://doi.org/10.1007/978-3-319-71354-0_4
- Lee, K.S. & Dunton, K.H. 2000. Effects of nitrogen enrichment on biomass allocation, growth, and leaf morphology of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 196: 39-48. <https://doi.org/10.3354/meps196039>
- Liceaga-Correa, M.A., Arellano, L.U. & Hernández, H. 2010. Efectos de los huracanes y cambio climático sobre el Caribe mexicano: adaptabilidad de los pastos marinos. Pp. 211-228. En: Botello, A.V., Villanueva-Fragoso, S., Gutiérrez, J. & Rojas Galaviz, J.L. (Eds.). Vulnerabilidad de las zonas costeras mexicanas ante el cambio climático. Gobierno del Estado de Tabasco, Semarnat-INE, UNAM-ICMyL & Universidad Autónoma de Campeche. Campeche, México.
- Loría-Naranjo, M., Samper-Villarreal, J., Sandoval-Siles, M. & Cortés, J. 2018. Intra- and inter-annual variation in a seagrass meadow on the Caribbean coast of Costa Rica: 2009-2015. *Rev. Biol. Trop.* 66(3): 1149-1161. <https://doi.org/10.15517/rbt.v66i3.31035>
- Martín-Blanco, F., Clero-Alonso, L., González-Sansón, G. & Pina-Amargós, F. 2011. Influence of *Diadema antillarum* populations (Echinodermata: Diadematidae) on algal community structure in Jardines de la Reina, Cuba. *Rev. Biol. Trop.* 59: 1149-1163. <https://doi.org/10.15517/rbt.v0i0.3387>

- Martín-Páramo, A., Pérez, M., Beltrán, J., Mancebo, H. & Rosabal, M. 2006. Calidad ambiental de las aguas del tramo costero Bacuranao–Rincón de Guanabo, Playas del Este, Ciudad de La Habana, Cuba. En: IV Taller Internacional Contaminación y Protección del Medio Ambiente (CONyMA), Campeche, México.
- Martínez-Daranas, B. 1996. Producción foliar de *Thalassia testudinum* Banks ex König en la costa norte de La Habana, Cuba. Tesis de Maestría. Instituto de Oceanología, Cuba.
- Martínez-Daranas, B. 2007. Características y estado de conservación de los pastos marinos en áreas de interés del archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba. Tesis de Doctorado. Facultad de Biología, Universidad de La Habana, Cuba.
- Martínez-Daranas, B., Alcolado, P. M. & Duarte, C.M. 2005. Leaf production and shoot dynamics of *Thalassia testudinum* by a direct census method. *Aquat. Bot.* 81: 213-224. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2004.12.003>
- Martínez-Daranas, B., Cabrera, R. & Pina-Amargós, F. 2009. Spatial and seasonal variability of *Thalassia testudinum* in Nuevitas Bay, Cuba. *Rev. Mar. y Cost.* 1: 9-27. <https://doi.org/10.15359/revmar.1.1>
- Martínez-Daranas, B. & Suárez, A.M. 2018. An overview of Cuban seagrasses. *Bull. Mar. Sci.* 94(2): 269-282. <https://doi.org/10.5343/bms.2017.1014>
- McDonald, A.M., Prado, P., Heck Jr, K.L., Fourqurean, J.W., Frankovich, T.A., Dunton, K.H. & Cebrian, J. 2016. Seagrass growth, reproductive, and morphological plasticity across environmental gradients over a large spatial scale. *Aquat. Bot.* 134: 87-96. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.07.007>
- Montalvo, J.F., Perigó-Arnaud, E. & Martínez-Canals, M. 2007. La contaminación marina. Pp. 79-83. En: Alcolado, P.M., García, E.E. & Arellano-Acosta, M. (Eds.). El ecosistema Sabana-Camagüey, Cuba: Estado actual, avances y desafíos en la protección y uso sostenible de la biodiversidad. Editorial Academia. La Habana, Cuba.
- Nordlund, L.M., Jackson, E.L., Nakaoka, M., Samper Villarreal, J., Beca Carretero P. & Creed, J.C. 2018. Seagrass ecosystem services - What's next? *Mar. Pollut. Bull.* 134: 145-151. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.09.014>
- Nordlund, L.M., Koch, E.W., Barbier, E.B. & Creed, J.C. 2016. Seagrass ecosystem services and their variability across genera and geographical regions. *PLoS ONE* 11(10): e0163091. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163091>
- Papenbrock, J. 2012. Highlights in seagrasses' phylogeny, physiology, and metabolism: what makes them special? *ISRN Botany* 103892: 1-15. <https://doi.org/10.5402/2012/103892>
- Paynter, C.K., Cortés, J. & Engels, M. 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.
- Pina-Amargós, F., Clero Alonso, L., Martín Blanco, F., Hernández Fernández, L., Acosta de la Red, W., Cabreja Ávila, L., Alcolado, P.M., Claro, R., Cantelar, K., González, S. & García Arteaga, J. P. 2006. *Biota marina del ecosistema Jardines de la Reina*. Pp. 396-449. En: Pina-Amargós, F. (Ed.). Ecosistemas costeros: biodiversidad y gestión de recursos naturales. Compilación por el XV Aniversario del Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros (CIEC). Editorial CUJAE. La Habana, Cuba.
- Purnama, P.R., Soedarti, T. & Purnobasuki, H. 2015. The effects of lead [Pb (NO₃)₂] on the growth and chlorophyll content of sea grass [*Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers.] ex situ. *Vegetos* 28(1): 9-15. <https://doi.org/10.5958/2229-4473.2015.00002.6>
- Rahman, F.A., Qayim, I. & Wardiatno, Y. 2018. Carbon storage variability in seagrass meadows of Marine Poton Bako, East Lombok, West Nusa Tenggara, Indonesia. *Biodiversitas* 19(5): 1626-1631. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d190505>
- Ralph, P.J., Tomasko, D., Moore, K., Seddon, S. & Macinnis-Ng, C.M.O. 2006. Human Impacts on Seagrasses: Eutrophication, Sedimentation, and Contamination. Pp. 567-593. En: Larkum, A.W.D., Orth, R.J. & Duarte, C.M. (Eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7>
- Reyes, A.L.M. 2016. Distribución y conservación de los pastos marinos en la playa Santa Lucía, Camagüey, Cuba. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de la Habana, Cuba.
- Rodeiro, I., Hernández, I., Herrera, J.A., Riera, M., Donato, M.T., Tolosa, L., González, K., Ansoara, Y., Gómez-Lechón, M.J., Vanden Berghe, W. & Lopes, M. 2018. Assessment of the cytotoxic potential of an aqueous-ethanolic extract from *Thalassia testudinum* angiosperm marine grown in the Caribbean Sea. *J. Pharm. Pharmacol.* 70(11): 1553-1560. <https://doi.org/10.1111/jphp.13001>
- Rubio, A.V., Valerio, G.A. & Ferrufino, L. 2015. Anatomía caulinar y foliar de tres especies de plantas acuáticas. *Portal de Ciencias* 8: 31-44. <https://doi.org/10.5377/pc.v8i0.2157>
- Short, F.T. 1987. Effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesocosm experiment. *Aquat. Bot.* 27: 41-57. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(87\)90085-4](https://doi.org/10.1016/0304-3770(87)90085-4)
- Siegel, S. & Castellan, N.J. 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. 2nd Edition. McGraw-Hill. New York, USA.
- Sierra-Rozo, O., Gavio, B. & Mancera-Pineda, J.E. 2012. Estructura de las praderas de *Thalassia testudinum* en la Isla de Providencia, Caribe colombiano, después del paso del huracán Beta. *Caldasia* 34(1): 155-164.
- Soler-Figueroa, B.M. 2006. Comparación temporal y espacial de factores bióticos y abióticos en la Bahía Bioluminiscente en La Parguera y en Puerto Mosquito en Vieques. Tesis de Maestría. University of Puerto Rico.
- Soonthornkalump, S., Ow, Y.X., Saewong, C. & Buapet, P. 2022. Comparative study on anatomical traits and gas exchange responses due to belowground hypoxic stress and thermal stress in three tropical seagrasses. *PeerJ* 10: e12899. <https://doi.org/10.7717/peerj.12899>
- Srichandan, S., Panigrahy, R.C., Baliarsingh, S.K., Rao, B.S., Pati, P., Sahu, B.K. & Sahu, K.C. 2016. Distribution of trace metals in surface seawater and zooplankton of the Bay of Bengal, off Rushikulya estuary, East Coast of India. *Mar. Pollut. Bull.* 111: 468-475. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.06.099>
- StatSoft, Inc. (1984-2007). STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Torres Conde, E.G. & Martínez-Daranas, B. 2018. Los pastos marinos del golfo de Guanahacabibes, Pinar del Río, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 37(2): 1-15.
- Uribe-Martínez, A., Aguirre-Gómez, R., Zavala-Hidalgo, J., Ressler, R. & Cuevas, E. 2019. Oceanographic units of Gulf of Mexico and adjacent areas: the monthly integration of surface biophysical features. *Geoffis. Int.* 58: 295-315. <https://doi.org/10.22201/igeof.00167169p.2019.58.4.2059>

Van Tussenbroek, B.I. 1994. The impact of hurricane Gilbert on the vegetative development of *Thalassia testudinum* in Puerto Morelos coral reef lagoon, Mexico: A retrospective study. *Bot. Mar.* 37: 421-428. <https://doi.org/10.1515/botm.1994.37.5.421>

Van Tussenbroek, B.I., Barba Santos, M.G., Ricardo Wong, J.G., Van Dijk, J.K. & Waycott, M. 2010. Guía de los pastos marinos tropicales del Atlántico oeste. UNAM. México D. F., México.

Weraduwege, S.M., Chen, J., Anozie, F.C., Morales, A., Weise, S.E. & Sharkey, T.D. 2015. The relationship between leaf area growth and biomass accumulation in *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.* 6(167): 1-21. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00167>

Zabarte-Maeztu, I., Matheson, F.E., Manley Harris, M., Davies Colley, R.J., Oliver, M. & Hawes, I. 2020. Effects of fine sediment on seagrass meadows: a case study of *Zostera muelleri* in Pāuatahanui Inlet, New Zealand. *J. Mar. Sci. Eng.* 8(9): 645. <https://doi.org/10.3390/jmse8090645>