

ARTICULO ORIGINAL

VARIACIÓN TEMPORAL DE LA PRODUCTIVIDAD FOLIAR DE *THALASSIA TESTUDINUM* K. D. KOENIG EN UNA PRADERA DEL RINCÓN DE GUANABO, CUBA

*Temporal variation of the productivity of *Thalassia testudinum* (K. D. Koenig) in a meadow of Rincon de Guanabo, Cuba*

Emma Elena Gómez González^{1*}, Amanda Ramos-Romero¹, Roamsy Volta Rodríguez¹ y Beatriz Martínez-Daranas¹

¹ Centro de Investigaciones Marinas, Calle 16, No. 114 entre 1ra e 3ra, Playa, La Habana, Cuba

* Autor para correspondencia:
emma@cim.uh.cu

Recibido: 6.12.2019

Aceptado: 8.7.2019

RESUMEN

Thalassia testudinum K. D. Koenig es la angiosperma marina dominante en la plataforma cubana, pero la variabilidad intra-anual de la producción foliar ha sido evaluada en pocos sitios. La producción diaria, la tasa de reemplazo, la biomasa foliar, la biomasa de epífitas, la densidad de haces y el índice foliar fueron estimados cada tres meses desde abril de 2017 hasta abril de 2018 en una pradera al este de La Habana, con el uso de la metodología de Zieman (1974) y CARICOMP (2001) con modificaciones. La media anual de la tasa reemplazo ($2,43 \pm 0,16$ % d⁻¹), la producción foliar diaria seca ($4,25 \pm 0,32$ g m⁻² d⁻¹) y el índice foliar ($3,54 \pm 0,24$) fueron similares a los valores reportados para esta especie en otra área de la costa norte de La Habana. La producción foliar fue más alta en abril de 2017 y más baja en enero de 2018, lo cual concuerda con otros estudios que reportan los valores más altos para la primavera. Sin embargo, los valores bajos encontrados para abril de 2018 pueden ser explicados por el paso del huracán Irma a principios de septiembre de 2017. La biomasa foliar total ($177,67 \pm 10,25$ g m⁻²) y la densidad de haces ($1830 \pm 85,12$ m⁻²) se encuentran entre los valores más elevados reportados para otras praderas del Caribe. Los valores máximos de densidad media e índice foliar se hallaron en julio de 2017, sin embargo, se reportan para este mes los valores mínimos de biomasa de epífitas.

PALABRAS CLAVE: angiospermas marinas, dinámica, pastos marinos.

ABSTRACT

Thalassia testudinum K. D. Koenig is the dominant marine angiosperm on the Cuban shelf, but the intra-annual variability of leaf production has been evaluated in a few places. Daily production, turnover rate, leaf biomass, epiphytic biomass, shoot density, area and leaf index were quarterly estimated from April 2017 to April 2018 in a meadow

east of Havana, using the methodology of Ziemann (1974) and CARICOMP (2001) with modifications. The average annual replacement rate ($2,43 \pm 0,16\% d^{-1}$), the dry daily leaf production ($4,25 \pm 0,32 g m^{-2} d^{-1}$), and the leaf index ($3,54 \pm 0,24$) were similar to the values reported for this species in other area at the north coast of Havana. Leaf production was highest in April 2017 and lowest in January 2018, which agrees with other studies that report the highest values for spring. However, the low values found for April 2018 can be explained by the passage of Hurricane Irma at the beginning of September 2017. The total leaf biomass ($177, 67 \pm 10, 25 g m^{-2}$) and the density of shoots ($1830 \pm 85, 12 m^{-2}$) are among the highest values reported for other Caribbean seagrass meadows. The maximum values of mean density and leaf area index were found in July 2017, but minimum values of epiphytic biomass are reported for this month.

KEY WORDS: dynamics, marine angiosperms, seagrasses.

INTRODUCCIÓN

Los pastos marinos son ecosistemas de importancia esencial dentro de la zona marina costera por los recursos biológicos y servicios ecológicos que proveen (Borum *et al.*, 2004; Short *et al.*, 2011). Dicha importancia está basada en la estructura de las angiospermas, en las praderas que forman y en la fauna y flora que sostienen (Liquete *et al.*, 2013).

Estas angiospermas son claves en los ciclos de vida de numerosos organismos de importancia conservacionista y comercial por su disponibilidad de comida y refugio (Nordlund *et al.*, 2017). Constituyen una fuente de sedimentos debido a los esqueletos carbonatados de los organismos que viven en ellas y directamente por la producción de cristales similares a la aragonita dentro de las paredes celulares y como depósitos externos sobre sus hojas (Enríquez y Schubert, 2014). La canopia de las hojas

y el sistema radicular proporcionan amortiguación hidrodinámica y como consecuencia, consolidan el sedimento, reducen su resuspensión y la erosión costera (Paul, 2017). Estos ecosistemas constituyen filtros naturales que mejoran la calidad del agua por la retención de las partículas suspendidas (Borum *et al.*, 2004). Se considera que pueden aminorar la acidificación del océano en los arrecifes de coral adyacentes a ellos (Unsworth *et al.*, 2012). Además, pueden reducir la abundancia de patógenos bacterianos que dañan tanto a los arrecifes de coral como a los humanos (Lamb *et al.*, 2017).

Los pastos marinos juegan un importante rol en el secuestro global del carbono que pudiera de otra forma permanecer como CO₂ atmosférico y exacerbar el cambio climático. Este proceso se realiza dentro de las capas internas del sedimento, dentro de la biomasa fotosintética y enterrada, a corto plazo (decenios, en la biomasa) o a grandes escalas de tiempo (milenios, dentro del sedimento) (Duarte *et al.*, 2013; Macreadie *et al.*, 2014; Duarte y Krause-Jensen, 2017; Barry *et al.*, 2018).

A pesar de los bienes y servicios que proveen, la ubicación submareal a intermareal somera de la mayoría de las praderas de pastos marinos permite el acceso relativamente fácil a ellas y sus múltiples usos, lo que las expone a amenazas terrestres y marinas (Nordlund *et al.*, 2017). Son numerosas las amenazas que hacen que estos ecosistemas desaparezcan rápidamente. El 29 % de estos hábitats han sido destruidos principalmente debido a impactos antropogénicos (Short *et al.*, 2011), con una tasa de disminución anual estimada del 7 % a nivel mundial, desde 1990 (Waycott *et al.*, 2009). A pesar de ello, los monitoreos de estas especies en la escala temporal son muy escasos (van Tussenbroek *et al.*, 2014).

Estudios temporales en las regiones templadas muestran que los cambios en el ciclo solar en estas latitudes conllevan a fluctuaciones en la biomasa y productividad de las angiospermas marinas (Duarte *et al.*, 2006). Por ejemplo, se han observado variaciones anuales en las tasas de crecimiento y en las reservas de almidón en los rizomas (Duarte *et al.*, 2006). En las regiones tropicales las condiciones climáticas son más estables, por lo que se considera que la dinámica de estas especies se corresponde en mayor medida con los cambios en los hábitats debido fundamentalmente a causas antropogénicas (Romero *et al.*, 2006). Estas especies, por tanto, pueden constituir buenos bioindicadores de la calidad de los sistemas costeros si se conoce en qué medida su dinámica está determinada por la estacionalidad o por modificaciones en su medio. En este sentido, las evaluaciones temporales permiten dilucidar tales aspectos (CARICOMP, 2001; Duarte *et al.*, 2006).

Thalassia testudinum K. D. Koenig está ampliamente distribuida en el Golfo de México y el mar Caribe y contribuye en gran medida a la producción primaria de estas zonas (van Tussenbroek, 1995; van Tussenbroek *et al.*, 2014). Esta angiosperma domina en las praderas de la plataforma cubana (Martínez-Daranas & Suárez, 2018). Varias investigaciones se han realizado en las regiones del Caribe para comprender la variabilidad anual de esta angiosperma como parte del programa CARICOMP (van Tussenbroek *et al.*, 2014), donde los monitoreos intra e interanuales en estas regiones denotan la alta variabilidad entre sitios. Ello ha permitido conocer el comportamiento intrínseco de la especie y su plasticidad ante los cambios ambientales.

En Cuba, tales investigaciones se han realizado en escasas zonas (Buesa, 1974, 1975; Martínez-Daranas *et al.*, 2005, 2009, 2014; Tussenbroek *et al.*, 2014). Por tanto, la presente investigación tiene como objetivo evaluar la variabilidad temporal en la productividad foliar de *T. testudinum* en una pradera al este de La Habana, en el Rincón de Guanabo. El Rincón de Guanabo es un área protegida por sus valores culturales y paisajísticos, pero posee antropización debido a los asentamientos urbanos asociados a la línea de costa (Aguilera, 2017). Los resultados de esta investigación constituyen una línea base para futuras evaluaciones de la conservación de la pradera. Se reportan los datos referentes a la productividad, la reproducción y la presión de herbivoría sobre *T. testudinum*, que servirán para el manejo en el área.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se ubica en la laguna arrecifal del Rincón de Guanabo, localizada en la ensenada Sibarimar, costa noroeste de La Habana (23°10'30 "N; 82°05'48" W) (Fig. 1). El Rincón de Guanabo está categorizado como Paisaje Natural Protegido (PNP) y contiene una de las playas conocidas como Playas del Este. Por esta razón, es uno de los polos de importancia recreativa y contribuye en cierta medida al sustento económico de los residentes locales y externos en la región. La laguna arrecifal está compuesta por praderas mono-específicas de *T. testudinum*, o mixtas de *T. testudinum* y *S. filiforme*, con varios parches de arena. En esta área, la mayor parte del sustrato es arenoso, lo que permite que las especies de angiospermas puedan fijarse y alcanzar un desarrollo adecuado

(Aguilera, 2017). La profundidad varía entre 0,5 m y 2,5 m.

Una cresta arrecifal, a una distancia aproximada de 800 m de la costa, delimita la laguna arrecifal en la región hacia mar. La cresta arrecifal es discontinua, lo que permite el intercambio con mar abierto. La presencia de esta cresta arrecifal, brinda protección de la erosión ocasionada por las corrientes y el oleaje (Aguilera, 2017). La línea costera está bordeada por una franja de arena de más de 2 km de extensión. Por detrás de la franja de arena y la duna, hay

una laguna costera cerrada. En ella se desarrolla un manglar compuesto fundamentalmente por *Laguncularia racemosa* Gaertn y escasos ejemplares de *Avicennia germinans* L. y *Rhizophora mangle* L. (Aguilera, 2017).

Para el estudio se seleccionó una pradera monoespecífica de *T. testudinum* ubicada en la zona más cercana a la costa, donde se encuentran los mayores valores de altura del follaje. Esta zona posiblemente esté bajo la influencia de un aporte de nutrientes procedentes de la zona antropizada y del manglar (Aguilera, 2017).

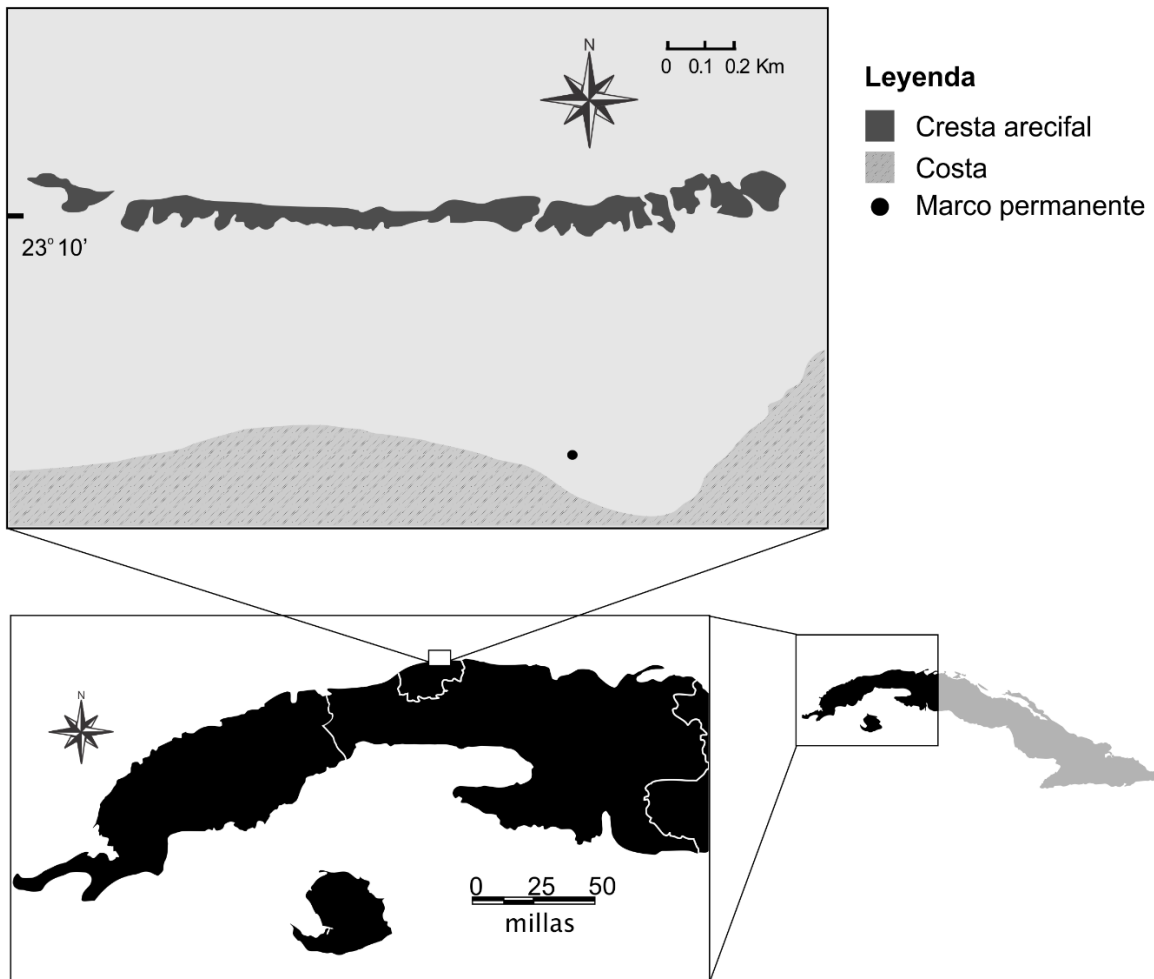


Fig. 1. Localización geográfica del Rincón de Guanabo. Ubicación del marco rectangular permanente en una de las praderas monoespecífica de *Thalassia testudinum* dentro de la laguna arrecifal.

METODOLOGÍA DE MUESTREO

La variabilidad temporal de la productividad foliar de *T. testudinum* en el Rincón de Guanabo se evaluó siguiendo la metodología de Zieman (1974) y CARICOMP (2001) con modificaciones. Los muestreos se efectuaron a intervalos de tres meses desde abril de 2017 hasta abril de 2018, a excepción del tercer muestreo que tuvo lugar luego de cuatro meses debido a la llegada de un frente frío que impidió muestrear en octubre (abril-17, julio-17, noviembre-17, enero-18 y abril-18). Para delimitar las unidades de muestreo se colocó de forma permanente un marco rectangular de 0,99 m² (110 x 90 cm) en el sitio de estudio. El marco se dividió en 30 unidades de 0,01 m² (10 x 10 cm) espaciadas 10 cm la una de la otra para lograr independencia. Cada muestreo se realizó sobre seis de estas unidades de muestreo seleccionadas previamente al azar, sin reemplazo.

Al comienzo de cada muestreo, se contó el número de haces en las seis unidades. Luego los haces se marcaron con una aguja hipodérmica, de modo que quedara un pequeño orificio justo encima de las vainas de las hojas. Pocos días después (7-22 días) se extrajeron los haces enteros, se colocaron en bolsas etiquetadas y se llevaron al laboratorio. Según la metodología de CARICOMP (2001), en las praderas de las zonas tropicales, los haces deben recolectarse entre los 8 y 12 días para evitar la pérdida de las marcas con el crecimiento de la planta. Sin embargo, las condiciones desfavorables del tiempo (oleaje) no permitieron en dos ocasiones que se realizara la recolecta en este rango de días. No obstante, aunque se recolectó pasado este tiempo (22 días en noviembre de 2017 y 16 días en enero de 2018), en ambos casos fueron encontradas las marcas en las hojas, sin que esto influyera en el resultado final.

En el laboratorio, cada muestra se procesó por separado. Los haces se lavaron con agua corriente para eliminar el sedimento e invertebrados asociados. Se contó el número final de haces para estimar la densidad de haces por unidad de área (m²) y el número de hojas por haz. Se midió el largo y el ancho de cada hoja para determinar el área foliar.

Las hojas que permanecían con agujeros, se cortaron con una tijera en el punto de la cicatriz para formar tres grupos. El primer grupo (G1) contenía las hojas nuevas, las cuales se distinguían por no presentar marcas; el segundo grupo (G2) contenía las secciones de hojas producidas después del marcaje, lo que representa el crecimiento de las hojas marcadas; y el tercer grupo (G3), las secciones de hojas que se encontraban por encima de las marcas, y que no son más que el tejido fotosintético que se encontraba en el momento del marcaje. Se retiraron las macroalgas epífitas de las hojas de forma manual, raspando suavemente la superficie foliar con un portaobjetos. Cada grupo de secciones de hojas por muestra, así como las epífitas, se secaron de forma independiente en una estufa a 70 °C y se pesaron con una balanza técnica (Denver Instruments, 0,01 g de precisión) para hallar la biomasa seca. Finalmente, esta metodología nos permitió estimar las variaciones en la densidad de haces, la producción diaria, la tasa de reemplazo, el índice de área foliar (IAF), la biomasa foliar seca en pie (CARICOMP, 2001) y la biomasa seca de las algas epífitas en esta pradera.

La fórmula empleada para determinar la producción diaria está definida como:

$$\text{Producción diaria (g m}^{-2} \text{ d}^{-1}) = \frac{(G1+G2) \times 100}{\text{No. días}}$$

La tasa de reemplazo es el porcentaje de la planta que es reemplazado cada día. Para determinar esta variable se empleó la siguiente fórmula:

$$\text{Tasa de reemplazo (\% d}^{-1}\text{)} = \frac{(G1+G2) \times 100}{(G1+G2+G3) \times \text{No. días}}$$

El IAF es el producto de la multiplicación de la densidad de haces, el número de hojas por haz, y el área foliar. La fórmula se define como:

$$\text{IAF} = \text{Densidad de haces} \times \text{No. hojas/haz} \times \text{Área foliar}$$

La biomasa foliar seca por unidad de área se determinó mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Biomasa seca (g m}^{-2}\text{)} = (G1+G2+G3) \times 100$$

La producción diaria y la biomasa seca se estimaron por unidad de área. Como cada unidad de muestreo era de 0,01 m², la biomasa foliar seca se multiplicó por 100. La producción foliar anual se determinó mediante el cálculo de la media de las producciones diarias de cada mes.

Se evaluó la presión de herbivoría mediante el conteo de las hojas con marcas producidas por las mordeduras de herbívoros. Para ello, se siguió el criterio de Molina y van Tussenbroek (2014), que plantean que los peces loros (Familia Scaridae) dejan marcas en las hojas en forma de semicírculo en las secciones más viejas; las tortugas verdes [*Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758)] realizan cortes horizontales regulares removiéndolas casi por completo; y los erizos las rasgan de forma más desordenada sin removerlas completamente. También, se contó el número de hojas con ápices rotos debido a la muerte del tejido fotosintético y la acción del hidrodinamismo, o por otras causas. Estas hojas presentaron rasgaduras irregulares horizontales en el tejido que se

diferencian de los patrones uniformes dejados por los peces herbívoros y tortugas. Adicionalmente, en cada unidad de muestreo se contó el número de flores y frutos en cada cuadrado.

Se colocó un sensor de temperatura en la cresta arrecifal (HOBO, mediciones cada 30 min, resolución: 0,01 °C) que tomó valores durante el año de muestreo. Estos datos no se registraron exactamente en el sitio de estudio, pero permitieron evaluar la influencia de las variaciones temporales de la temperatura sobre el crecimiento y la productividad foliar.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los análisis estadísticos fueron llevados a cabo con el programa STATISTICA v. 7.0 (StatSoft Inc., 1996). Para cada mes y a cada variable se le determinó la media y el error estándar. Se realizó la prueba de normalidad de Kolmogorov–Smirnov y la prueba Levene de homogeneidad de varianza, para determinar el cumplimiento de las premisas necesarias para la selección de las pruebas adecuadas. Para determinar las diferencias entre las medias mensuales se emplearon análisis de varianza y se aplicó la prueba paramétrica Newman–Keuls (SNK) de comparación de medias, a las variables que cumplieron las premisas. Las variables que no cumplieron con las premisas se compararon utilizando la prueba no paramétrica Kruskal–Wallis con su correspondiente prueba de comparación múltiple por rangos. Se empleó el criterio de un nivel de significación estadístico de $p < 0,05$ para todas las pruebas realizadas.

RESULTADOS

Se obtuvieron las medias mensuales y anuales y los errores estándar de nueve variables para el análisis de la variabilidad

temporal de la productividad en el área de estudio. Las variables evaluadas presentaron fluctuaciones en el período muestreado, excepto la biomasa foliar y el ancho medio de las hojas (Figs. 2 y 3).

La biomasa foliar seca por unidad de área no presentó diferencias significativas entre los meses ($F_{4,25} = 2,09$; $p = 0,12$) (Fig. 2A). El valor mínimo absoluto fue de $90,0 \text{ g m}^{-2}$ en enero y el máximo de $294,0 \text{ g m}^{-2}$ en julio. La producción diaria foliar presentó diferencias significativas entre los meses con la media más alta en abril de 2017 y las más bajas en noviembre de 2017 y enero de 2018 ($F_{4,25} = 10,91$; $p < 0,001$) (Fig. 2B). Los valores extremos oscilaron entre $1,68 \text{ g}$

$\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ en noviembre y $8,13 \text{ g m}^{-2} \text{d}^{-1}$ en abril de 2017.

La tasa de reemplazo varió entre $1,6 \%$ d^{-1} y $4,9 \%$ d^{-1} en enero de 2018 y abril de 2017, respectivamente. La mediana de esta variable resultó significativamente más alta en abril de ambos años y en julio, y menor en los meses restantes ($H_{4,30} = 18,97$; $p < 0,001$) (Fig. 2C). La densidad de haces presentó valores entre 1000 y 3000 haces m^{-2} en abril y julio de 2017, respectivamente. Se hallaron diferencias significativas entre las medias mensuales para esta variable, donde la más alta resultó para julio ($F_{4,25} = 3,24$; $p = 0,03$) (Fig. 2D). En todos los meses el número de haces inicial fue igual al

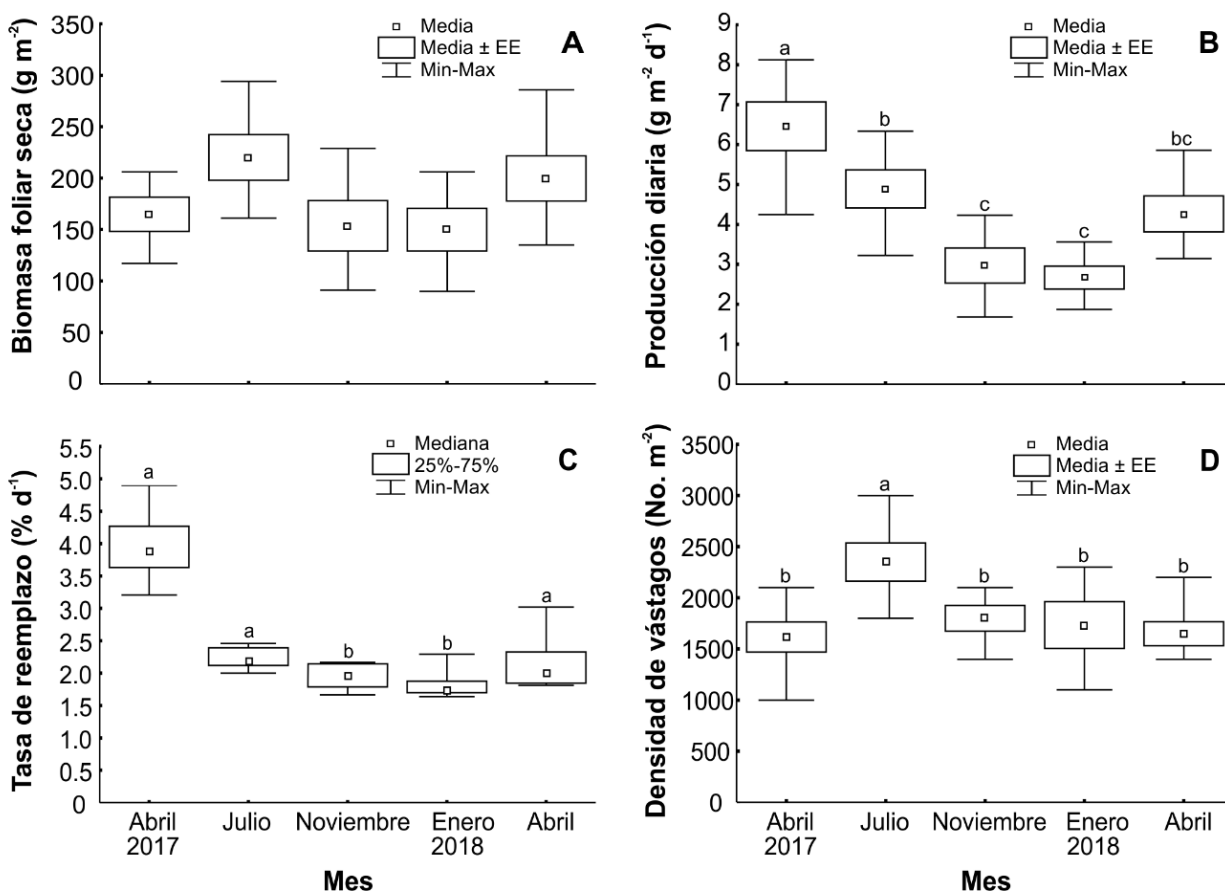


Fig. 2. Variaciones temporales en la biomasa seca foliar (A), la producción diaria (B), la tasa de reemplazo (C) y la densidad de vástagos (D) de *T. testudinum* en la pradera estudiada.

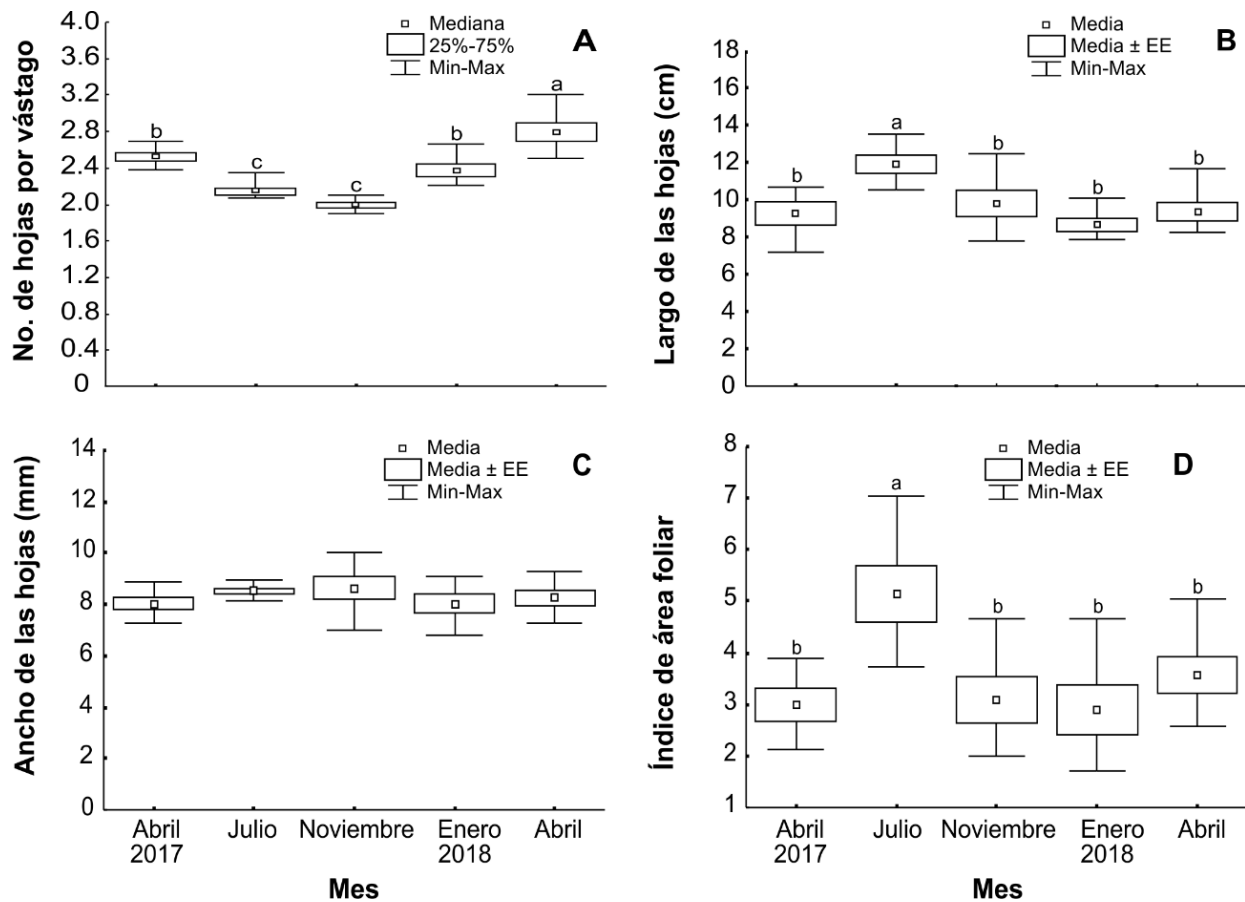


Fig. 3. Variaciones temporales en el número de hojas por vástago (A), el largo de las hojas (B), el ancho de las hojas (C) y el índice de área foliar (D) de *T. testudinum* en la pradera estudiada.

final, excepto en abril de 2018 que se hallaron dos haces nuevos en una de las muestras. En abril de ambos años se hallaron flores y frutos.

El número de hojas por haz presentó un valor mínimo de 1,9 en noviembre y un máximo de 3,2 en abril de 2018. Se hallaron diferencias entre las medias mensuales con los valores mayores en abril de 2018 y los menores en julio y noviembre ($F_{4, 25} = 24,99$; $p < 0,001$) (Fig. 3A). El largo de las hojas tuvo un valor mínimo de 7,2 cm en abril de 2017 y un máximo de 13,5 cm para julio. Se encontraron diferencias significativas entre las medias mensuales, con

el valor más alto en julio ($F_{4, 25} = 5,17$; $p = 0,004$) (Fig. 3B).

Respecto al ancho de las hojas, no se hallaron diferencias significativas entre las medias mensuales y se encontraron valores entre 6,8 y 10,0 mm, en enero y noviembre, respectivamente ($F_{4, 25} = 0,78$; $p = 0,55$) (Fig. 3C). El IAF, calculado a partir del largo y el ancho de las hojas, el número de hojas por haz y la densidad de haces por unidad de área, estuvo determinado por el primer, tercer y cuarto parámetro, pues el ancho de las hojas no varió de forma significativa. Este índice presentó el valor mínimo (1,72) en enero y el máximo (7,05) en julio, con diferencias

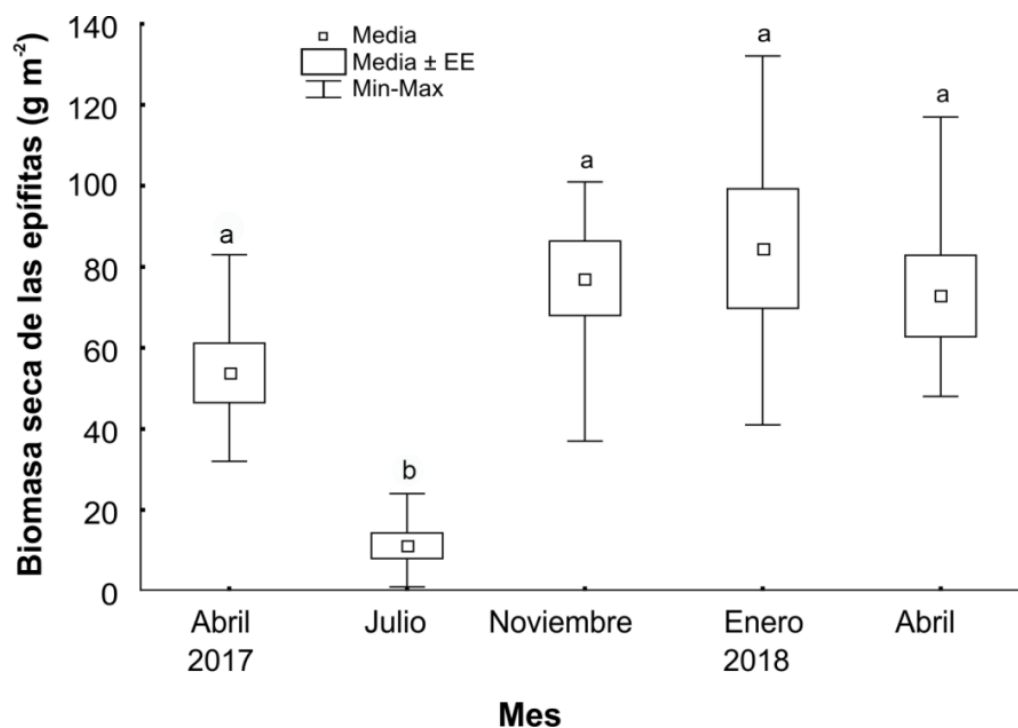


Fig. 4. Variación temporal de la biomasa seca de las macroalgas epífitas sobre las hojas de *T. testudinum* en la pradera estudiada.

significativas entre los meses ($F_{4,25} = 4,54$; $p = 0,007$) (Fig. 3D). Esta variable fue más alta en julio que en los meses restantes.

Las macroalgas epífitas encontradas pertenecieron a los grupos de las corallinas costrosas y las filamentosas, con predominio del primero. La biomasa seca de las macroalgas epífitas tuvo un valor mínimo de 1 g m^{-2} en julio y un máximo de $132,1 \text{ g m}^{-2}$ en enero de 2018 (Fig. 4). En julio la media fue significativamente menor, mientras que el resto de los meses no presentaron diferencias entre ellos ($F_{4,25} = 9,30$, $p < 0,001$).

Se registraron los valores de temperatura durante todos los meses que se realizaron los muestreos, a excepción de noviembre de 2017 y abril de 2018 (Fig. 5). Durante este período se encontró el valor mínimo en enero de 2018 ($23,97^\circ\text{C}$) y el

máximo en julio ($31,68^\circ\text{C}$). La curva de valores representada en la figura 5 muestra la variación temporal de esta variable. La temperatura tendió al aumento desde abril hasta julio, alcanzó valores máximos entre julio y septiembre y tendió a la disminución desde septiembre con valores mínimos en enero y febrero de 2018.

Las variables en general mostraron fluctuaciones temporales que no concuerdan de forma total con el comportamiento anual de la temperatura. La producción foliar diaria presentó el valor máximo en abril, lo que no coincide con los máximos de temperatura en julio, mientras que los valores mínimos de ambas variables se registraron en enero (Fig. 6). Por otra parte, la biomasa seca de las epífitas fluctuó de manera contraria a la temperatura. En julio se encontró el valor mínimo de la

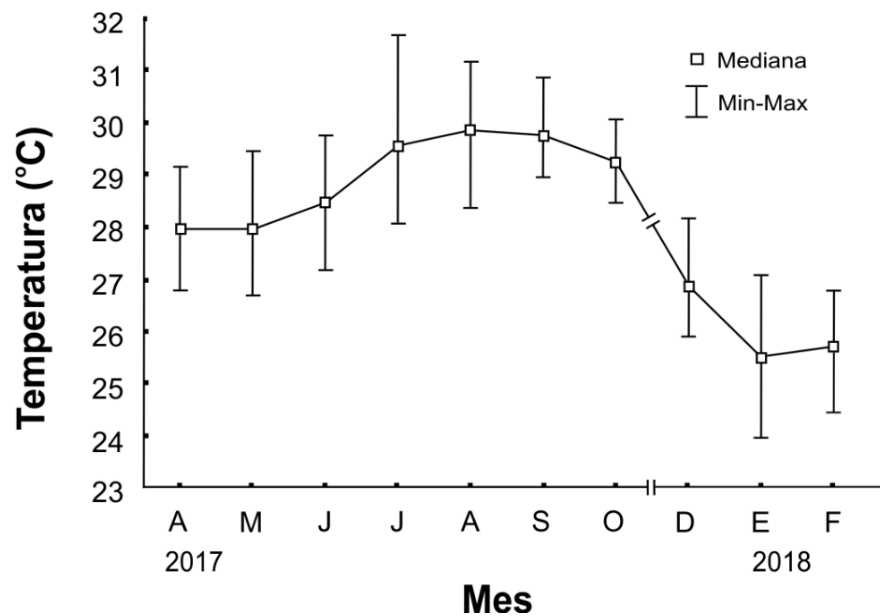


Fig. 5. Variación temporal de la temperatura del mar desde abril de 2017 hasta febrero de 2018, aproximadamente a 800 m de la pradera estudiada.

biomasa seca de las epífitas y el máximo de esta variable abiótica (Fig. 7).

El porcentaje de hojas enteras, hojas sin ápice (no por causa de la herbivoría) y hojas con huellas por herbivoría varió significativamente durante el año de muestreo (Tabla 1). En julio se encontraron las mayores medianas de hojas con huellas por herbivoría y de hojas sin ápice, y por tanto, la menor mediana de hojas enteras. La menor mediana de hojas con huellas por herbivoría se encontró en abril de 2018, mientras que la menor mediana de hojas sin ápices se halló en abril de ambos años. Las mayores medianas de hojas enteras correspondieron a abril de 2017 y a enero de 2018 (Fig. 8).

DISCUSIÓN

El patrón estacional típico de la biomasa y la tasa de crecimiento en las praderas de pastos marinos en zonas templadas sigue los

cambios de la radiación solar y la temperatura, con un aumento en primavera, valores más altos durante los meses de verano, un subsecuente declive en otoño y valores mínimos en invierno (Lee *et al.*, 2007). En las regiones subtropicales y tropicales, la tendencia estacional es más débil y depende de otros factores ambientales locales tales como las precipitaciones y la hidrodinámica (Martínez-Daranas *et al.*, 2005; van Tussenbroek *et al.*, 2014).

El sensor de temperatura empleado en esta investigación registró los valores

Tabla 1. Resultado de la prueba Kruskal-Wallis para el análisis de las diferencias entre las medianas mensuales del porcentaje de hojas enteras, sin ápice (no por herbivoría) y con huellas de herbivoría (significativo para $p < 0,05$).

Variables	H	P
Hojas enteras (%)	13,65	0,01
Hojas sin ápice (%)	12,15	0,02
Hojas con herbivoría (%)	16,08	0,003

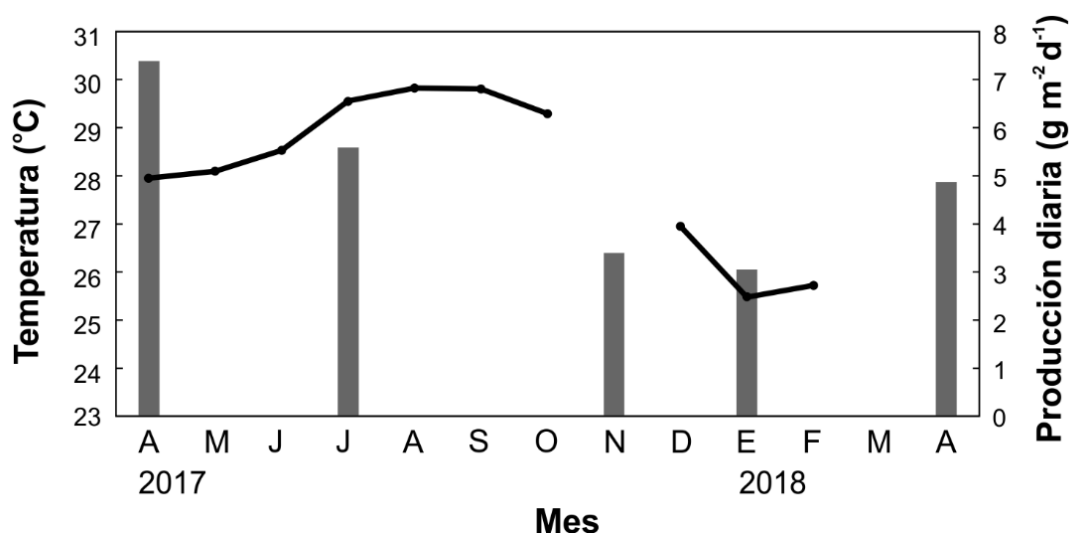


Fig. 6. Variación temporal de la temperatura del mar (línea) y la producción foliar diaria (barras) desde abril de 2017 hasta abril de 2018, no se encuentran los valores de temperatura de noviembre, marzo de 2018 y abril de 2018.

máximos para julio, mientras que los mínimos para el mes de enero. Aunque no se tuvieron mediciones de radiación solar en la zona de estudio, se ha observado que Cuba recibe altos valores durante todo el año, con los valores más altos de la

media mensual en los períodos abril-mayo y julio-agosto y los menores entre noviembre-enero, en la estación meteorológica Casablanca (a 30 km aproximadamente del área de estudio) (Campos y Vigón, 1989). Una tendencia semejante fue observada

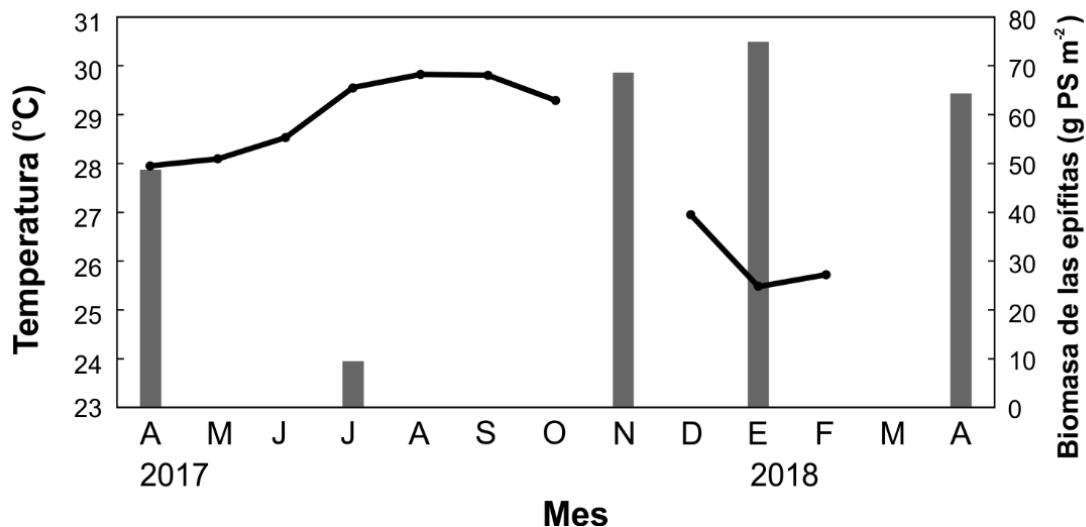


Fig. 7. Variación temporal de la temperatura del mar (línea) y la biomasa seca de las epífitas (barras) desde abril de 2017 hasta abril de 2018, no se encuentra los valores de temperatura de noviembre, marzo de 2018 y abril de 2018.

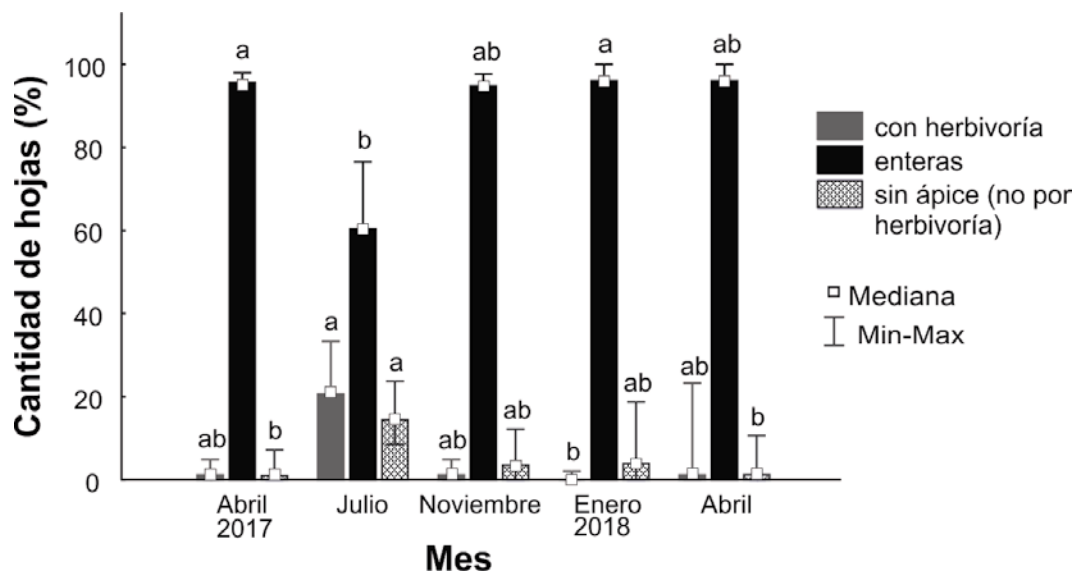


Fig. 8. Variación temporal del porcentaje de herbivoría, hojas sin ápice y enteras de *T. testudinum* en la pradera estudiada cada tres meses desde abril de 2017 hasta abril de 2018.

por Martínez-Daranas *et al.* (2005) y González (2016) en otras zonas de la costa norte de La Habana. Estas variaciones en la radiación solar dependen también de la nubosidad, la cual aumenta con el paso de diversos fenómenos meteorológicos, como tormentas tropicales (período lluvioso) o sistemas frontales (período poco lluvioso), donde enero presenta el mayor número de estos sistemas frontales (Bárcenas y Borrajero, 2012).

No sólo estos factores abióticos condicionan las respuestas temporales de los pastos marinos, sino que también pueden influir los procesos locales de origen natural o antrópico. Tanto los fenómenos meteorológicos naturales como la eutrofización pueden aumentar el contenido de nutrientes y generar turbidez en la columna de agua. Los pastos marinos muestran sensibilidad al estrés ambiental, lo que se evidencia en su plasticidad fenotípica (Gladstone-Gallagher *et al.*, 2018). El nitrógeno por lo general, es limitante en estos ecosistemas, pero cuando se encuentra en exceso provoca

cambios en la estructura y abundancia de las angiospermas marinas (Woodland *et al.*, 2015). La eutrofización por causas antropogénicas locales conduce al declive de los pastos marinos debido a que estimula el crecimiento explosivo de fitoplancton, macroalgas bentónicas y macroalgas epífitas filamentosas que limitan el paso de la luz a las macrófitas sumergidas (Yang *et al.*, 2018). En el presente trabajo, el manglar adyacente al área de estudio, así como los asentamientos urbanos en la línea de costa pueden estar contribuyendo a la entrada de nutrientes en la pradera. La presencia de *S. filiforme*, de algas filamentosas y de epífitas filamentosas sobre las hojas de *T. testudinum* evidencian la existencia de un aporte de nutrientes en el área. No obstante, no se observaron cambios considerables en la composición de la pradera que indiquen alto grado de eutrofización.

Los valores de biomasa foliar y densidad de haces de *T. testudinum* en la pradera estudiada se hallan entre los más altos del Caribe (van Tussenbroek *et al.* 2014).

La media anual de la biomasa foliar se encuentra en el rango reportado para el norte de La Habana por Martínez-Daranas *et al.* (2005) y es comparable con la media hallada por Buesa (1974) en la región noroccidental de la plataforma marina cubana. La densidad media de haces fue superior a las reportadas para otras áreas de Cuba (Martínez-Daranas *et al.* 2005, 2009, 2014; van Tussenbroek *et al.* 2014). No obstante, el tamaño de la unidad de muestreo en este estudio para la estimación de estas dos variables difiere de la empleada en los otros trabajos citados.

Aunque la biomasa foliar seca no varió de forma significativa en el período estudiado, según el análisis estadístico realizado, presentó sus valores máximos en julio y los menores en enero, lo que coincide con los valores máximos y mínimos de la temperatura. Por otra parte, la densidad de haces fue mayor en julio que en el resto de los meses. Esto difiere de los resultados de otras investigaciones realizadas en Cuba que hallaron valores superiores en estos dos parámetros entre marzo y abril y los menores valores entre enero y febrero (Buesa, 1974; Jiménez y Alcolado, 1989; Martínez-Daranas *et al.* 2005, 2009). Sin embargo, van Tussenbroek *et al.* (2014) plantean que la época de mayor crecimiento de esta especie para la región es más amplia y se encuentra entre marzo y agosto, mientras que la de bajo crecimiento entre septiembre y febrero, lo cual coincide con los resultados del presente trabajo.

Las diferencias entre las medias mensuales de la densidad de haces, el largo de las hojas y el IAF solo se encontraron en julio respecto al resto de los meses. En julio se halló el valor máximo de temperatura, lo que puede explicar las medias mayores en este mes para estas variables biológicas.

En enero no se encontraron valores mínimos para estas variables a pesar de ser un mes de baja radiación solar y el de menor valor de temperatura registrado en el año de muestreo.

Para el resto de las variables biológicas también se observan tendencias que no pueden ser explicadas de forma completa por los cambios en la temperatura y la radiación solar. La media anual de la producción foliar diaria se encuentra en el rango reportado para otra zona al norte de La Habana por Martínez-Daranas *et al.* (2005). La producción foliar diaria media y la tasa de reemplazo media presentaron máximos en abril de 2017 y mínimos en enero de 2018, lo cual concuerda con otros estudios cubanos que reportan los valores más altos y más bajos para abril-mayo y enero-febrero, respectivamente (Buesa, 1974; Jiménez y Alcolado, 1989; Martínez-Daranas *et al.* 2005, 2009). Las medias más altas de ambos parámetros coinciden con el momento que comienzan a aumentar la temperatura y la radiación solar, después del período de menor radiación, según lo reportado en la estación de Casablanca, y de menor temperatura promedio. La productividad de *T. testudinum* se ha visto en otros estudios que aumenta durante los meses primaverales, sin embargo, puede reducirse con las elevadas temperaturas en los meses correspondientes al verano (Martínez-Daranas *et al.* 2005, 2009). Esta especie, responde de forma positiva al aumento de las variables relacionadas con la actividad fotosintética, pero las altas temperaturas del agua inhiben el crecimiento (Lee *et al.*, 2007).

Por lo antes explicado, es de suponer que además de la temperatura y la radiación solar, otros factores ambientales determinaron la tendencia estacional de estas variables biológicas. Para algunas variables

es probable que las fluctuaciones en los factores abióticos no fueran lo suficientemente drásticas como para provocar cambios significativos durante el año. Entre los factores no estudiados que pudieran incidir en la variabilidad estacional de la producción foliar pudieran estar, la disponibilidad de nutrientes (Lee *et al.*, 2007), la incidencia de parámetros físicos como el oleaje (Martínez-Daranas *et al.*, 2005), o la reproducción sexual que demanda recursos a la planta (Kaldy y Dunton, 2000). Los valores comparativamente menores de la producción foliar diaria y la tasa de reemplazo encontrados para abril de 2018 respecto a los de abril de 2017, pueden ser explicados por el efecto del paso del huracán Irma a principios de septiembre de 2017. Si bien su trayectoria no pasó por el área de estudio, provocó un fuerte oleaje en toda la costa norte de La Habana, lo que pudo causar daños físicos en las hojas y resuspensión en los sedimentos. Este huracán también pudo haber incidido en la respuesta temporal de las variables analizadas anteriormente, pero el impacto ocasionado no fue notable dos meses después, en el muestreo de noviembre de 2018.

El epifitismo puede influir de forma negativa sobre las variaciones temporales en la producción foliar de los pastos marinos. La comunidad de epífitas puede llegar a representar el 50 % de la biomasa en pie en una pradera marina y contribuir entre el 40 y el 60 % a la producción primaria en estos ecosistemas (Borowitzka *et al.*, 2006). En una pradera de *Thalassia*, pueden llegar a contribuir hasta el 24% de la biomasa foliar total (van Tussenbroek *et al.*, 2006). En la pradera estudiada, la media anual de la biomasa seca de las epífitas representó aproximadamente el 25,2% de la biomasa total media anual. No obstante, se debe

tener en cuenta que no se realizó descalcificación, lo que podría sobreestimar este valor en comparación a los hallados en otros estudios. En este estudio, la biomasa seca de las epífitas fue menor en julio y el valor máximo se encontró en enero. Para otras regiones tropicales y subtropicales se ha observado que la biomasa de las epífitas sobre *T. testudinum* aumenta durante los meses de invierno, mientras que disminuye con las altas temperaturas (Frankovich y Zieman, 2005), similar a lo hallado en esta investigación. Resulta interesante que la biomasa seca de las epífitas presentó una variación temporal contraria a la tasa de producción diaria, la tasa de reemplazo y el IAF. En julio se encontró la mayor media del IAF, y con ello, mayor superficie para disponible para el asentamiento de las epífitas; pero en este mes la tasa de producción diaria y de reemplazo fueron también mayores, lo que implicó mayor recambio del tejido foliar, lo que ratifica que estos parámetros ejercen control sobre la carga de epífitas (Peterson *et al.*, 2007; Prado, 2018). Otros factores que no fueron analizados en este trabajo y que pueden explicar estas diferencias son la disponibilidad de nutrientes y los mesoherbívoros que se alimentan de las epífitas (Peterson *et al.*, 2007; Prado, 2018) como controles de abajo hacia arriba y de arriba hacia abajo, respectivamente.

Por la forma de semicírculo de las cicatrices observadas en las hojas de *T. testudinum* se infiere que fueron dejadas por peces herbívoros en el transcurso del tiempo de muestreo (Molina-Hernández y van Tussenbroek, 2014). No se tiene información sobre las especies de peces herbívoros asociados al pastizal. No obstante, un estudio realizado en febrero y marzo de 2018 en la cresta arrecifal adyacente al área, arrojó que para esta fecha existió una media

aproximada de 25 peces herbívoros por cada 60 m² (Delfín, 2018). No se encontraron marcas en las hojas dejadas por erizos, pero se observaron varios individuos fuera del área de experimentación. La diversidad y densidad de erizos no se tuvo en cuenta en este estudio. Dentro del área de muestreo no se observaron tortugas verdes, ni se hallaron huellas en las hojas de *T. testudinum* producidas por la mordeduras de estos megaherbívoros.

En la presente investigación se hallaron flores y frutos en abril de 2017 y de 2018. Estos frutos se han encontrado en un estadio primario (< 20-25 mm; van Tussenbroek *et al.*, 2006), o sea, no se encontraron en este mes en su tamaño potencial. En la mayoría de las localidades donde se ha estudiado la floración de *T. testudinum* se ha encontrado que es claramente estacional (van Tussenbroek *et al.*, 2006). La estación reproductiva varía para cada área, pero en general se encuentra entre marzo y septiembre (van Tussenbroek *et al.*, 2006). En el caso del Golfo de México, la estación reproductiva va de marzo a octubre, con máximos para la producción de flores y frutos en abril y julio, respectivamente (van Tussenbroek *et al.*, 2010). Los meses en los que se han encontrado flores en la plataforma noroccidental de Cuba son abril y mayo y los frutos en julio (Buesa 1974).

La reproducción sexual permite que se incremente la variabilidad genética y posibilita la estabilidad a largo plazo de las poblaciones de pastos marinos (van Tussenbroek *et al.*, 2010). Determinar la estación reproductiva en el área de estudio permite tomar medidas para reforzar la conservación de las estructuras reproductivas y vegetativas durante dicho período. Se debe profundizar en el estudio de la reproducción en futuras investigaciones.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUILERA, L. (2017). *Cartografía de la distribución espacial del pasto marino en el PNP "Rincón de Guanabo", La Habana*. (Tesis presentada en opción al grado académico de Licenciado en Geografía). Facultad de Geografía, Universidad de La Habana, Cuba.
- BÁRCENAS CASTRO, M. y BORRAJERO MONTEJO, I. (2012). Análisis del comportamiento del gradiente de radiación en Cuba. *Rev. Cub. Meteorol.*, 18(2), 125- 137.
- BARRY, S. C., BIANCHI, T. S. SHIELDS, M. R., HUTCHINGS, J. A., JACOBY, C. A & FRAZER, T. K. (2018). Characterizing blue carbon stocks in *Thalassia testudinum* meadows subjected to different phosphorus supplies: A lignin biomarker approach. *Limnol. Oceanogr.*, 1–17. doi: 10.1002/lno.10965
- BOROWITZKA, M. A., LAVERY, P. & VAN KEULEN, M. (2006). Epiphytes of seagrasses. En A. W. D. Larkum, R. J. Orth and C. M. Duarte (Eds.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (pp: 441-461). The Netherlands: Springer.
- BORUM, J., DUARTE, C. M., KRAUSE-JENSEN, D. & GREVE, T. M. (2004). *European seagrasses: an introduction to monitoring and management*. The M&MS project. Copenhagen.
- BUESA, R. J. (1974). Population and biological data on turtle grass (*Thalassia testudinum* König, 1805) on the northwestern Cuban shelf. *Aquaculture*, 4, 207–226. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(74\)90035-0](https://doi.org/10.1016/0044-8486(74)90035-0).
- BUESA, R. J. (1975). Population biomass and metabolic rates of marine angiosperms on the northwestern Cuban shelf. *Aquat. Bot.* 1, 11–23. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(75\)90004-2](https://doi.org/10.1016/0304-3770(75)90004-2).

- CAMPOS MAZORRA, A. A. y VIGÓN DEL BUSTO, F. A. (1989). Mapas de la media de la suma diaria de la radiación global y de la suma anual de la insolación para la República de Cuba. *Atlas Nacional de Cuba*. Instituto de Geografía de Cuba, Instituto Cubano de Geodesia y Cartografía. Academia de Ciencias de Cuba. La Habana. Sección Clima, pp. VI. 1.1.4.
- CARICOMP (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*. Mona, Kingston, Jamaica, CARICOMP Management Center, University of the West Indies, Mona, Kingston, Jamaica y Florida Institute of Oceanography, University of South Florida, St. Petersburg Florida, U.S.A..
- DELFIN, S. (2018). *Diversidad de organismos herbívoros en dos crestas arrecifales de la región noroccidental de Cuba*. (Tesis presentada en opción al grado académico de Licenciado en Biología). Facultad de Biología, Universidad de La Habana, Cuba.
- DUARTE, C. M., FOURQUREAN, J. W., KRAUSE-JENSEN, D. & OLESEN, B. (2006). Dynamics of Seagrass Stability and Change. En A. W. D. Larkum, R. J. Orth and C. M. Duarte (Eds.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (pp. 271-294). The Netherlands: Springer.
- DUARTE, C. M., LOSADA, I. J., HENDRIKS, I. E., MAZARRASA, I. & MARBÀ, N. (2013). The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation. *N. Climate.*, 3, 961-968. doi: 10.1038/NCLIMATE1970
- DUARTE, C. M. & KRAUSE-JENSEN, D. (2017). Export from Seagrass Meadows Contributes to Marine Carbon Sequestration. *Front. Mar. Sci.*, 4(13), 1-7. doi: 10.3389/fmars.2017.00013
- ENRÍQUEZ, S., & SCHUBERT, N. (2014). Direct contribution of the seagrass *Thalassia testudinum* to lime mud production. *N. Comms.*, 5, 3835. doi: 10.1038/ncomms4835
- FRANKOVICH, T. A. & ZIEMAN, J. C. (2005). A temporal investigation of grazer dynamics, nutrients, seagrass leaf productivity, and epiphyte standing stock. *Estuaries*, 28(1), 41-52.
- GLADSTONE-GALLAGHER, R. V., HUGHES, R. W., DOUGLAS, E. J. & PILDITCH, C. A. (2018). Biomass-dependent seagrass resilience to sediment eutrophication. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 501, 54-64.
- GONZÁLEZ SÁNCHEZ P. M. (2016). *Variaciones temporales de las comunidades de macroalgas en el sublitoral rocoso somero del municipio Playa, Cuba*. (Tesis presentada en opción al grado académico de Máster en Biología Marina y Acuicultura con Mención en Ecología Marina). Centro de Investigaciones Marinas. Universidad de La Habana, La Habana.
- JIMÉNEZ, C. y ALCOLADO, P. M. (1989). Comportamiento estacional de la biomasa vegetal en un seibadal en Cuba. *Acta Bot. Cub.*, 71, 1-10.
- KALDY J. E. & DUNTON K. H. (2000). Above and below-ground production, biomass and reproductive ecology of *Thalassia testudinum* (turtle grass) in a subtropical coastal lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 193, 271-283.
- LAMB, J. B., VAN DE WATER, J. A. J. M., BOURNE, D. G., ALTIER, C., HEIN, M. Y., FIORENZA, E. A., ... HARVELL, C. D. (2017). Seagrass ecosystems reduce exposure to bacterial pathogens of humans, fishes, and invertebrates. *Science*,

- 355, 731–733. doi.org/10.1126/science.aal1956
- LEE K.-S., PARK, S. R. & KIM, Y. K. (2007). Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 350, 144-175.
- LIQUETE, C., PIRODDI, C., DRAKOU, E. G., GURNEY, L., KATSANEVAKIS, S., CHAREF, A. & EGOH, B. (2013). Current Status and Future Prospects for the Assessment of Marine and Coastal Ecosystem Services: A Systematic Review. *PLoS ONE* 8(7), e67737. doi: 10.1371/journal.pone.0067737
- MACREADIE, P. I., BAIRD, M. E., TREVATHAN-TACKETT, S. M., LARKUM, A. W. D. & RALPH P. J. (2014). Quantifying and modelling the carbon sequestration capacity of seagrass meadows: A critical assessment. *Mar. Pollut. Bull.*, 83, 430–439. doi: 10.1016/j.marpolbul.2013.07.038
- 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 Nuevititas Bay, Cuba. *Rev. Mar. Cos.*, 1, 9-27.
- MARTÍNEZ-DARANAS, B., HERNÁNDEZ, A. y VALDÉS, J. A. (2014). RESULTADOS DEL PROGRAMA DE pastos marinos. En A. Hernández (ed.). *Estado actual de la biodiversidad marino-costera en la región de los Archipiélagos del Sur de Cuba* (pp: 51–58). Centro Nacional de Áreas Protegidas, La Habana, Impresos Dominicanos s.r.l..
- 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.
- MOLINA-HERNÁNDEZ, A. L. & VAN TUSSENBROEK, B. I. (2014). Patch dynamics and species shifts in seagrass communities under moderate and high grazing pressure by green sea turtles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 517, 143-157.
- NORDLUND, L. M., JACKSON, E. L., NAKAOKA, M., SAMPER-VILLARREAL, J., BECA-CARRERERO, P. & CREED, J. C. (2017). Seagrass ecosystem services – What's next? *Mar. Pollut. Bull.* doi:10.1016/j.marpolbul.2017.09.014
- PAUL, M. (2017). The protection of sandy shores - can we afford to ignore the contribution of seagrass? *Mar. Pollut. Bull.* doi: org/10.1016/j.marpolbul.2017.08.012.
- PETERSON, B. J., FRANKOVICH, T. A. & ZIEMAN, J. C. (2007). Response of seagrass epiphyte loading to field manipulations of fertilization, gastropod grazing and leaf turnover rates. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.*, 349, 61-72.
- PRADO, P. (2018). Seagrass epiphytic assemblages are strong indicators of agricultural discharge but weak indicators of host features. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 204 (140), e148. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.02.026.
- ROMERO, J., LEE, K-S., PÉREZ, M., MATEO, M. A. & ALCOVERRO, T. (2006). Nutrient dynamics in seagrass ecosystems. En A. W. D. Larkum, R. J. Orth & C. M. Duarte (Eds.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (pp. 227-254). Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- SHORT, F. T., POLIDORO, B., LIVINGSTONE, S. R., CARPENTER, K. E., BANDEIRA, S., BUJANG, J. S., ... ZIEMAN, J. C. (2011). Extinction risk assessment of the world's seagrass species. *Biol. Conserv.*, 144(7), 1961-1971.

- StatSoft Inc. (1996). STATISTICA for Windows. Tulsa, OK, USA.
- UNSWORTH, R. K. F., COLLIER, C. J., HENDERSON, G. M. & MCKENZIE, L. J. (2012). Tropical seagrass meadows modify seawater carbon chemistry: implications for coral reefs impacted by ocean acidification. *Environ. Res. Lett.*, 7, 024026. doi: org/10.1088/1748- 9326/7/2/024026.
- VAN TUSSENBROEK, B. I. (1995). *Thalassia testudinum* leaf dynamics in a Mexican Caribbean coral reef lagoon. *Mar. Biol.*, 122, 33-40.
- VAN TUSSENBROEK, B. I., VONK, J. A., STAPEL, J., ERFTEMEIJER, P. L. A., MIDDELBURG, J. J., & ZIEMAN, J. C. (2006). The biology of *Thalassia*: paradigms and recent advances in research. En A. W. D. Larkum, R. J. Orth & C. M. Duarte (Eds.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (pp. 409-439). The Netherlands: Springer.
- VAN TUSSENBROEK B. I., BARBA SANTOS M. G., RICARDO WONG J. G., VAN DIJK J. K. y WAYCOTT M. (2010). *Guía de los pastos marinos tropicales del Atlántico oeste*, México, D. F., UNAM.
- VAN TUSSENBROEK, B. I., CORTÉS, J., COLLIN, R., FONSECA, A. C., GAYLE, P. M. H., GUZMÁN, H. M., ... WEIL, E. (2014). Caribbean-wide, long-term study of seagrass beds reveals local variations, shifts in community structure and occasional collapse. *PLoS ONE*, 9(3), e90600. doi:10.1371/journal.pone.0090600.
- WAYCOTT, M., DUARTE, C. M., CARRUTHERS, T. J. B., ORTH, R. J., DENNISON, W. C., OLYARNIK, S., ... WILLIAMS, S. L. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems, *PNAS*, 106, 12377–12381.
- WOODLAND, R. J., THOMSON, J. R., MAC NALLY, R., REICH, P., EVRARD, V., WARY, F. Y., ... COOK, P. L. M. (2015). Nitrogen loads explain primary productivity in estuaries at the ecosystem scale. *Limnol. Oceanogr.*, 60, 1751-1762.
- YANG, X., ZHANG, P., HUA, W. LI, C., ZHANG, X. & HE, P. (2018). Evaluation of four seagrass species as early warning indicators for nitrogen overloading: Implications for eutrophic evaluation and ecosystem management. *Sci. Tot. Env.*, 635, 1132-1143.
- ZIEMAN, J. C. (1974). Methods for the study of the growth and production of turtle grass, *Thalassia testudinum* König. *Aquaculture*, 4, 139-143.

COMO CITAR ESTE ARTÍCULO

Gómez González, E. E., Ramos-Romero, A., Volta Rodríguez, R. y Martínez-Daranas, B. (2019). Variación temporal de la productividad foliar de *Thalassia testudinum* K. D. Koenig en una pradera del Rincón de Guanabo, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 39 (1), 21-38.