

TESIS DE DIPLOMA

Ecología y modelación de la dinámica de grupos morfo- funcionales de macroalgas en pastos marinos al Norte de Ciego de Ávila, Cuba



Dailé Avila Alonso

Santa Clara, 2011



Universidad Central Marta Abreu de Las Villas
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Departamento de Biología

Tesis de Diploma

Ecología y modelación de la dinámica de grupos morfo-funcionales de macroalgas en pastos marinos al Norte de Ciego de Ávila, Cuba

Dailé Avila Alonso

Tutores: M.Sc. Mayrene Guimaraes Bermejo¹

Dr.C. Rolando Cárdenas Ortiz²

Santa Clara, 2011

¹ Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros de Cayo Coco, Morón, Ciego de Ávila
mayrene@ciec.fica.inf.cu

² Departamento de Física. Universidad Central Marta Abreu de Las Villas.
Carretera a Camajuaní km 5.5
rcardenas@uclv.edu.cu

Agradecimientos

Deseo agradecer primeramente a mi familia por su amor, apoyo y colaboración. A todas las personas que han contribuido a mi formación desde los primeros años escolares, quienes me guiaron por el camino de la investigación.

Agradezco a mis tutores Mayrene Guimaraes y Rolando Cárdenas por confiar en mí y darme la oportunidad de realizar este trabajo. A todos los trabajadores del Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros de Cayo Coco por la ayuda brindada. A los técnicos, choferes, y profesionales del recinto y de manera especial a Ramona y Raúl.

Agradezco a todos mis compañeros de grupo y profesores de la carrera por enfrentar los desafíos de estos primeros 5 años de la carrera de Biología en la Universidad Central de Las Villas. A mis amigos: Rosa María y familia, Lizzoe, Stephen, Lili y Yoana, por su apoyo. A Roberto y familia por su ayuda, en los últimos momentos.

Dedicado

A mi familia, especialmente a mi madre

Resumen

Los pastos marinos constituyen uno de los ecosistemas de mayor valor en la biosfera y de los más amenazados globalmente. Entre los organismos asociados a los pastos marinos se encuentran las macroalgas, junto a las cuales integran el macrofitobentos. Con el objetivo de caracterizar el macrofitobentos asociado a los pastos marinos y modelar la evolución del mismo en dos localidades al Norte de Ciego de Ávila se determinaron las variaciones de biomasa de los grupos morfo-funcionales de macroalgas, su correlación con las variables ambientales (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y precipitaciones) y se determinó por modelo matemático la estabilidad del pasto marino. Los muestreos se realizaron mensualmente (marzo de 2010-febrero de 2011), utilizando marco cuadrado de 25 cm de lado y se tomaron 15 unidades de muestreo en cada sitio. Para la modelación, a partir de las ecuaciones de Biber *et al.* 2004, se determinó un nuevo procedimiento para la estabilidad del ecosistema. La laguna tuvo menor diversidad algal (13 géneros) y mayor biomasa total (2706,05 g/m²), determinado por el aporte de las calcáreas articuladas, mientras que la playa fue un poco más diversa (26 géneros) y menos productiva (1859,13 g/m²). Se determinaron cinco grupos morfo-funcionales: macrófitas corticadas, coriáceas, calcáreas articuladas, filamentosas y foliosas y globosas. Los grupos corticadas, filamentosas y calcáreas articuladas presentaron variaciones espacio-temporales. Los picos máximos estuvieron en verano debido al enriquecimiento producto del arrastre por las lluvias y los mínimos en primavera. Las variaciones espaciales estuvieron dadas fundamentalmente por las diferencias entre las localidades en cuanto a régimen hidrodinámico y nutrientes. La biomasa de las corticadas y filamentosas mostró correlación con valores elevados de salinidad y oxígeno disuelto y las calcáreas articuladas y coriáceas lo fueron para valores elevados de temperatura y precipitaciones. Se determinaron dos puntos de equilibrio del pasto marino: uno inestable, donde la biomasa se iguala a cero y otro estable, donde se igualan las tasas de crecimiento y mortalidad. Se obtuvieron las fracciones f_i y f_r que constituyen pesos estadísticos en las ecuaciones de transformación de grupos funcionales a grupos morfo-funcionales. Las biomásas más cercanas al equilibrio se encontraron en los meses con valores ambientales favorables para cada grupo en particular.

Palabras claves: biomasa, estabilidad, grupos morfo-funcionales, macroalgas, pastos marinos, variables ambientales.

Abstract

Seagrass are recognized as one of the most valuable and threatened ecosystems worldwide. In order to characterize and model the evolution of the macrophytobenthos associated to the seagrass in two localities of the northern coast of Ciego de Avila, the biomass variations of different macroalgae morpho-functional groups were determined as well as its correlation with environmental variables such as: salinity, temperature, oxygen dissolved, and precipitation. Ecosystem stability was determined by using a mathematical model. Surveys were conducted on a monthly basis from March 2010 to February 2011 by using a 25-cm-square and 15 sampling units were placed per site. For modeling purpose, a new procedure was performed taking into account Biber et al. 2004 equations. The lagoon showed a comparatively low diversity (13 macroalgae genera), but high biomass values (2706, 05 g/m²) owing to the calcareous articulate contributions. On the contrary, the sandy beach exhibited a higher diverse (26 genera) but lower productivity (1859, 13 g/m²). Up to five morpho-functional groups were identified: coarsely-branched, thick-leathery, jointed-calcareous, sheet and filamentous. Groups including the coarsely-branched, filamentous and jointed-calcareous showed spatiotemporal variations; with highest biomass values recorded in summer because of an increased nutrient level from precipitations and lowest figures during spring. Spatial variations were best explained by the differences of nutrients and hydrodynamic regimes between sampling sites. The coarsely-branched and filamentous biomasses were correlated with high salinity and dissolved oxygen, meanwhile jointed-calcareous and thick-leathery group's biomasses were correlated with high temperature and precipitation. Two equilibrium points were determined for the seagrass ecosystem; a stable point defined as when mortality and growth rates evened out, and an unstable where biomass equaled to zero. Fractions f_f and f_r were obtained as statistics in the transformation equations from functional groups to morpho-functional groups. Biomass values near the equilibrium point were recorded during months when the environmental variables reached optimal levels for each morpho-functional group.

Keywords: biomass, equilibrium, morpho-functional group, macroalgae, seagrass, environmental factor.

Tabla de Contenido

1. Introducción	1
2. Revisión bibliográfica	3
2.1. Pastos marinos	3
2.1.1. Distribución, diversidad y abundancia	3
2.1.2. Bienes y servicios ambientales	5
2.1.3. Amenazas y factores de estrés	7
2.2. Algas	9
2.2.1. Diversidad, distribución y abundancia	10
2.2.2. Factores ambientales que influyen en el crecimiento de las algas	11
2.2.3. Importancia ecológica	14
2.2.4. Grupos morfo-funcionales	15
2.3. Modelación matemática de ecosistemas marinos	17
3. Materiales y Métodos	19
3.1. Área de estudio	19
3.2. Colecta de datos y procesamiento de laboratorio	20
3.3. Análisis estadístico	21
3.4. Modelación matemática del pasto marino	22
3.4.1. Puntos de equilibrio del ecosistema y su estabilidad	23
3.4.2. Procedimiento para calcular biomasa de equilibrio estable de GMF	24
3.4.3. Variación de la función ambiental de equilibrio	28
4. Resultados	29
4.1. Composición de especies y biomasa	29
4.2. Variables ambientales	33
4.3. Relación entre biomasa y variables ambientales	34
4.4. Modelo matemático	36
4.4.1. Puntos de equilibrio del ecosistema y su estabilidad	36
4.4.2. Biomasa de equilibrio estable de GMF	38
4.4.3. Variación de la función ambiental de equilibrio	40
5. Discusión	41
5.1. Composición de especies y biomasa	41
5.2. Relación entre biomasa y variables ambientales	43
5.3. Modelo matemático	45
6. Conclusiones	48
7. Recomendaciones	49
8. Literatura citada	50
9. Anexos	



1. Introducción

Los pastos marinos están considerados entre los ecosistemas de mayor valor en la biosfera debido a las funciones que realizan y los servicios que brindan (Hemminga y Duarte 2000), sin embargo experimentan en la actualidad tasas de declinación del 5 % año⁻¹ (Waycott *et al.*, 2009). Se caracterizan por el predominio de las angiospermas marinas, únicas representantes de este grupo de plantas que han evolucionado para adaptarse a condiciones de inmersión permanente en el medio marino (den Hartog y Phillips, 2001). Entre los organismos asociados a los pastos marinos se encuentran las macroalgas, junto a las cuales integran el macrofitobentos (plantas bentónicas mayores de 1 cm) (Littler y Littler, 2000).

Las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y ecológicas de las macroalgas forman grupos morfo-funcionales (GMF) que se relacionan con el nivel de disturbio encontrado en el ambiente, estos grupos pueden ser utilizados como indicadores de la calidad ambiental de los ecosistemas (Littler y Littler, 1983; Littler y Littler, 1984; Steneck y Dethier, 1994).

El empleo de los grupos morfo-funcionales de macroalgas ha sido poco utilizado en estudios ecológicos de los pastos marinos (Martínez-Daranas, 2007) y de igual forma la utilización de modelos matemáticos que permitan describir los procesos en el ecosistema y las principales tendencias. Sólo se cuenta con la contribución de Biber *et al.* (2004), quienes trabajaron con grupos funcionales de macroalgas, clasificados según sus formas de vida.

En Cuba el macrofitobentos constituye el principal elemento de producción primaria en la plataforma, integrado fundamentalmente por la fanerógama marina *Thalassia testudinum* Banks ex König. Los pastizales ocupan más del 50% de la plataforma (Vales *et al.*, 1998) y actualmente se encuentran sometido a una serie de amenazas y factores de estrés que han provocado su extensiva eliminación o deterioro en varias áreas del territorio nacional, como son: la Bahía de Buena Vista, Los Perros, Jigüey y la Ensenada de La Broa (Martínez-Daranas y Alcolado, s.a.).



Los primeros estudios sobre el macrofitobentos en la cayería norte de Ciego de Ávila se realizaron en 1990 con el estudio integral de la zona con fines turísticos (ACC/ICGC, 1990), donde se brindó un primer inventario de especies y sus principales asociaciones. Luego, en 1992 se realizaron estudios de dinámica del fitobentos en cada una de las playas de los cayos Guillermo, Coco y Paredón Grande; posteriormente se realizaron otros relacionados con la ecología, sistemática y aprovechamiento de este recurso (Zúñiga y González, 1996; Zúñiga *et al.* 1996) y como parte del proyecto GEF/PNUD Sabana-Camagüey (Martínez-Daranas *et al.*, 2007), se realizaron estudios fundamentalmente sobre el estado de salud de los pastos marinos. No existen en el área antecedentes de estudios ecológicos, donde se utilicen grupos morfo-funcionales de macroalgas en pastos marinos.

Teniendo en cuenta las declinaciones actuales que experimentan los pastos marinos, el carácter predictor de los grupos morfo-funcionales de macroalgas, la utilidad de los modelos matemáticos para predecir la evolución ecosistémica y el vacío que existe sobre el tema en el área de estudio, este trabajo asume como objetivo general:

- Caracterizar el macrofitobentos asociado a los pastos marinos y modelar la evolución del mismo en dos localidades al norte de Ciego de Ávila.

Y como objetivos específicos:

- Determinar las variaciones de biomasa en grupos morfo-funcionales de macroalgas.
- Determinar variables físico-químicas con influencia en la biomasa de los GMF de macroalgas.
- Determinar mediante modelo matemático la estabilidad del ecosistema pastos marinos en la plataforma cubana.



2. Revisión bibliográfica

2.1. Pastos marinos

Los pastos marinos o praderas marinas, son extensas áreas de fondos marinos no consolidados (fangosos, areno-fangosos y fango-arenosos) donde habitan principalmente plantas superiores (angiospermas), las que desarrollan enteramente su ciclo vital sumergidas en el agua de mar, incluyendo floración, polinización, dispersión de las semillas y germinación (Hemminga y Duarte 2000).

Las angiospermas marinas son plantas vasculares. Poseen un sistema de raíces llamado rizoma rastrero del cual nacen raicillas pequeñas y tallos cortos con hojas verdes alargadas. Las hojas son soportadas por la columna de agua, las raíces y rizomas unen a la planta al sedimento y su sistema vascular y lagunar facilita el transporte e intercambio de fluidos y gases respectivamente. Los nutrientes son tomados del sedimento por las raíces y transportados hacia el meristemo y hojas en crecimiento. Las hojas por sí mismas también pueden absorber nutrientes y son la principal estructura para absorber CO₂ y otras formas de carbono inorgánico disuelto de la columna de agua (Björk *et. al.*, 2008).

Las angiospermas marinas también se propagan vegetativamente por elongación del rizoma, así una pradera puede ser un único clon resultado de una semilla. Tanto la reproducción sexual y el crecimiento vegetativo son críticos para la propagación y mantenimiento de las praderas de pasto marino (Hemminga y Duarte, 2000).

2.1.1. Distribución, diversidad y abundancia

Las angiospermas marinas comprenden menos del 0,02 % de la flora de angiospermas, representadas por un pequeño número de especies comparadas con otros grupos de organismos marinos (Hemminga y Duarte, 2000).



Las angiospermas marinas comprenden 5 familias: Hydrocharitaceae, Cymodoceaceae, Posidoniaceae, Zosteraceae y Ruppiaceae y 12 géneros (Björk *et al.*, 2008). No existe un número único de especies, debido a la utilización de nuevas herramientas para el análisis genético en la identificación taxonómica de los individuos, la clasificación de determinadas especies está sometida a disputas taxonómicas. Por ello en la literatura puede encontrarse diferentes datos, según Suárez (2006) existen 45 especies, según Hemminga y Duarte (2000) 50 especies y según Björk *et al.* (2008) 60 especies.

La pequeña representatividad de la flora de pastos marinos es considerada un indicador de su reciente origen, pero según el registro fósil y evidencias indirectas remontan el origen de los mismos cercano al del resto de las angiospermas (Hemminga y Duarte, 2000). Se estima que comenzaron a colonizar el ambiente marino aproximadamente 100 millones de años atrás en el Cretáceo; actualmente se localizan en todas las zonas costeras del mundo excepto en la Antártica, probablemente porque el hielo flotante impide el desarrollo de este ecosistema (*op. cit.*).

La cobertura mundial de pastos marinos es estimada actualmente de 177,000 km² (Björk *et al.*, 2008). En la plataforma insular constituyen el biotopo más extendido (más del 50%), sobre todo en las zonas noroccidental y suroccidental (Vales *et al.*, 1998).

Para el estudio de la distribución de los pastos marinos a nivel mundial se ha realizado una división global en zonas biogeográficas. La cantidad, localización y nombre de las zonas varía en la literatura disponible sobre el tema, de esta manera Hemminga y Duarte (2000) plantean la existencia de 9 biorregiones, y Short *et al.* (2007) 6 biorregiones.

En Cuba aparecen las especies de angiospermas marinas: *T. testudinum* (hierba de tortuga), *Syringodium filiforme* Kützing in Hohenacker (hierba de manatí), *Halodule wrightii* Ascherson, *Halophila decipiens* Ostenfeld y *H. engelmanni* Ascherson y como angiosperma sumergida con amplios rangos de



tolerancia a la salinidad *Ruppia marítima* Linnaeus. La primera domina en todas las zonas de Cuba, formando los principales pastizales marinos y en lugares afectados por altas salinidades o en médanos muy bajos sometidos a altas temperaturas, suele dominar *H. wrightii* (Alcolado, 2006).

El 69,6% de la biomasa orgánica del macrofitobentos en la plataforma noroccidental está constituido por *T. testudinum*, con una tasa metabólica equivalente a 56,4% de la fotosíntesis y 55,1% de la respiración total (Buesa, 1974a), además tiene una alta tasa de crecimiento y regeneración, según Buesa (1974) los seibadales de *T. testudinum* de la región noroccidental se duplican cada 57-86 días (Buesa, 1974b).

En este ecosistema viven, además de los vegetales superiores antes señalados, numerosas especies de algas. También es muy común la presencia de pequeños parches de arena, cuyos límites forman casi siempre zanjas poco profundas, que le sirven a menudo de refugio a un gran número de especies de peces, crustáceos, moluscos, entre otros (Suárez, 2006).

2.1.2. Bienes y servicios ambientales

En el pasado, los pastos marinos fueron valorados por su uso directo con diversos fines. Este uso directo tiene una historia antigua que continúa hasta nuestros días, aunque a una escala menor (Hemminga y Duarte, 2000).

Han sido empleados como alimento por antiguos pobladores de la costa del Pacífico Noroeste y al Sudeste de Asia por su contenido de oligonutrientes (calcio, hierro y fósforo). En los siglos XVII y XVIII la semilla de *Zostera marina* L. fue considerada el principal recurso alimentario en Indias y California y fuente para la obtención de sal en numerosas regiones de Europa, una práctica que se desarrolló hasta el siglo IX (*op. cit.*).

Las angiospermas marinas han sido utilizadas en la fabricación de fertilizantes naturales y rellenos de colchón (pues habitualmente no atraen ácaros e



insectos que son atraídos por otros rellenos naturales), en la construcción de paredes, cubiertas de casas y diques en zonas costeras, así como en la medicina tradicional en países del Mediterráneo y África en el tratamiento de patologías cutáneas (Björk *et al.*, 2008).

La apreciación actual de los pastos marinos concierne, no tanto al valor de uso directo, sino a los servicios que provee al funcionamiento de los sistemas costeros y a la humanidad. El valor de los pastos, ha cambiado en el tiempo y el lugar. La primera aproximación del valor de los bienes y servicios que prestan ha sido estimado en el orden de US \$19,000 ha⁻¹ año⁻¹, tomando como referencia solamente su importancia en el reciclaje de nutrientes (Costanza *et al.*, 1997).

Las estimaciones de la producción primaria de las praderas de pastos marinos indican un promedio sobre 1012 g DW m⁻² yr⁻¹ cuando se tiene en cuenta la producción de las raíces, por lo que son considerados como uno de los ecosistemas más productivos de la biosfera. Además producen gran cantidad de oxígeno y regulan el ciclo global del carbono (Hemminga y Duarte, 2000).

Este ecosistema constituye una fuerte reserva ecológica de materia y energía en forma de biomasa, parte de la cual es exportada a los arrecifes y al océano aumentando la productividad de éstos biotopos (Björk *et al.*, 2008). Cuando las plantas mueren, sus hojas caen al fondo y se descomponen, formando una capa vegetal denominada detrito, de la cual se nutren numerosos pequeños organismos tales como bacterias, protozoos, hongos y crustáceos que posteriormente servirán de alimento a otros mayores (Duarte y Cebrián, 1996).

Los pastos marinos sirven de zonas de cría, refugio, reclutamiento y alimentación para muchas especies de moluscos, crustáceos, peces, tortugas y mamíferos (Hemminga y Duarte, 2000) y constituyen sustrato de organismos epibiontes como foraminíferos, colonias de briozoos, algas, entre otros (Ducker *et al.*, 1978).



Por otro lado mejoran la calidad del medio marino, pues disipan la energía del oleaje en las playas y retienen partículas suspendidas en el agua mejorando su transparencia. Además al actuar como estabilizadores del fondo evitan que el fango y la arena fina sean transportados hacia la costa o zonas profundas, previniendo la erosión de las playas y afectación de los arrecifes por sedimentación excesiva (Terrados y Duarte, 2000). Por otra parte las angiospermas y algas asociadas absorben los nutrientes del agua y los sedimentos, actuando como filtros.

2.1.3. Amenazas y factores de estrés

Desde que en 1970 se produce una rápida proliferación de las investigaciones sobre los pastos marinos, muchos han sido los reportes que corroboran el decline a gran escala de estos ecosistemas a nivel mundial, existiendo más de 40 áreas severamente afectadas en el mundo (Hermminga y Duarte, 2000).

Los pastos marinos tienen un alto grado de resistencia mecánica, sin embargo son sensibles a cualquier perturbación que afecte su fisiología. Son innumerable las causas que pueden provocar estrés en los pastos marinos, estas se resumen de manera general en dos categorías: causas naturales y causas antrópicas, reportándose más del 70 % de los casos para esta última (*op. cit*).

Entre las principales causas naturales que provocan el decline progresivo de los pastos marinos se encuentran: eventos geológicos y meteorológicos, como erupciones volcánicas, terremotos, tormentas y huracanes. Estos dos últimos pueden desenterrar las plantas por la acción mecánica de las olas o provocar inundaciones que producen arrastre de agua dulce con gran carga de sedimentos dando lugar a eutrofización y fluctuaciones salinas (Björk *et al* 2008).

La abundancia de los pastos marinos también es afectada por interacciones biológicas, tales como: competencia por los recursos (Duarte *et al.*, 2000; Davis



y Fourqurean, 2001), ciclos naturales de desarrollo y envejecimiento de las plantas, el herbivorismo, enfermedades (Björk *et al.*, 2008) y la acción de organismos que alteran los sedimentos (Dumbauld y Wyllie-Echeverría, 2003). Otro fenómeno natural que afecta las praderas de angiospermas marinas es la herbivoría, que puede estar relacionado con disturbios antropogénicos. Por ejemplo el aumento de la herbivoría por erizo de mar puede darse por reducción de la depredación por peces (los cuales fueron declinando por sobre pesca) y eutrofización. El aumento de la herbivoría pudiera propinar el decline total de las praderas en casos extremos (Björk *et al.*, 2008).

Entre las causas antropogénicas de la declinación de los pastos se destaca la eutrofización, fenómeno muy común y altamente desarrollado en el mundo. Se produce al aumentar la descarga de nutrientes (principalmente nitrógeno y fósforo) por residuales de la actividad humana como albañales, industrias y fertilización agrícola. El incremento de nutrientes en la columna de agua favorece el crecimiento masivo de epífitas, fitoplancton y macroalgas bénticas de crecimiento rápido (Smith, 2003) provocando un decrecimiento de la productividad de las angiospermas a causa de competencia interespecífica que se desarrolla, lo que puede traer como consecuencia la muerte de las plantas (Tamaki *et al.*, 2002). Por otra parte ocurre un incremento de la turbidez del agua por aumento de la cantidad de partículas en suspensión, lo que reduce la transparencia del agua y por tanto se afecta la cantidad y calidad de luz necesaria para el crecimiento y desarrollo de los pastos marinos (Björk *et al.*, 2008).

La actividad turística y pesquera produce grandes daños mecánicos por medio de motores de propelas y redes de arrastre como chinchorros, observándose con frecuencia heridas causadas por quillas y anclas de embarcaciones en las zonas bajas de pastos marinos de la plataforma cubana, siendo esto muy notorio en el Archipiélago Sabana-Camagüey por su escasa profundidad (Alcolado, 2006).

El incremento excesivo de la salinidad a causa de obras como diques en tierra y carreteras sobre el mar, ha provocado la muerte de grandes extensiones de



pastos marinos en el mundo (Ruiz y Romero, 2003). En el caso particular de Cuba gran parte de los pastos marinos de Bahía de Los Perros, Bahía Jigüey y Bahía la Gloria (Archipiélago Sabana-Camagüey) han sufrido este estrés (Alcolado, 2006). Esto también puede producir cambios en la textura y granulometría de los sedimentos, producto de variaciones en la velocidad de las corrientes (Björk *et al.*, 2008).

La pérdida o deterioro de la cobertura de manglar provoca además de la erosión de la franja costera el transporte de sedimentos desde tierra hacia las aguas costeras. Estos arrastres provocan un aumento de la turbidez e impide que la luz llegue a las plantas o produzca el enterramiento de los pastos (Halum *et al.*, 2002; Hernández-Zanuy *et al.*, 2006; Björk *et al.*, 2008).

2.2. Algas

Entre los principales integrantes del macrofitobentos se encuentran las macroalgas, organismos fotoautótrofos, que se diferencian de las plantas superiores porque carecen de un sistema vascular y de diferenciación de la planta en raíz, tallo y hojas y no desarrollan flores. Se definen como tal en dependencia de la presencia o ausencia de flagelos en las células reproductivas y la estructura de los mismos, la presencia o no de pared celular, estructura del cloroplasto y presencia de membranas celulares como las que rodean el núcleo y demás organelos. Pueden ser unicelulares o multicelulares. Según varios autores las algas no constituyen una categoría taxonómica definida, llegan a ser clasificadas en dos o tres reinos diferentes, tradicionalmente conocidos como Monera, Protoctista y Plantae, (Bhattacharya y Medlin, 1998), sin embargo, existe mayor tendencia a clasificarlas en el segundo reino (Hoek *et al.*, 1995).

Las algas están adaptadas para desarrollarse bajo diversas condiciones del medio y por esa razón pueden sobrevivir en los ambientes más rigurosos y sobre cualquier sustrato. No presentan un aparato radical por tanto no extraen los nutrientes del sustrato sino directamente de la columna de agua. Pueden



localizarse desde encima de una roca hasta en el casco de un barco, incluso sobre cualquier otro organismo animal o vegetal (Bhattacharya y Medlin, 1998).

2.2.1. Diversidad, distribución y abundancia

A nivel mundial, existen alrededor de 15 000 especies de algas, de las cuales más del 50 % son macroalgas marinas (Lüning, 1990). Para la plataforma cubana se han consignado 483 especies de macroalgas, de las cuales 160 son Chlorophyceae, 68 Phaeophyceae y 255 Rhodophyceae. Además, otras 101 especies se consideran como probables por su actual distribución geográfica (Suárez, 2006).

Las algas pueden encontrarse en el fondo, distribuidas entre las angiospermas, y otras son epífitas de estas últimas y de otras macroalgas (Borowitzka *et al.*, 2006).

En la plataforma noroccidental de Cuba las algas verdes del género *Halimeda* constituyen el 21% de la biomasa orgánica, con una tasa fotosintética igual a 19,9% del total producido por el macrofitobentos (20,3% de la respiración total). Lo anterior debe repetirse en gran parte de la plataforma, a juzgar por la composición de su vegetación (Alcolado, 2006). Por otro lado las algas rodofíceas generalmente están presentes formando parches en un número reducido de sitios, aunque en algunos casos con notable densidad; mientras que las feofíceas están presentes esporádicamente y en pequeñas cantidades (Martínez-Daranas *et al.*, 1996).

Los biotopos con mayor diversidad algal son: el pasto marino, le sigue, el arrecife coralino y el manglar de los cayos; la menor diversidad se encuentra en las lagunas costeras rodeadas del mangle costero y en los fondos fangosos o fangoso-arenosos (Suárez, 1989a).

En las lagunas de aguas altamente productivas rodeadas por manglar existe poca diversidad y dominan generalmente las algas rojas del Orden



Ceramiales. En las playas arenosas abiertas o en ensenadas solo encontramos algas separadas del fondo y traídas por las olas, pues es un sustrato móvil, que impide la fijación de las algas (Suárez, 2006).

Entre el manglar y/o la playa arenosa de los cayos y la cresta del arrecife, se encuentra la laguna arrecifal, cuyo inicio desde la costa generalmente comienza con fondos arenosos y algunas algas verdes que dan paso al pasto marino, son dominantes aquí las especies del Orden Bryopsidales: *Caulerpa cupressoides* (Vahl) C. Agardh, *C. mexicana* Sonder ex Kützinger, *Penicillus capitatus* Lamarck, *P. lamourouxii* (Decaisne) , *Halimeda incrassata* (J. Ellis) J. V. Lamouroux, *H. tuna* (J. Ellis y Solander) J.V. Lamouroux, *Udotea flabellum* (J. Ellis y Solander) M. Howe y *U. spinulosa* M. Howe (*op. cit.*).

En un análisis general de la distribución de las algas en las diferentes zonas de nuestra plataforma, nos encontramos, que en la parte Norte hay mayor diversidad de especies, lo cual puede deberse a las variaciones de salinidad y temperatura en el Golfo de México y a que la zona es geológicamente más vieja y por lo tanto, puede considerarse como uno de los centros de dispersión hacia Bahamas y Bermudas, por la dirección de las corrientes y el mayor enriquecimiento de éstas (Suárez, 1989b).

2.2.2. Factores ambientales que influyen en el crecimiento de las algas

Los factores ambientales físico-químicos intervienen en el establecimiento, crecimiento, composición florística y distribución vertical y geográfica de las macroalgas así como en las adaptaciones morfológicas, fisiológicas, biológicas y ecológicas (Bula-Meller, 1977). Más recientemente se ha comprobado que el herbivorismo es un factor biológico que también regula las características, anteriormente señaladas, de las macroalgas (Lewis, 1986).

La fase de crecimiento y productividad de las macroalgas marinas es normalmente controladas por la luz, la temperatura, nutrientes, movimientos del agua y por la salinidad (Chopin, 1997). Como resultado de esta dependencia,



las variables climáticas incidirán en la productividad y crecimiento de las macroalgas, presentándose por lo general períodos favorables y desfavorables en el año. En algunos casos, un factor ambiental es el más decisivo, como puede ser también una combinación de dos o más factores los que están gobernando la biomasa o crecimiento estacional (Bula-Meller, 1990).

Las algas son vegetales fotosintéticos, por lo que la luz se convierte en un factor indispensable para su crecimiento y desarrollo. La radiación fotosintéticamente activa es importante en la determinación de la productividad de macroalgas y por tanto en su crecimiento (Biber *et al.*, 2004).

Los requerimientos fisiológicos de las algas están relacionados con la disponibilidad de luz en la columna de agua, que influye de diferentes maneras: según la cantidad (intensidad luminosa), la calidad (naturaleza de las radiaciones), o el fotoperíodo (duración de los períodos de luz y oscuridad) (Gómez y Houvinen, 1998). La cantidad de luz disponible está determinada por la estación, transparencia y profundidad (Biber *et al.*, 2004).

La calidad de la luz está directamente relacionada con las diferentes radiaciones que la componen. Estas radiaciones van siendo absorbidas por la masa de agua a medida que aumenta la profundidad. Las radiaciones de longitud de onda superior a 600 nm (rojo) son absorbidas ya en los primeros metros. A unos 10 m de profundidad en océano abierto y agua clara, el espectro de luz visible se reduce a una estrecha banda entre 450 y 550 nm (azul). En las zonas litorales, que suelen presentar mayor turbidez que el océano abierto, el espectro luminoso se estrecha aun más rápidamente y a los 10 m la luz es ya verde (Gómez y Houvinen, 1998).

El fotoperíodo es un factor de gran importancia pero poco conocido actualmente. Sus alteraciones pueden ser responsables del desarrollo de especies estacionales o del desencadenamiento de ciclos de reproducción (*op. cit.*).



La temperatura, al igual que la luz, limita la distribución de muchas especies y determina su biogeografía. Se afirma que la temperatura es el factor más importante en el control de la ocurrencia de la vida en el mar. Los cambios térmicos afectan el protoplasma directamente y así mismo alteran el ambiente físico y biológico. Temperaturas subóptimas limitan la productividad primaria (Kinne, 1970), pues afectan procesos metabólicos y reproductores. Se han implicado variaciones estacionales en la temperatura y luz controlando la biomasa de macroalgas de ecosistemas como el pasto marino (Fong y Harwell, 1994).

Las diferentes sales disueltas en el agua de mar, de las cuales el cloruro de sodio (NaCl) es la más abundante, actúan de forma compleja sobre la fisiología de las algas, en función de la tolerancia de las mismas a determinados valores de salinidad. En hábitat con fluctuaciones salinas la tendencia es a la reducción de especies, instalándose en ellos algas eurihalinas, además dichas fluctuaciones provocan variaciones en la distribución horizontal y vertical de las macroalgas, modificando la estructura de la comunidad y la dinámica de producción de biomasa (Cunha y Costa, 2002).

Los estuarios, fuertemente sometidos a los ciclos de marea y las charcas litorales durante los períodos de emersión son lugares que se encuadran en este caso, mientras que en hábitat con valores relativamente constantes de salinidad se establecen especies estenohalinas (Carpelan, 1964).

Además de hidrógeno, oxígeno y carbono, las algas requieren una serie de nutrientes minerales indispensables para su desarrollo y reproducción entre los que se encuentran, el nitrógeno, hierro, fósforo, entre otros (DeBoer *et al.*, 1978).

Producto de la eutrofización, tanto natural como antropogénica, llegan a los ecosistemas acuáticos nitrógeno y fósforo, generalmente como nitratos, amonio y fosfatos. Este aumento de nutrientes favorece el desarrollo de las algas, las cuales lo toman directamente del agua. La importancia de nitrógeno (N) y



fósforo (P) en el control del crecimiento y acumulación de biomasa en la producción primaria ha sido firmemente establecida en los sistemas marinos (Fong *et al.*, 2003).

Se ha cuestionado mucho el hecho de que en aguas oligotróficas como la de los trópicos exista abundancia de macroalgas y sucede que los niveles de nutrientes (N y P) en el tejido de las algas, son una función de la historia de los nutrientes en el hábitat, los cuales son asimilados y acumulados por las algas posteriormente utilizados para su futuro crecimiento. Los niveles de nutrientes en tejido afecta la razón de toma de N de la columna de agua, las algas con un enriquecimiento de nutrientes en sus tejidos toman más lentamente el N de la columna de agua (*op. cit.*).

Hanisak (1983) determinó que la concentración interna de nutrientes estaba positivamente asociada con el crecimiento de las macroalgas, este estudio sugiere que las macroalgas con alto contenido de nutrientes interno son menos afectadas por las bajas concentraciones de nutrientes en la columna de agua.

2.2.3. Importancia ecológica

La importancia ecológica de las algas en el hábitat de pasto marino ha sido poco abordada, la mayoría de los estudios se han focalizado en los arrecifes de coral.

Las algas, unidas a las angiospermas marinas constituyen los productores primarios que sostienen la vida en los mares y océanos y por consiguiente, constituyen una parte ecológica fundamental en el mantenimiento de éstos (Björk *et al.*, 2008). Por otro lado, las algas calcáreas son elementos importantes en la formación y mantenimiento de las playas arenosas y de los arrecifes de coral, por el aporte de carbonato de calcio (Brown y Ogden, 1993; Steneck y Testa, 1997). En los arrecifes de coral desempeñan un rol importante en la producción orgánica, como sementadoras (algas simbiotes y macrófitas



calcáreas), como modificadoras de la estructura del arrecife (algas perforadoras), como disipadoras de la energía del oleaje y brindando sombra. Pueden ser indicadoras de disturbios antrópicos y fenómenos naturales, ya que su proliferación o predominio, puede ser la respuesta a la eutrofización del medio o a la desaparición masiva de herbívoros (Suárez, 2006).

2.2.4. Grupos morfo-funcionales

Las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y ecológicas de las macroalgas forman GMF que pueden relacionarse con el nivel de disturbio encontrado en el ambiente. Esto fue demostrado en varios experimentos de manipulación sucesional (Littler y Littler, 1980; Littler y Littler 1983) y posee extraordinarias potencialidades de aplicación en gestiones de monitoreo. De esta forma, se establece un sistema sobre la base de seis categorías de grupos morfo-funcionales (Tabla I).

Tabla I. Características morfológicas de los GMF de macroalgas.

GMF	Morfología externa	Morfología interna	Textura
A. foliosas y globosas	Formas foliosas y globosas.	No corticada, una o dos capas de células.	Suave
B. filamentosas	Filamento delicado.	Uniseriados o multiseriados o ligeramente corticados.	Suave



GMF	Morfología externa	Morfología interna	Textura
C. macrófitas corticadas	Cilíndricas ramificadas.	Corticadas	Carnosas, cartilaginosas .
D. macrófitas coriáceas	Hojas y ramas gruesas.	Arbustivas con diferenciación de hojas y talo, corticada fuertemente, pared celular gruesa.	Correosas, gomosas.
E. calcáreas articulada	Articuladas calcáreas, erectas.	Genícula calcificado, intergenícula flexible.	Pétreas
F. crostosas	Epilíticas, postradas, incrustadas.	Filas paralelas de células calcificadas o no.	Pétreas o duras.

Esta clasificación es independiente de la taxonomía y el origen evolutivo y representa diferentes respuestas alternativas al estrés físico y fisiológico, la herbivoría y la competencia (Littler y Littler, 1980; Littler y Littler, 1984).

La gradación de formas funcionales (de la A a la F) evidencia un aumento creciente de la complejidad. Las formas A y B son representantes de ambientes inestables (Littler, 1980). El grupo C, el más variado en cuanto a la morfología de las especies componentes, es el encargado de aumentar la heterogeneidad espacial de la comunidad (Littler y Littler, 1983). Las especies incluidas en el grupo D se caracterizan por una mayor complejidad morfológica, son más resistentes a condiciones adversas y confieren una mayor estabilidad a la comunidad; por su parte los grupos E y F son representantes típicos de ambientes más estables (Littler y Littler, 1980; Littler y Littler, 1983).

El significado ecológico de los grupos funcionales se correlacionó con parámetros tales como productividad, susceptibilidad a la herbivoría, resistencia a la penetración, contenido calorífico y relación de componentes



fotosintéticos *versus* componentes estructurales (Littler, 1980; Littler y Littler, 1980; Littler y Arnold, 1982; Littler y Littler 1983).

La mayor premisa para la formulación del modelo de los GMF se fundamenta en un análisis de costos vs. beneficio, así por ejemplo, el incremento de la complejidad morfológica provee ciertos beneficios contra la acción de los predadores, en la competencia o la resistencia al estrés ambiental. Estos beneficios son balanceados por costos interrelacionados como son la reducción del potencial fotosintético, el crecimiento y la reproducción (Littler y Littler, 1980; Hanisak *et al.*, 1988).

2.3. Modelación matemática de ecosistemas marinos

Los ecosistemas marinos son complejos por definición, tanto por la cantidad de variables de estado, como el número de relaciones entre estas y el ambiente que afectan las funciones derivadas. Además comprenden procesos en un intervalo muy grande de escalas espaciales y temporales. La modelación es una abstracción simplificada de esta complejidad a un grado tratable y comprensible que ha servido sobretodo en retrospectiva para entender la dinámica de algunos procesos y dirigir esfuerzos de observación y experimentación (Francesc, 2008).

Los modelos son instrumentos matemáticos que sirven para detectar las tendencias que pueden ser útiles en la generación de hipótesis comprobables sobre la organización de las comunidades. El mejor modelo muestra cómo ocurre un proceso biológico y luego pronostica cómo pudiera evolucionar (Murray, 2002).

Independientemente de que la no linealidad es el rasgo más característico en el curso de los fenómenos naturales dentro de los ecosistemas, el análisis de los sistemas ecológicos que lo forman y la influencia de variables físico-químicas, posibilita reconocer una tendencia general y una direccionalidad, que permite predecir la futura y probable evolución del ecosistema y por tanto ante



situaciones de decline del mismo desarrollar planes de manejo con el propósito de evitar la pérdida total o deterioro a gran escala, garantizando la conservación del mismo (*op. cit.*).

El modelo matemático de Biber *et al.*, (2004) fue calibrado en la Bahía de Biscayne, al Sur de la península de La Florida, en tres localidades de pastos marinos evaluando diferentes regímenes hidrodinámicos. Está basado en múltiples años de muestreos, así como en valores obtenidos de la literatura reportados para otras zonas de pastos marinos en La Florida y el Caribe. Utiliza tres grupos funcionales (GF) de macroalgas: flotantes, rizofíticas y epífitas de angiospermas marinas para complementar un modelo de producción existente en el pasto marino para los hábitats tropicales dominados por *T. testudinum* (Biber *et al.*, 2004).

3. Materiales y Métodos

3.1. Área de estudio

Las dos localidades de estudio están situadas al Norte de Cayo Coco, laguna interior del puente Guillermo y playa Flamenco (Fig. 1).

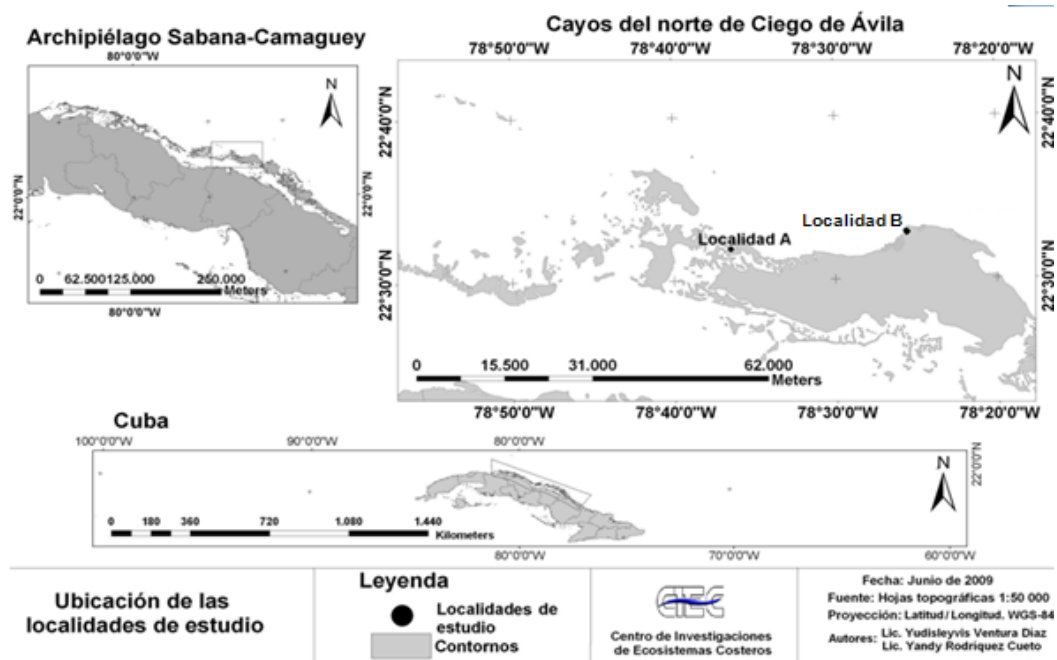


Figura 1. Ubicación de las localidades de estudio (A= laguna interior del puente a Guillermo, B= playa Flamenco).

La localidad denominada como laguna interior del puente a Guillermo es un sistema acuático rodeado por manglar con un canal de intercambio con el mar por el norte y una serie de esteros y canalizos por el sur, por lo que presenta características semejantes a las de una laguna costera, denominación que identifica la localidad a lo largo del trabajo.

Las dos localidades de estudio presentan diferentes regímenes hidrodinámicos. La laguna, presenta corrientes o flujos de agua dependientes de las mareas, llegando a tener velocidades considerables de corriente fundamentalmente durante los picos de marea y la playa presenta un régimen hidrodinámico moderado, típico de las condiciones de plataforma.



Por otro lado la laguna difiere de la playa en cuanto al contenido de nutrientes, debido fundamentalmente al aporte de detrito que proporciona el manglar que la rodea y por el mayor tiempo de retención de sus aguas, mientras que la playa presenta aguas oligotróficas, como resultado de la relativa inestabilidad producida por el oleaje que limitan la deposición de materia orgánica particulada (Alcolado, 2006).

3.2. Colecta de datos y procesamiento de laboratorio

Se realizaron muestreos mensuales durante un año, desde marzo de 2010 hasta febrero de 2011. En las localidades de estudio se colocó una boya para marcar el área específica alrededor de la cual se realizaron los muestreos. Para la determinación de la biomasa se utilizó un cuadrado de 25 cm de lado, el cual se lanzó al azar para obtener 15 réplicas o unidades de muestreo (UM) lo cual garantiza la representatividad de la muestra (Prado y Suárez, 1996 y Trelles *et. al.*, 2001). Se colectaron todos los individuos del macrofitobentos de las UM utilizando una espátula y se guardaron en bolsas de nylon debidamente etiquetadas, las cuales fueron congeladas hasta su procesamiento.

En el laboratorio las muestras de macrofitobentos fueron descongeladas y enjuagadas con agua corriente para eliminar el sedimento. Luego fueron separadas y clasificadas, con la ayuda de microscopios estereoscópico y biológico. En el caso de las macroalgas se identificaron hasta el taxón de género y en el de las angiospermas marinas hasta el de especie, siguiendo los criterios de varios autores: Taylor (1960) y Littler y Littler (2000), la identificación de los GMF se realizó según los criterios de Littler y Littler (1984) y Steneck y Dethier (1994) con adiciones del catálogo de algas cubanas.

Posteriormente las muestras se colocaron en la estufa a 90 °C y se pesaron cada 24 h hasta llegar a peso constante. Las mediciones se realizaron en un local con deshumidificador para evitar la rehidratación de las muestras y se utilizó una balanza con una precisión de 0,01 g.



Conjuntamente con el muestreo biológico, se midió oxígeno disuelto, temperatura y salinidad y se tomaron los valores mensuales de acumulado de precipitaciones de la base de datos de la estación meteorológica de primer orden 78339, según las normas de la Organización Meteorológica Mundial (OMM), perteneciente al Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros (CIEC).

Se tomaron muestras de agua en frascos de cristal oscuro para determinar oxígeno disuelto conforme al método de Winkler (APHA, 1992). La temperatura y salinidad se midieron *in situ* utilizando un termómetro y un refractómetro manual con una precisión de 0.01 °C y 0.1‰ respectivamente.

3.3. Análisis estadístico

Para encontrar diferencias en la biomasa de los GMF entre las localidades y los meses se realizó un análisis de varianza trifactorial utilizando un nivel de significación de 0,05, donde se consideró como factor 1 las localidades de estudio (2 niveles), factor 2 los meses de muestreo (11 niveles) y factor 3 los GMF encontrados (5 niveles); con dicha estructura se construyó una base de datos con 1651 casos.

Previo al análisis se calcularon los principales estadígrafos para conocer la distribución de los datos. Para la normalidad se realizó el test de Kolmogorov – Smirnov y Liliefors y para la homogeneidad de varianza el test de Levene. Todos estos análisis se realizaron utilizando el software STATISTICA 7.0 (StatSoft, Inc., 2004)

Para conocer las variables ambientales con influencia en la biomasa de los GMF se realizó un análisis de correspondencia canónico (Ter Braak, 1986) a través de una matriz de datos con 22 casos, utilizando el paquete estadístico PCORD 4.0 (McCune y Mefford, 1999).



3.4. Modelación matemática del pasto marino

Según Biber *et al.* (2004), la evolución de cada GF de macroalgas (flotantes, rizofíticas y epífitas) en los pastos marinos dominados por *T. testudinum* al sur de La Florida puede ser descrita por la ecuación diferencial (1), en la que el miembro izquierdo representa la velocidad de cambio de la biomasa del grupo de macroalgas en el tiempo:

$$\frac{dB}{dt} = \left[g_{\max} \left(1 - \frac{B}{K} \right) f_{amb} - d \right] B \quad (1)$$

En la anterior ecuación, B es la biomasa (g/m^2), t el tiempo (mes), $g_{\max}$ el parámetro de crecimiento máximo (mes^{-1}), K la capacidad de carga (g/m^2), d la mortalidad de macroalgas (mes^{-1}) y f_{amb} es una función ambiental, que es el producto de cuatro funciones de variables ambientales, como se muestra en (2) (luz (L), temperatura (T), salinidad (S) y nutrientes (N)).

$$f_{amb} = f(L)f(T)f(S)f(N) \quad (2)$$

Los valores de cada una de estas funciones se encuentran en el intervalo de cero a uno. Cuando existe un óptimo de productividad el valor de las mismas es uno, cuando es subóptimo el valor es menor que uno y al caso de productividad nula se le asigna el valor cero. Por tanto, el valor de la función ambiental total (f_{amb}) también estará entre cero y uno. Esta función denota cuán favorable es el ambiente al crecimiento de las algas.

El término $\left(1 - \frac{B}{K} \right)$ es el factor logístico, que multiplica directamente al parámetro de crecimiento máximo ($g_{\max}$). En el factor logístico se comprenden aquellas relaciones ecológicas de herbivoría, competencia y otras que limitan el incremento exponencial de la biomasa.



3.4.1. Puntos de equilibrio del ecosistema y su estabilidad

Para el análisis preliminar del modelo ecológico se determinaron los puntos de equilibrio del ecosistema pasto marino, los cuales son aquellos en los que la biomasa de macroalgas se mantiene constante; como la derivada de una constante es cero, el miembro izquierdo de la ecuación (1) es cero, y se plantea:

$$0 = \left[g_{\max} \left(1 - \frac{B}{K} \right) f_{amb} - d \right] B \quad (3)$$

Quedando en una ecuación algebraica con dos soluciones (Ver ecuaciones (22) y (23) en resultados). Las ecuaciones (22) y (23) representan los puntos de equilibrio del ecosistema. Estos puntos de equilibrio pueden ser estables o inestables. Para determinar la estabilidad se realiza el método gráfico (de Boer, 2006), para el cual primeramente se reescribe la ecuación (1) como:

$$\frac{dB}{dt} = [g - d]B \quad (4)$$

De esta forma queda claro que el crecimiento de la biomasa de las macroalgas está dado por:

$$g = g_{\max} \left(1 - \frac{B}{K} \right) f_{amb} \quad (5)$$

Con manipulaciones algebraicas sencillas la ecuación (5) puede reescribirse como:

$$g = -\frac{g_{\max} f_{amb}}{K} B + g_{\max} f_{amb} \quad (6)$$

Asumiendo que el valor de la función ambiental presenta una variación suave, durante todo el mes, entonces la ecuación (6) corresponde a la ecuación de una línea recta con pendiente negativa, en la que el parámetro de crecimiento es la variable dependiente y la biomasa es la independiente. Los demás parámetros pueden considerarse constantes.



El gráfico correspondiente a la ecuación (6) es la línea recta inclinada que se muestra en la figura 8. Como el parámetro de mortalidad en este modelo se asume constante, conforme a lo determinado por Biber *et al.* (2004), su gráfico es la línea recta horizontal en la mencionada figura.

3.4.2. Procedimiento para calcular biomasa de equilibrio estable de GMF

Para determinar la biomasa de equilibrio estable de los GMF se propone un nuevo método que permite conectar la clasificación funcional desarrollada por Biber *et al.* (2004) y la morfo-funcional utilizada en esta investigación. Para ello, es necesario determinar la capacidad de carga de los GF (rizofíticas y flotantes, Anexos Tabla I) encontrados en las localidades de estudio.

De la ecuación (23) se puede despejar la capacidad de carga (K):

$$\frac{B}{\left(1 - \frac{d}{g_{\max} f_{\text{amb}}}\right)} = K \quad (7)$$

Se asume el criterio de que el cociente $\frac{d}{g_{\max}}$ se manifiesta en las localidades de estudio de manera similar a las áreas estudiadas por Biber *et al.* (2004) por presentar estas características ambientales semejantes a las descritas por el mencionado autor.

La fundamentación es que en el estado de equilibrio, o cerca de este, la biomasa se mantiene en un valor relativamente constante, dado por la ecuación (23). Entonces una mayor tasa de mortalidad (d) por lo general implicará una mayor tasa de crecimiento máximo ($g_{\max}$) de lo contrario la biomasa disminuiría y el ecosistema se alejaría de su estado de equilibrio. Este criterio también asume que la función ambiental (f_{amb}) no difiere mucho de un área a otra (comprobado en el trabajo de campo). Toda hipótesis de este tipo puede introducir errores, pero en este caso los errores tienden a cancelarse, al menos parcialmente, por conformar d y $g_{\max}$ un cociente. Entonces el cociente

$\frac{d}{g_{\max}}$ se calcula con los datos reportados por Biber *et al.* (2004):



$$\text{flotantes: } \frac{d}{g_{\max}} = 0,1 \quad (8)$$

$$\text{rizofíticas: } \frac{d}{g_{\max}} = 0,2 \quad (9)$$

Sustituyendo en la ecuación (7):

$$\text{flotantes: } \frac{B}{\left(1 - \frac{0,1}{f_{\text{amb}}}\right)} = K \quad (10)$$

$$\text{rizofíticas: } \frac{B}{\left(1 - \frac{0,2}{f_{\text{amb}}}\right)} = K \quad (11)$$

A partir de las ecuaciones (10) y (11), se determina la capacidad de carga del ecosistema para los GF. B , se sustituyó por el valor máximo de biomasa encontrado para los diferentes GF en las dos localidades y para determinar la función ambiental, se tomaron los valores de las variables ambientales en los meses que se presentó el mayor valor de biomasa.

Para determinar el valor entre el intervalo de cero a uno de la función ambiental se consultó la figura 1 mostrada en anexos.

Comparando los valores de las variables ambientales con los gráficos reportados en Biber *et al.* (2004), se estima que: $f_{\text{amb}} \approx 0,95$.

Las funciones irradiancia, temperatura y salinidad se tomaron con el valor de uno, pues la primera no constituye un factor limitante en la plataforma cubana y las otras dos presentaron valores que se correspondieron con este valor de las funciones.

Como los nutrientes no fueron medidos en el trabajo de campo, se realizó una aproximación tomando el valor de 0,95, en el que se comprenden valores de



nutrientes entre 10 μM y 25 μM (Anexos, Fig.1), intervalo en el que oscila la variable en el Archipiélago Sabana-Camagüey según datos aportados por Martínez-Daranas (2007).

Sustituyendo el valor de f_{amb} en (10) y (11) y calculando se obtiene:

$$\text{flotantes: } K = \frac{B_{\max}}{0,895} \quad (12)$$

$$\text{rizofíticas: } K = \frac{B_{\max}}{0,789} \quad (13)$$

Donde se ha denotado como $B_{\max}$ al mayor valor de biomasa medido. Al sustituir esos valores en (12) y (13) se obtienen los valores de capacidad de carga de cada GF en las dos localidades (TablaV).

A partir del valor de capacidad de carga de los GF en cada localidad, se comienza a trabajar con los GMF. Los GMF seleccionados para modelar fueron los que presentaron diferencias significativas entre las localidades.

Para proceder con los GMF primeramente se determinan las fracciones f_f y f_r de biomasa de flotantes y rizofíticas dentro de cada GMF:

$$f_f = \frac{B_f}{B} \quad (14)$$

$$f_r = \frac{B_r}{B} \quad (15)$$

Donde B_f y B_r son las biomazas totales anuales de las macroalgas flotantes y rizofíticas respectivamente dentro del GMF en cuestión. Considerando que

$$B = B_f + B_r \quad (16)$$

Queda claro que:

$$f_f + f_r = 1 \quad (17)$$

Los valores obtenidos para las fracciones f_f y f_r se muestran en la tabla VI.



Para determinar la capacidad de carga del ecosistema para cada GMF en las localidades se propone:

$$K = f_f K_f + f_r K_r \quad (18)$$

Donde K_f y K_r son las capacidades de carga de los grupos flotantes y rizofíticas respectivamente, mostradas en la Tabla V.

Para el cociente $\frac{d}{g_{\max}}$:

$$\frac{d}{g_{\max}} = f_f \left(\frac{d}{g_{\max}} \right)_f + f_r \left(\frac{d}{g_{\max}} \right)_r \quad (19)$$

Usando las ecuaciones (8) y (9):

$$\frac{d}{g_{\max}} = 0,1 f_f + 0,2 f_r \quad (20)$$

Combinando las ecuaciones (5) y (23), se obtiene la ecuación que permite calcular las biomazas de equilibrio estable para cada GMF y en las dos localidades de estudio (Tabla VII):

$$B_{eq} = (f_f K_f + f_r K_r) \left(1 - \frac{0,1}{f_{amb,eq}} f_f - \frac{0,2}{f_{amb,eq}} f_r \right) \quad (21)$$

De manera general durante todo el período de estudio las variables ambientales presentaron valores que se corresponden con el óptimo de productividad según lo determinado por Biber *et al.* (2004). Pero aún así, se presentaron valores que no representan el valor 1 de las funciones, por lo que se les dio el valor de 0,8 a todas las funciones ambientales, para obtener que:

$$f_{amb,eq} \approx 0,4.$$



3.4.3. Variación de la función ambiental de equilibrio

Para analizar las variaciones de la biomasa de equilibrio estable de los GMF ante variaciones de la función ambiental de equilibrio, se tomaron los valores de un grupo específico de una localidad. A partir de la ecuación (21) se va obteniendo la biomasa de equilibrio estable para cada valor de la función ambiental de equilibrio desde 0,1 hasta 1 (Fig. 9).



4. Resultados

4.1. Composición de especies y biomasa

Se determinaron 26 géneros de macroalgas y 1 angiosperma marina: *T. testudinum*, la cual estuvo presente en las dos localidades de estudio. En la laguna se encontraron 13 géneros de macroalgas y en la playa 25. De las macroalgas 13 fueron Chlorophyceae, 9 Rodophyceae y 4 Phaeophyceae.

Los géneros *Laurencia* y *Halimeda* estuvieron presentes durante todo el año de estudio en la playa y el último en la laguna. En las dos localidades se observó dominancia del género *Laurencia*, en la laguna de marzo a septiembre y en la playa durante todo el año. En las áreas ocupadas por los individuos de estos géneros, no se observó predominio de angiospermas marinas y en ocasiones hubo ausencia total de las mismas.

Los GMF estuvieron representados por 5 tipos: macrófitas corticadas, coriáceas, calcáreas articuladas, foliosas y globosas y filamentosas, estando este último representado por el mayor número de géneros de macroalgas (Tabla II).

Tabla II. GMF y géneros de macroalgas en las localidades de estudio (A= laguna, B=playa).

Macrófitas corticadas	A	B	Macrófitas coriáceas	A	B	Calcáreas articuladas	A	B
<i>Avainvillea</i>	x	x	<i>Caulerpa</i>	x	x	<i>Acetabularia</i>		x
<i>Dasya</i>		x	<i>Penicillus</i>	x	x	<i>Halimeda</i>	x	x
<i>Digenea</i>		x	<i>Rhipocephalus</i>	x	x	<i>Jania</i>	x	x
<i>Gelidiella</i>		x	<i>Sargassum</i>		x			
<i>Hypnea</i>	x	x	<i>Udotea</i>	x	x			
<i>Laurencia</i>	x	x	<i>Lobophora</i>		x			



Filamentosas	A	B	Foliosas y globosas	A	B
<i>Batophora</i>	x	x	<i>Dictyota</i>	x	x
<i>Champia</i>		x	<i>Dictyosphaeria</i>		x
<i>Chondria</i>	x	x	<i>Valonia</i>		x
<i>Cladophora</i>		x	<i>Ventricaria</i>		x
<i>Gellidium</i>	x				
<i>Sphacelaria</i>		x			
<i>Siphonocladus</i>		x			

Los valores totales de biomasa fueron de 2706,05 g/m² en la laguna y 1859,13 g/m² en la playa, lo que demuestra que en la laguna se obtuvo el mayor valor de biomasa de las macroalgas.

El análisis de varianza, indicó diferencias significativas entre todos los factores analizados. Lo que demuestra la variación espacio-temporal de la biomasa de los GMF de macroalgas (Tabla III).

Tabla III. Análisis de varianza trifactorial (localidades-meses-GMF).

Efectos	SS	Grados		F	P
		de	MS		
		Libertad			
Localidad	11090	1	11090	1.6938	0.193290
Meses	372779	10	37278	5.6939	0.000000
GMF	999765	4	249941	38.1763	0.000000
Localidad*GMF	283293	4	70823	10.8176	0.000000
Meses*GMF	980658	40	24516	3.7447	0.000000
Localidad*Meses*GMF	759844	40	18996	2.9015	0.000000
Error	10062795	1537	6547		

Las variaciones temporales determinadas por la interacción meses–GMF, demostraron la estacionalidad de los grupos de macroalgas. De manera general los mayores valores se encontraron en verano (septiembre): 370,65 g/m² en la laguna y 289,14 g/m² en la playa, y los mínimos en primavera (marzo): 58,21 g/m² en la laguna y 60,44 g/m² en la playa.

La variación temporal de la biomasa de las macrófitas corticadas fue diferente entre las localidades. En la laguna se presentó el valor máximo en primavera (abril) y los mínimos en invierno (enero y febrero), mientras que en la playa los máximos fueron en invierno (noviembre y diciembre) y los mínimos en primavera (marzo y abril) (Fig. 2).

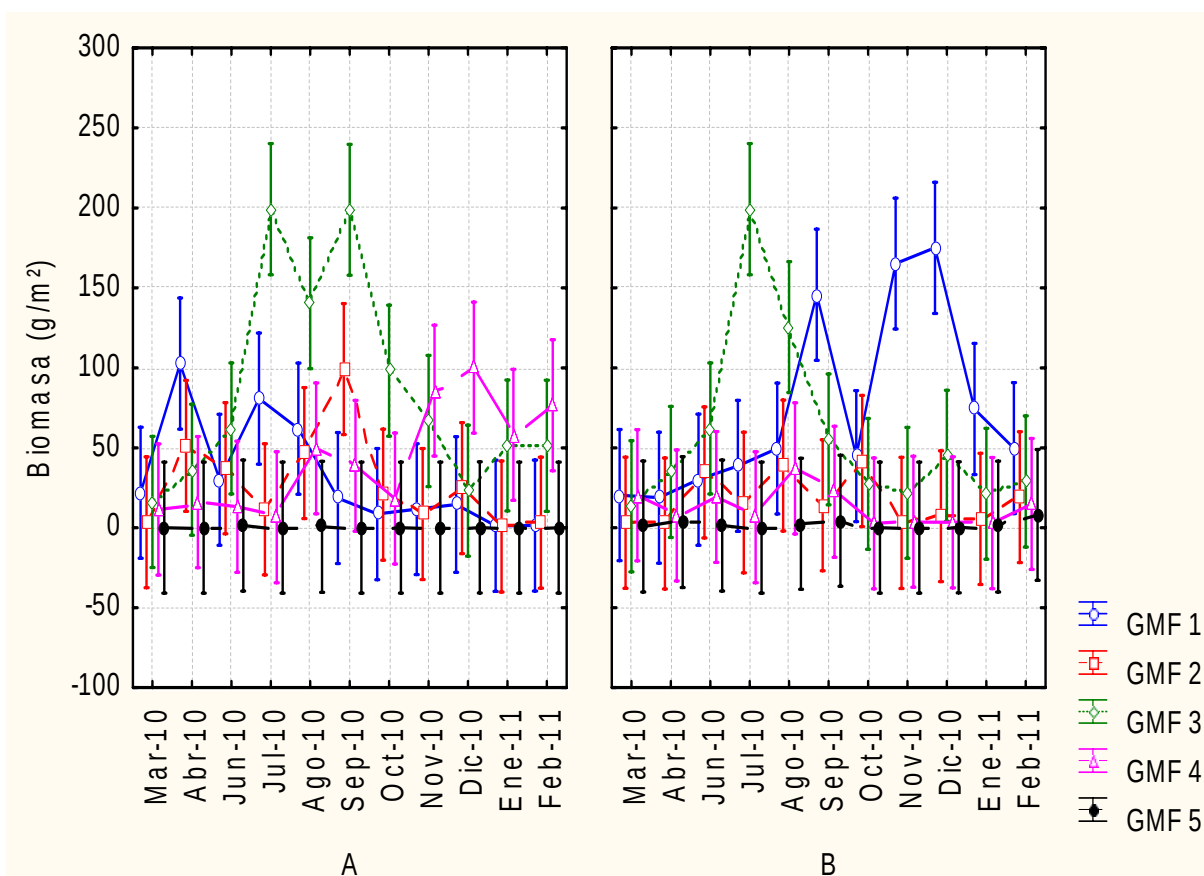


Figura 2. Biomasa mensual de los GMF en localidades de estudio (A=laguna, B=playa, GMF1=macrófitas corticadas, GMF2= macrófitas coriáceas, GMF3=calcáreas articuladas, GMF4= filamentosas, GMF=5 foliosas y globosas).



Las calcáreas articuladas presentaron máximos en verano (julio y septiembre en la laguna y julio y agosto en la playa) y mínimos en marzo en las dos localidades (Fig. 2).

Las macrófitas coriáceas presentaron valores bajos en las dos localidades, en la playa no mostró estacionalidad y en la laguna se observó un ligero incremento en septiembre. Las filamentosas presentaron en la laguna valores máximos en noviembre y diciembre y en la playa no manifestaron estacionalidad (Fig. 2). Las foliosas y globosas tuvieron valores muy bajos de biomasa y no manifestaron estacionalidad en ninguna de las localidades.

Las variaciones espaciales, determinadas por la interacción localidades-GMF indicó que las foliosas y globosas y coriáceas no presentaron diferencias entre las localidades, mostrando valores similares de biomasa en ambas (Fig.3).

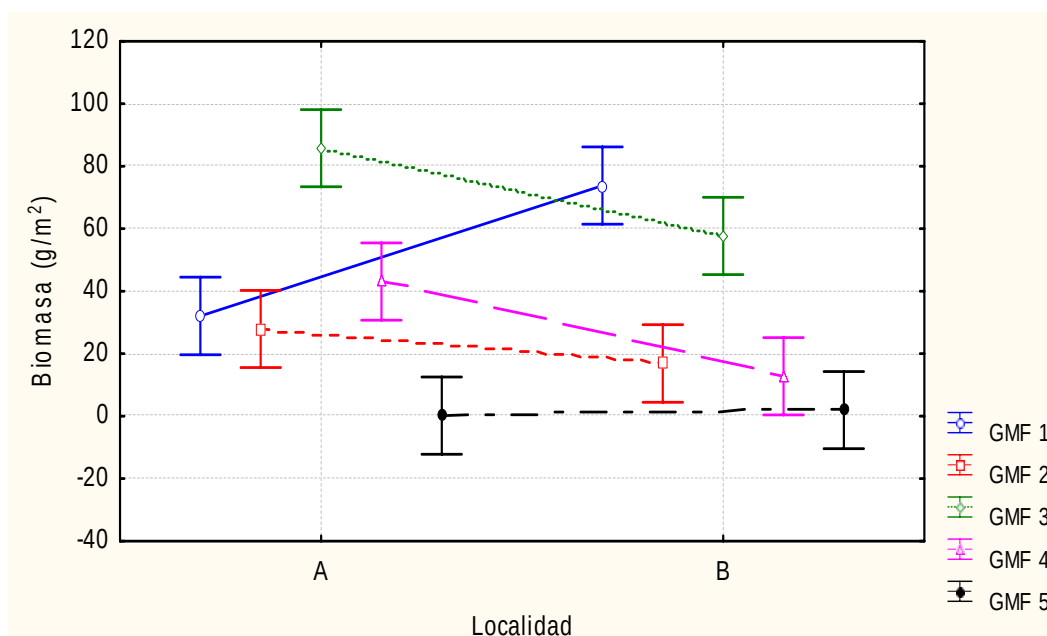


Figura 3. GMF con diferencias significativa entre las localidades (A=laguna, B=playa, GMF1=macrófitas corticadas, GMF2= macrófitas coriáceas, GMF3=calcáreas articuladas, GMF4= filamentosas, GMF=5 foliosas y globosas).



Las macrófitas corticadas, calcáreas articuladas y filamentosas fueron los grupos con diferencias significativas entre las localidades. Las primeras mostraron mayores valores en la playa (1013,69 g/m²), siendo el grupo con mayor biomasa en la localidad, mientras que las calcáreas articuladas y filamentosas presentaron mayores valores en la laguna con 1127,65 g/m² y 518,73 g/m² respectivamente, siendo el primer grupo el de mayor biomasa en la localidad.

4.2. Variables ambientales

La salinidad varió dentro de límites muy estrechos en las dos localidades, generalmente osciló alrededor de la salinidad oceánica (Fig. 4). En el caso particular de la laguna, las diferencias entre las mareas baja y alta fueron mínimas. El mayor valor fue de 45 ‰ en la playa, en noviembre.

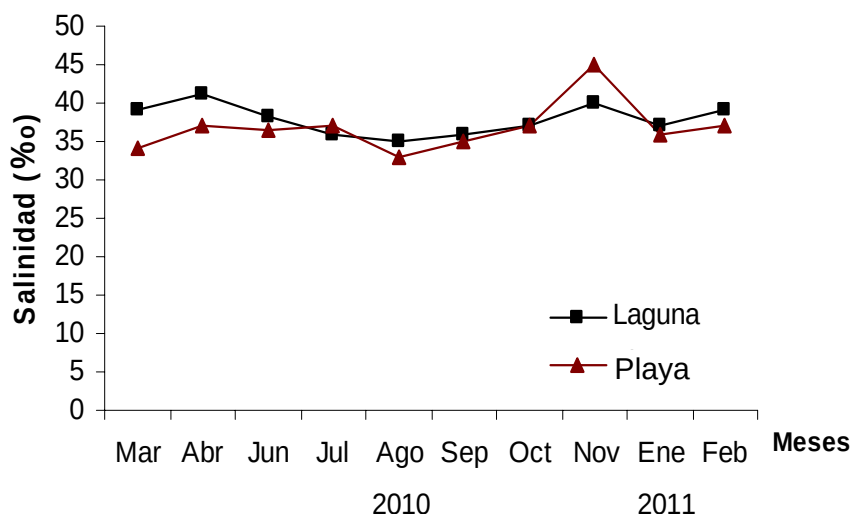


Figura 4. Valores mensuales de salinidad.

La concentración de oxígeno disuelto en la columna de agua varió similarmente entre las localidades (Fig. 5). Los valores máximos se encontraron en enero (9,02 mg/L en la laguna y 8,26 mg/L en la playa) y los mínimos en junio (5,55 mg/L en la laguna y 5,62 mg/L en la playa) y octubre (5,64 mg/L en la laguna y 5,44 mg/L en la playa).

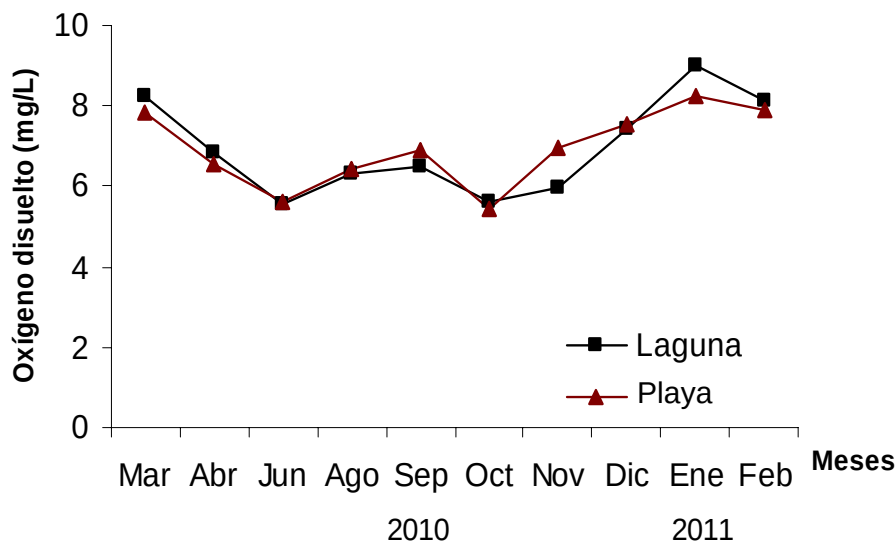


Figura 5. Valores mensuales de oxígeno disuelto en la columna de agua.

La temperatura presentó variación estacional, presentando máximos en agosto (33,3°C en la laguna y 32,2°C en la playa) y mínimos en marzo (19,9°C en la laguna y 24,4 °C en la playa) y diciembre (21,4°C en la laguna y 23,6°C en la playa) (Fig.6).

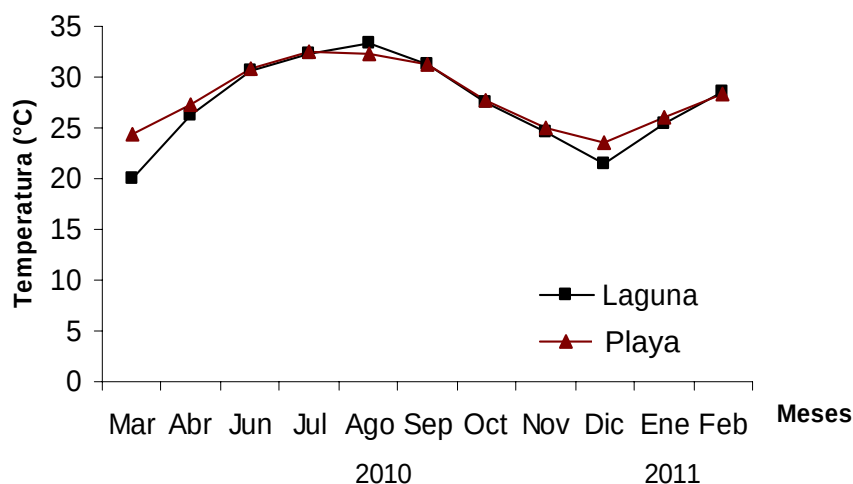


Figura 6. Valores mensuales de temperatura del agua.

4.3. Relación entre biomasa y variables ambientales

Las variables ambientales medidas mostraron correlación con la biomasa de los GMF de macroalgas, siendo mayores los valores del coeficiente de



correlación (r) que el valor crítico determinado (Tabla IV). El eje 1 extrae la mayor variabilidad de las variables ambientales.

Tabla IV. Coeficiente de correlación (r) de las variables ambientales ($n=22$, r crítica= 0,41).

Variables ambientales	Ejes	
	1	2
Salinidad	0,472	-0,705
Temperatura	-0,883	-0,042
Oxígeno disuelto	0,883	0,168
Precipitaciones	-0,832	-0,305

En la figura 7 se evidencia que la biomasa de los GMF filamentosas y corticadas (plano derecho) mostraron mayor correlación con las mayores salinidades y oxígeno disuelto. Mientras los GMF calcáreas articuladas y coriáceas (plano izquierdo) lo fueron con las temperaturas y las precipitaciones. Los bajos valores de biomasa y la no estacionalidad del GMF foliosas y globosas no permitieron establecer una clara correlación con las variables ambientales (Fig. 7).

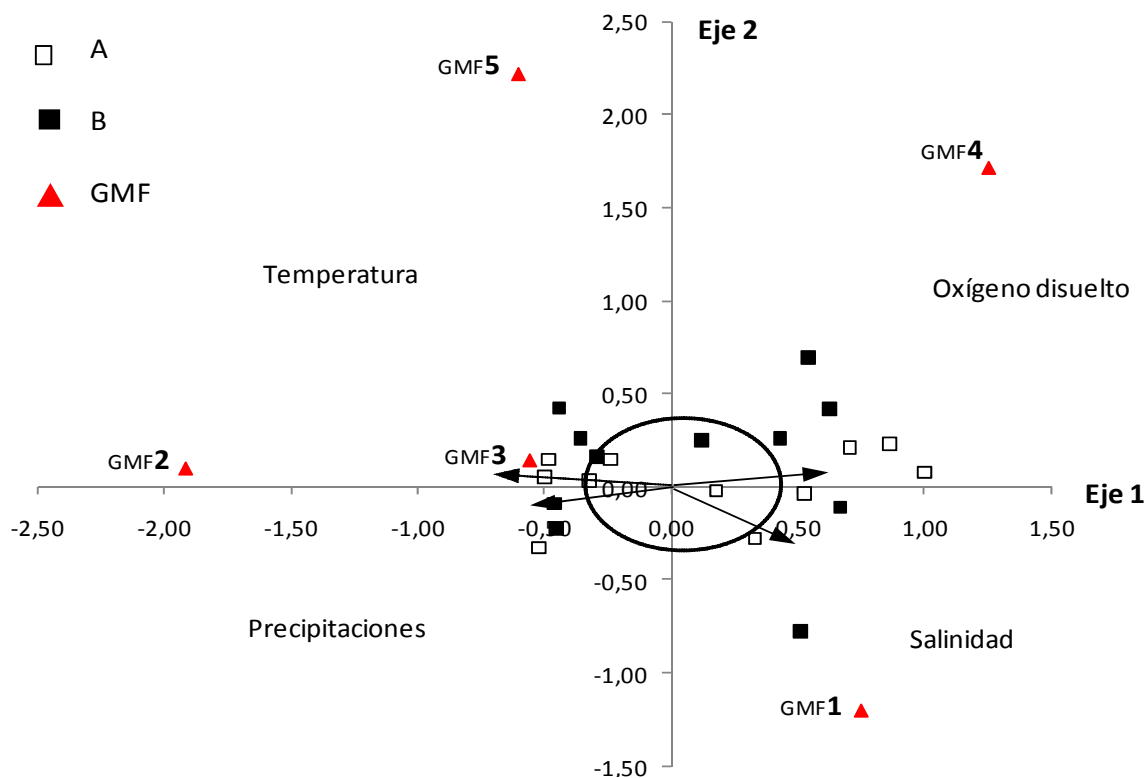


Figura 7. Análisis canónico. (A=laguna, B=playa; GMF1=macrófitas corticadas, GMF2=macrófitas coriáceas, GMF3=calcáreas articuladas, GMF4=filamentosas, GMF5=foliosas y globosas).

4.4. Modelo matemático

4.4.1. Puntos de equilibrio del ecosistema y su estabilidad

Las ecuaciones (22) y (23) representan los puntos de equilibrio del ecosistema para los que la biomasa es estable.

$$B_1 = 0 \quad (22)$$

$$B_2 = K \left[1 - \frac{d}{g_{\max} f_{\text{amb}}} \right] \quad (23)$$

El punto de equilibrio trivial ($B_1 = 0$), está situado en el origen de coordenadas y el punto no trivial está en la intersección de las líneas g y d (debido a que las tasas de crecimiento y mortalidad se igualan en este punto) (Fig. 8).

Para determinar la estabilidad de estos puntos se realiza el análisis gráfico, donde se demuestra que B_1 es un punto de equilibrio inestable, pues aunque en este punto la biomasa de macroalgas es cero, ante cualquier condición ambiental que favorezca el crecimiento de las macroalgas, el parámetro de crecimiento se hace mayor que el de mortalidad ($g > d$) y por tanto se seguirá favoreciendo el aumento de la biomasa de macroalgas. En otras palabras, el ecosistema no regresará al estado de equilibrio en B_1 , sino que tenderá a ir aumentando los valores de biomasa hasta llegar al otro estado de equilibrio en B_2 .

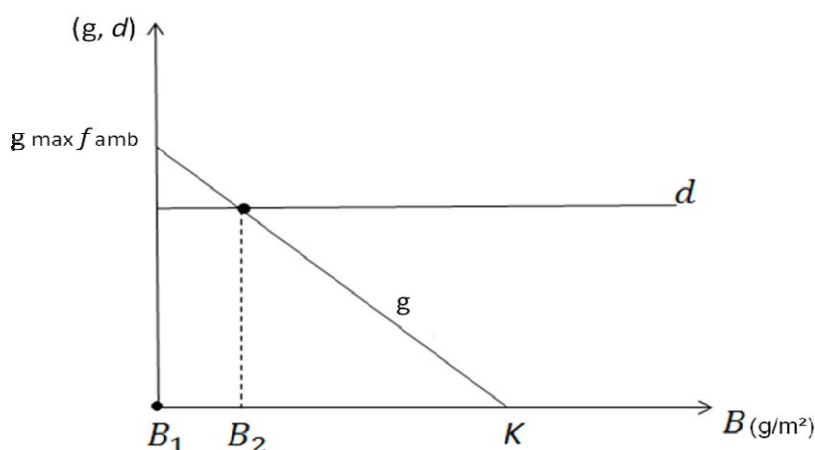


Figura 8. Representación gráfica de los puntos de equilibrio del ecosistema.

Analizando la estabilidad del estado de equilibrio en B_2 , se puede comprobar que si la biomasa disminuye, al observar las respectivas rectas para g y d , el crecimiento sobrepasa a la mortalidad, por lo que el ecosistema retornará al valor de biomasa en B_2 . Por otro lado, si la biomasa aumenta, la mortalidad se hará mayor que el crecimiento, por lo que en este caso también el ecosistema retornará a su valor de biomasa de equilibrio estable en B_2 .

Si la ecuación diferencial (1) describe adecuadamente la manifestación del ecosistema pasto marino, este tiene solamente un punto de equilibrio estable, para el cual el valor de la biomasa está dado por la ecuación (23).



El análisis realizado es válido para cualquier clasificación de las macroalgas (GF o GMF), sólo que cambiarían los valores de los parámetros al pasar de un grupo a otro, y consecuentemente los valores de la biomasa en los puntos de equilibrio. De igual manera, todas las fórmulas expuestas son aplicables a cualquier grupo de macroalgas.

4.4.2. Biomasa de equilibrio estable de GMF

La playa presenta mayor capacidad de carga para las flotantes y la laguna para las rizofíticas (Tabla V)

Tabla V. Capacidad de carga (g/m^2) del ecosistema para los GF de macroalgas en las localidades de estudio.

Laguna	Capacidad de carga
flotantes	141
rizofíticas	455
Playa	
flotantes	260
rizofíticas	119

Los parámetros f_f y f_r (Tabla VI) son la clave para conectar las dos clasificaciones trabajadas (GF y GMF), pues cualquier parámetro que se necesite para un GMF puede obtenerse usando f_f y f_r como pesos estadísticos en las ecuaciones de transformación de GF a GMF.

Tabla VI. Fracciones de rizofíticas y flotantes dentro de cada GMF en las localidades de estudio.

Laguna	Fracción de rizofíticas (f_r)	Fracción de flotantes(f_f)
macrófitas corticadas	0,08	0,92
calcáreas articuladas	1	0
filamentosas	0,14	0,86



Playa

macrófitas corticadas	0,01	0,99
calcáreas articuladas	0,88	0,12
filamentosas	0,33	0,67

Los valores de capacidad de carga y biomasa de equilibrio de los GMF determinados a partir de las ecuaciones (18) y (21) se muestran en la tabla VII. Donde se obtuvo que la laguna es la localidad con mayor capacidad de carga para las calcáreas articuladas y la playa para las corticadas y las filamentosas.

En la mayoría de los meses la biomasa de cada grupo estuvo alejada a la del equilibrio, solamente cuando se presentaron los máximos, debido a condiciones ambientales favorables, la biomasa de estos se acercó.

Por ejemplo las calcáreas articuladas presentaron máximos en julio y septiembre en la playa (65 g/m^2 y 66 g/m^2 respectivamente), en estos meses se obtuvieron los valores más cercanos al equilibrio, mientras que en marzo presentó los mínimos (16 g/m^2), correspondiéndose con el valor más alejado. De igual manera sucedió con los demás GMF en las dos localidades

Tabla VII. Capacidad de carga (g/m^2) del ecosistema y Biomasa de equilibrio estable (g/m^2) de GMF en las localidades de estudio.

Laguna	Capacidad de carga	Biomasa de equilibrio
macrófitas corticadas	166	121
calcáreas articuladas	445	228
filamentosas	184	132
Playa		
macrófitas corticadas	260	195
calcáreas articuladas	136	72
filamentosas	213	142

4.4.3. Variación de la función ambiental de equilibrio

La figura 9 muestra los valores de biomasa de las calcáreas articuladas en la playa para distintos valores de la función ambiental de equilibrio. Se observa que la biomasa se incrementa a medida que aumenta el valor de la función ambiental. La mayor sensibilidad de este incremento se encuentra para los valores de 0,2 a 0,3 de la función ambiental. Esto indica que ante una leve variación del ambiente entre estos valores, la biomasa responde con un incremento considerable. A partir de 0,4, el aumento es gradual, pues según Biber *et al.* (2004) la función se va acercando a sus valores óptimos.

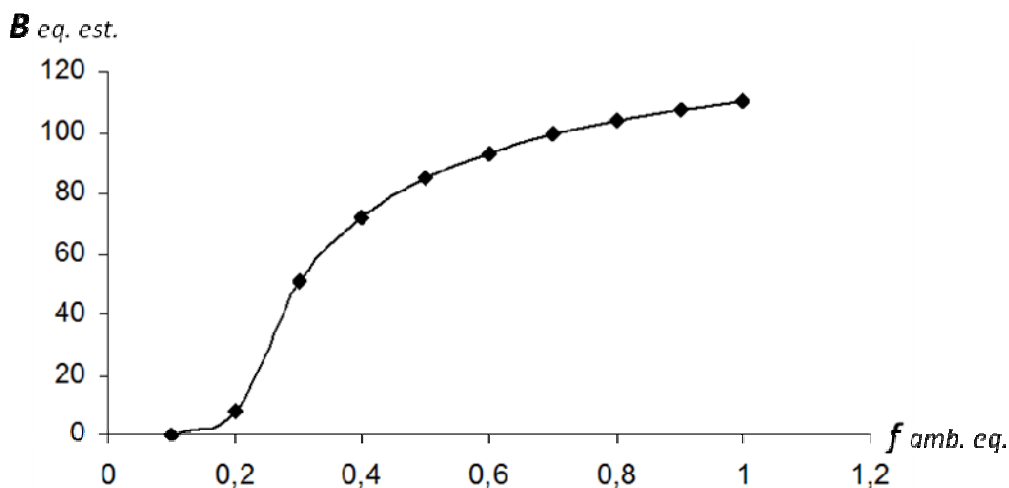


Figura 9. Biomosas de equilibrio estable (g/m^2) de las calcáreas articuladas en la playa para distintos valores de la función ambiental de equilibrio.



5. Discusión

5.1. Composición de especies y biomasa

La menor cantidad de géneros de macroalgas encontrados en la laguna coincide con lo reportado en la literatura. Según Suárez (1989a) la menor diversidad de macroalgas se encuentra en las lagunas costeras rodeadas por manglar. Independientemente de presentarse la menor diversidad de macroalgas se encontró el mayor valor de biomasa total, determinado por el importante aporte de las calcáreas articuladas, debido a su alto contenido de carbonato de calcio.

Por otra parte la playa aunque más diversa presentó menor biomasa total y esto se debe a la baja productividad de este tipo de biotopo arenoso (Alcolado, 2006) y coincide con otros reportes en similares locaciones (Cabrera *et al.*, 2006).

Las especies del género *Halimeda* estuvieron presentes durante todo el año de estudio en las dos localidades. En la playa fueron más abundantes, pero los especímenes eran de pequeño tamaño en comparación con los encontrados en la laguna, esto pudiera estar dado por las diferencias existentes en el contenido de nutrientes en la columna de agua en ambas localidades, ya que este género aunque no responde al aumento en biomasa como otros géneros de especies oportunistas en iguales condiciones, es capaz de adaptarse a niveles apreciables de enriquecimiento (Fong *et al.*, 2003).

La dominancia del género *Laurencia* (marzo-septiembre) en la laguna coincide con lo reportado por Biber e Irlandi (2006), para pastos marinos en localidades de canalizo al sur de La Florida con características ambientales muy similares a la laguna. Esto está determinado por las características del régimen hidrodinámico en la localidad, el cual presenta valores considerables de corrientes durante los picos de marea, mientras tanto las aguas permanecen sin un fuerte hidrodinamismo, favoreciendo el desarrollo de estas especies, que no poseen gran desarrollo en las estructuras de fijación.



La dominancia del género *Laurencia* en la playa no coincide con lo encontrado por los citados autores en localidades similares, esto pudiera atribuirse a la ubicación geográfica de la playa, la cual se encuentra en una ensenada protegida de los vientos del Este y Noreste, que son los que se presentan con mayor frecuencia en Cayo Coco.

Considerando lo anterior la biomasa de las macrófitas corticadas estuvo determinada por el aporte del género *Laurencia* en las dos localidades, teniendo en cuenta que de la biomasa total del grupo el 98,4% corresponde a este género en la playa y el 85,4 % en la laguna.

La ausencia de angiospermas marinas en las áreas dominadas por *Laurencia*, pudiera estar dado por la competencia que se establece por la luz y los nutrientes en sitios con alta densidad de estas macroalgas, causando bajos niveles de oxígeno en el sedimento y en la columna de agua. Tales condiciones de hypoxia y anoxia pueden influir en la extinción local de las angiospermas marinas (Thomsen, 2009).

El incremento en los valores totales de biomasa de las macroalgas en los meses de verano, coincide con los resultados de Cabrera *et al.* (2006) en la Bahía de Nuevitás, con Biber e Irlandi (2006) al Sur de la Florida y con Suárez (1989a) para otras áreas de Cuba, y pudiera ser una consecuencia del aporte de nutrientes durante estos meses (período lluvioso) producto del arrastre de las lluvias.

Los mayores valores de biomasa de las macrófitas corticadas en las dos localidades en los meses de primavera e invierno están determinadas por el aporte de los géneros *Laurencia*. La biomasa de estos géneros tienen sus picos máximos en invierno y primavera y mínimos en veranos según resultados de otros autores al Sur de La Florida (Josselyn, 1977; Thorhaug y Roessler, 1977).

Las razones propuestas para explicar esta variación estacional comprende las variaciones de intensidad de la luz y temperatura. Los efectos estacionales



sinérgicos de la luz y temperatura unido al incremento de la salinidad en invierno y primavera, tiene influencia en la biomasa de las algas (Josselyn, 1977; Virnstein y Carbonara, 1985).

5.2. Relación entre biomasa y variables ambientales

La ubicación en el mismo plano de las macrófitas corticadas y filamentosas puede ser explicado a partir de las observaciones de Littler y Littler (1980 y 1984), donde plantean que estos grupos están representados por especies con alta productividad. Dentro de las filamentosas se presentan muchas especies levemente corticadas, lo que indica que existen similitudes entre ambos grupos.

En el caso de la ubicación en el plano coincidente de las coriáceas y calcáreas articuladas sucede lo mismo, ambos grupos presentan baja productividad y aunque el primero es un grupo heterogéneo (presenta especies desde carnosas hasta más rígidas) presenta suficiente fortaleza para ser duradero en el ecosistema y por tanto se relaciona un poco más con los grupos de especies clímax, en este caso las calcáreas articuladas (Littler y Littler, 1980 y 1984).

La correlación mostrada entre las macrófitas corticadas y filamentosas con los valores elevados de salinidad, se debe a que presentaron máximos de biomasa en los meses del período poco lluvioso, donde la salinidad tiende a presentar sus mayores valores.

Las filamentosas fueron más abundantes en la laguna, donde alcanzó un máximo en noviembre para un valor de salinidad de 40‰. Las especies que conforman este grupo son favorecidas por la selección natural en ambientes inestables, con características extremas (Littler y Littler, 1980). Es por ello que ante condiciones de salinidad relativamente elevadas no se ven afectadas y responden con valores apreciables de biomasa.

En el caso de las macrófitas corticadas, estudios realizados por Biber e Irlandi (2006) demostraron que la tasa de crecimiento media de especies como



Laurencia poiteau (J. V. Lamouroux) M. Howe es mayor para 35 ‰ que para valores menores de salinidad y que en verano la baja salinidad existente por la contribución de las lluvias permitió que los géneros *Laurencia* e *Hypnea* presentaran niveles bajos de biomasa. Lo que indica que este grupo de macroalgas presenta tolerancia a valores elevados de salinidad.

De igual manera los máximos de biomasa de ambos grupos se correlacionaron con valores elevados de oxígeno disuelto en la columna de agua, lo que demuestra la alta productividad de las especies que los conforman (Littler y Littler, 1984).

En el caso de las filamentosas el máximo de biomasa en diciembre en la laguna se correlaciona con un valor alto de oxígeno disuelto (7,41mg/L). Esto se explica como una posible estrategia que garantiza el rápido reemplazamiento del tejido vegetativo y reproductor ante su elevada palatabilidad (Littler y Littler, 1980).

De igual manera ocurre para las macrófitas corticadas, las que presentaron máximos en diciembre en la playa coincidiendo con un valor elevado de oxígeno (7,54mg/L), mientras que el valor mínimo de oxígeno en esta localidad en octubre (5,44mg/L), se relaciona con un descenso de la biomasa del grupo (Fig.2). Este grupo de macroalgas, después de las filamentosas es el grupo que presenta el mayor número de especies con valores elevados de productividad y capacidad fotosintética (Littler y Littler, 1984).

La correlación mostrada entre las calcáreas articuladas y coriáceas con los valores elevados de temperatura y precipitaciones, se debe a que presentaron máximos de biomasa en los meses de verano, donde se alcanzaron las temperaturas más altas y los mayores acumulados de precipitaciones.

La ubicación en el plano de las calcáreas articuladas próximas al origen de coordenadas indica que se vio favorecida por valores cálidos de temperatura. Los mayores valores de biomasa de este grupo se encontraron en los meses



de verano con un promedio de 31°C en ambas localidades y los mínimos en marzo con un promedio de 22°C.

Un ciclo estacional similar al anterior fue presentado por el género *Halimeda* en Bermuda (Wefer, 1980) y en algunas áreas del océano Pacífico (Garrigue, 1991), donde se encontró alta productividad en verano y reducida en invierno. Esto corrobora lo planteado por Bach (1979), quien sugirió que la baja productividad de *Halimeda* en invierno está relacionada con la disminución de la temperatura. Además, ha sido experimentalmente demostrado que la fuerte calcificación en algas tropicales constituye una adaptación fisiológica para sobrevivir a la intensa iluminación existente en esta zona (Littler y Doty, 1975).

Las macrófitas coriáceas presentaron valores bajos de biomasa en las dos localidades, aunque es posible observar un ligero aumento en los meses de verano. Este incremento al no ser tan significativo como en el caso de las calcáreas articuladas, pudo determinar la ubicación en la porción terminal del eje 1.

5.3. Modelo matemático

La capacidad de carga es el número de individuos o biomasa (en este caso particular) que puede tolerar el ecosistema de manera sostenible, en función de la disponibilidad de recursos que presente el mismo.

La mayor capacidad de carga de las flotantes encontrada en la playa, responde al número de especies de este grupo encontrados en la localidad (Anexo, Tabla I), entre las que se encuentran las del género *Laurencia*, que realizaron el mayor aporte. Por ello, es lógico que la playa presentara mayor capacidad de carga para las macrófitas corticadas, pues este grupo presentó mayor fracción de flotantes.



Por otra parte, la laguna presentó mayor capacidad de carga de rizofíticas determinado por el aporte de las calcáreas articuladas, coincidiendo este último GMF con la mayor capacidad de carga para la localidad.

Los mayores valores de capacidad de carga de las macrófitas corticadas y filamentosas en la playa, pudiera estar determinado porque en esta localidad se presenta mayor espacio, lo que permite que pueda ser ocupado por las macroalgas sin verse afectadas por la competencia, pues aunque en la laguna se puedan presentar concentraciones más elevadas de nutrientes y mayor disponibilidad de sustrato rocoso que favorezca el asentamiento de las macroalgas, la abundancia pudiera verse limitada por el espacio.

En la mayoría de los meses los valores de biomasa de cada GMF presentaron valores alejados del equilibrio. Solamente los más cercanos al mismo se encontraron en los meses con condiciones favorables de las variables ambientales (o por lo menos una) con mayor incidencia en la biomasa del GMF en cuestión. El equilibrio no es el destino ni el objetivo de los sistemas vivos, simplemente porque como sistemas abiertos, están asociados a los cambios del ambiente (Reyes y Ramírez, 2008).

El hecho de que la mayor sensibilidad del modelo, se presente para los valores entre 0,2 y 0,3 de la función ambiental de equilibrio, puede estar determinado por la amplia gama de valores que se presentan para el intervalo, que van desde valores poco favorables a condiciones más favorables para la proliferación de las macroalgas (específicamente las calcáreas articuladas).

Por otra parte, el hecho de que a partir de 0,4 el incremento sea gradual, indica que el óptimo de la función ambiental para el grupo es bajo. Lo que se respalda con los resultados encontrados en el trabajo de campo, pues los representantes del grupo, principalmente *Halimeda* estuvieron presentes durante todo el período de estudio en las dos localidades.



Conociendo si la biomasa del GMF se encuentra más o menos cercana a la del equilibrio se puede precisar la manifestación de las variables ambientales en el ecosistema, de allí la importancia de los GMF como bio-indicadores ambientales.



6. Conclusiones

1. La biomasa de los GMF calcáreas articuladas, corticadas y filamentosas presentaron variaciones espacio - temporales.
2. Los picos máximos de biomasa se presentaron en verano y los mínimos en primavera.
3. La biomasa de las macrófitas corticadas y las filamentosas mostró correlación con la salinidad y el oxígeno disuelto, mientras las coriáceas y las calcáreas articuladas lo fueron con la temperatura y las precipitaciones.
4. Los pastos marinos en las localidades de estudio tienen dos puntos de equilibrio donde la biomasa es constante: uno estable donde se igualan las tasas de crecimiento y mortalidad y otro inestable donde la biomasa se hace cero.
5. La laguna es la localidad con mayor capacidad de carga para las calcáreas articuladas y la playa para las corticadas y las filamentosas.
6. Las fracciones f_f y f_r son pesos estadísticos en las ecuaciones de transformación de GF a GMF.
7. Los valores de biomasa de los GMF más cercanos al equilibrio del ecosistema se presentaron en los meses que coincidieron con los picos máximos.



7. Recomendaciones

1. Muestrear por un período superior a un año y en áreas con mayores variabilidades ambientales con el objetivo de contrastar hipótesis en la modelación de pastos marinos en la plataforma cubana.
2. Realizar análisis de nutrientes lo que permitirá análisis ecológicos más rigurosos y contribuirán a una mayor exactitud en la modelación matemática del ecosistema.



8. Literatura citada

- ACC/ICGC (1990): **Estudio de los grupos insulares y zonas litorales del Archipiélago Cubano con fines turísticos, Cayos Guillermo, Coco y Paredón Grande**. Fernández, L., E. García, M. Aguiar, G. Rodríguez y M. Páez (eds.) Ed. Científico-Técnica, La Habana, Cuba, 180 pp.
- Alcolado, M.P. (2006): Diversidad, utilidad y estado de conservación de los biotopos marinos. En: R. Claro (ed.), **La Biodiversidad Marina de Cuba**. pp. 23-41. Instituto de Oceanología, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, Cuba.
- APHA. (1992): **Standard methods for the examination of water and wastewater**. 18th ed. American Public Health Association, Washington, DC. USA, 1268pp.
- Bach, S. (1979): Standing crop, growth, and production of calcareous siphonales in a south Florida lagoon. **Bull. Mar. Sci.** (29): 191–201.
- Bhattacharya, D. y L. Medlin (1998): Algal phylogeny and the origin of land plants. **Plant. Physiol.** 116: 9–15.
- Biber, P.D. y E.A. Irlandi (2006): A temporal and spatial dynamics of macroalgal communities along an anthropogenic salinity gradient in Biscayne Bay (Florida, USA) **Aquat. Bot.** 85: 65–77.
- Biber, P.D., M.A. Harwell y W.P. Cropper (2004): Modeling the dynamics of three functional groups of macroalgae in tropical seagrass habitats. **Ecol. Model.** 175: 25-54.
- Björk M., F. Short, E. Mcleod y S. Beer (2008): **Managing Seagrasses for Resilience to Climate Change**. IUCN, Gland, Switzerland. 56pp.
- Borowitzka, M.A., P. Lavery y M. Keulen (2006): Epiphytes of seagrasses. En: A.W.D. Larkum, R.J. Orth y C.M. Duarte (eds.) **Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation**. pp. 441-461. Springer, Dordrecht: The Netherlands.
- Brown, B.E. y J.C. (1993): Coral bleaching. **Sci. Amer.** 268: 64 - 70.
- Buesa, J. (1974a): Tasas metabólicas del macrofitobentos de la plataforma noroccidental de Cuba. **Resúmenes Invest. Centr. Invest. Pesq.**, Cuba, 1:55-61.
- Buesa, J. (1974b): Comportamiento biológico de la seiba *Thalassia testudinum* Koenig, 1805) en Cuba. **Resúmenes Invest. Centr. Invest. Pesq.**, Cuba 1: 66-69.



- Bula-Meller, G. (1977): Algas marinas bénticas de un área afectada por aguas de surgencia frente a la costa Caribe de Colombia. **An. Inst. Inv. Mar.** 9: 45-71.
- Bula-Meller, G. (1990): Altas temperaturas estacionales del agua como condición disturbadora de las macroalgas del parque Nacional Tairóa, Caribe Colombiano: Una Hipótesis. **An. Inst. Inv. Mar.** 19: 9-21.
- Cabrera, R., A. Moreira y J. Primelles (2006): Distribución de la biomasa de macroalgas en la bahía de Nuevitas, Cuba. **Rev. Invest. Mar.** 27(1):19-29.
- Carpelan, L.H. (1964): Effects of salinity in algal distribution. **Ecology.** 45 (1): 70-77.
- Chopin, T. (1997): **Marine biodiversity monitoring. Protocol for monitoring of seaweeds.** Universidad de New Brunswick. Centro de Estudios de Costa y Acuicultura, New Brunswick, Canadá 31pp.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Farberk, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R.V. O'Neill, J. Paruelo, R.G. Raskin, P. Sutton y M. van den Belt (1997): The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature.** 387: 253-260.
- Cunha, S.R. y C.S.B. Costa (2002): Gradientes de Salinidades e Freqüência de alargamento como determinantes da distribuição e biomassa de macroalgas associadas a trocos de manguezais na baía de Babitonga. **FACIMAR.** 6: 93-102.
- Davis, B.C. y J.W. Fourqurean (2001): Competition between the tropical alga, *Halimeda incrassata*, and seagrass, *Thalassia testudinum*. **Aquat. Bot.** 71: 217-232.
- de Boer, R.J. (2006): **Modeling Population Dynamics: a Graphical Approach.** Theoretical Biology, Utrecht University. 172pp.
- deBoer, J.A., H.J. Guigli, T.L. Israel, y C.F. D'Elia (1978): Nutricional studies of two red algae. I. Growth rate as a function of nitrogen source and concentration. **J. Phycol.** 14: 261-266.
- den Hartog, C. y R.C. Phillips (2001): Common structures and properties of seagrasses beds fringing the coasts of the world. En: K. Reise (ed.), **Ecological comparisons of sedimentary shores.** pp. 195-212. Ecological Studies, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Alemania.
- Duarte, C.M. y J. Cebrián (1996): The fate of marine autotrophic production. **Limnol. Oceanogr.** 4(8): 1758-1766.
- Duarte, C.M., J. Terrados, N. R. S. Agawin y M. D. Fortes (2000): An experimental test of the occurrence of competitive interactions among SE Asian seagrasses. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 197: 231-240.



- Ducker, S.C. y R.B. Knox (1978): Alleloparasitism between a seagrass and algae. **Naturwissenschaften**. 65: 391–392.
- Dumbauld, B. y S. Wyllie-Echeverría (2003): The influence of burrowing thalassinid shrimps on the distribution of intertidal seagrasses in Willapa Bay, Washington, USA. **Aquat. Bot.** 77, 27-42.
- Fong, P. y M.A. Harwell (1994): Modeling seagrass communities in tropical and subtropical Bays and estuaries: a mathematical model synthesis of current hypotheses. **Bull. Mar. Sci.** 54: 757-781.
- Fong, P., K.E. Boyer, K. Kamer, y K.A. Boyle (2003): Influence of initial tissue nutrient status of tropical marine algae on response to nitrogen and phosphorus additions. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 262: 111–123.
- Francesc, P. (2008): Aproximaciones a la modelización y la predicción de ecosistemas marinos (activo en mayo de 2011) Print. vs. the Internet. Comunicación oral al Symposium GLOBEC-IMBER España celebrado en Valencia del 28-30 marzo de 2007. <http://digital.csic.es/handle/10261/3161pdf>.
- Garrigue, C. (1991): Biomass and production of two *Halimeda* species in the southwest New Caledonian lagoon. **Oceanol. Acta** 14 (6): 581–588.
- Gómez, I y P. Houvinen (1998): Fotobiología de algas marinas: campos lumínicos costeros, requerimientos para procesos morfo-funcionales y mecanismos de fotoprotección. **Bot. Mar.** 24: 145-148.
- Halum, Z., J. Terrados, J. Borum, L. Kamp-Nielsen, C.M. Duarte y M.D. Fortes (2002): Experimental evaluation of the effects of siltation-derived changes in sediment conditions on the Philippine seagrass *Cymodocea rotundata*. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 279: 73-87.
- Hanisak, M.D. (1983): The nitrogen relationships of marine macroalgae. En: E.J. Carpenter y D.G. Capone (eds), **Nitrogen in the marine environment**. Academic Press. pp.699-730. New York, USA.
- Hanisak, M.D., D.S. Littler y M.S. Littler (1988): Significance of macroalga polymorphism: intraspecific tests of the functional-form model. **Mar. Biol.** 99: 157-165.
- Hemminga, M.A. y C.M. Duarte (2000): **Seagrass Ecology**. University of Cambridge, New York, USA. 298 pp.



- Hernández-Zanuy, A., E. Tristá, P.M. Alcolado, S. Lorenzo, M. Martínez, M. Hernández, R.T. Capote, R. Guerra, M. Esquivel, L. Peña y M. Sosa (2006): Diagnóstico ecológico para la rehabilitación del tramo de costa comprendido entre Surgidero de Batabanó y Mayabeque, costa sur de la Provincia Habana. Informe final, Proyecto de investigación. Archivo Científico del Instituto de Oceanología, La Habana, Cuba, 111 pp.
- Hoek. C. v. d., D.G. Mann, H.M. Jahns (1995): **Algae: An introduction to phycology**, Cambridge University Press Cambridge, 234pp.
- Josselyn, M. (1977): Seasonal changes in the distribution and growth of *Laurencia poitei* in a subtropical lagoon. **Aquat. Bot.** 3: 217–229.
- Kinne, O. (1970): Temperature, general introduction. En O. Kinne (ed.), **Marine ecology**. pp. 321-346, New York. USA.
- Lewis, S.M. (1986): The role of herbivorous in the organization of a Caribbean reef community. **Ecol. Monogr.** 56: 183-200.
- Littler, D.S. y M.S. Littler (1984): Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. **J. Exp. Mar. Ecol.** 74: 13-34.
- Littler, D.S. y M.S. Littler (2000): **Caribbean Reef Plants. An identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico**. Offshore Graphics, Inc., USA, 542pp.
- Littler, M.M y D.S. Littler (1983): Heteromorphic life-history strategies in the brown alga *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) Link. **J. Phycol.** 19: 425-431.
- Littler, M.M y K.F. Arnold (1982): Primary productivity of marine macroalgal functional-form groups from southwestern North America. **J. Phycol.** 18: 307-311.
- Littler, M.M. (1980): Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae: tests of a functional/form hypothesis. **Bot. Mar.**, 22: 161-165.
- Littler, M.M. y D.S. Littler (1980): The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory test of a functional form model. **Am. Nat.** 116 (1): 25-44.
- Littler, M.M. y M.S. Doty (1975): Ecological components structuring the seaward edges of tropical Pacific reefs: the distribution, communities and productivity of *Porolithon*. **J. Ecol.** 63: 117-129.
- Lüning, K. (1990): **Seaweeds. Their Environment, Biogeography and Ecophysiology**. Inc, New York, USA, 527 pp.



- Martínez-Darana, B.R. (2007): Características y estado de conservación de los pastos marinos en áreas de interés del Archipiélago Sabana-Camagüey. Tesis presentada en opción al grado científico de Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad de La Habana.
- Martínez-Daranas, B.R. y P.M. Alcolado (s.a.): Las praderas marinas en Cuba. Serie divulgativa-49 Proyecto GEF/PNUD Sabana-Camagüey/CUB/92/G31. Instituto de Oceanología CITMA, 5pp.
- Martínez-Daranas, B.R., A.H. González, M.E. Céspedes, M.E. Perdomo, L.C. Alonso, D.Z. Ríos, J.D. Larrea, M.C. Mallo, A.A. Mallea y R. Sánchez (2007): Avances en el conocimiento de la flora y la fauna del Ecosistema Sabana-Camagüey. En: P. M. Alcolado, E.E. García y M.A. Acosta (eds) **Ecosistema Sabana-Camagüey. Estado actual, avances y desafíos en la protección y uso sostenible de la biodiversidad**. pp. 9-13. Proyecto PNUD/GEF Sabana-Camagüey CUB/98/G32; CUB/99/G81. Editorial Academia, La Habana, Cuba.
- Martínez-Daranas, B.R., C. Jiménez y P. Alcolado (1996): Prospección del macrofitobentos de los fondos blandos del archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba. **Avicennia**. 4(5): 77-88.
- McCune y M.J. Mefford (1999) : Multivariate Analysis of Ecological Data. Versión 4.0. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon. USA.
- Murray, J.D. (2002): **Mathematical Biology: I. An Introduction**. Geophysics and Planetary Sciences (3rd edition), USA, 551pp.
- Prado, M. y A.M. Suárez (1996): Estudio del fitobentos en Cayo Hicacos, Archipiélago de los Canarreos, Plataforma Occidental de Cuba. **Rev. Invest. Mar.** 17 (1): 27-34.
- Reyes, M.J.M. y T.R. Ramírez (2008): (activo en marzo de 2011). Print vs. the Internet: La dinámica general de los ecosistemas y la predicción. <http://aleph.cs.buap.mx>. Aleph Zero 23.p.67-70.pdf
- Ruiz, J. y J. Romero (2003): Effects of disturbances caused by coastal constructions on spatial structure, growth dynamics and photosynthesis of the seagrass. **Mar. Poll. Bull.** 46: 1523-1533.
- Short, F.T., W.C. Dennison, T.J.B. Carruthers y M. Waycott (2007): Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model. **J. Exp. Mar. Ecol.** 350: 3-20.
- Smith, V.H. (2003): Eutrophication of freshwater and coastal marine ecosystems: A global problem. **Envir. Sci. Poll.** 10: 126-139.
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7.0 www.statsoft.com.



- Steneck, R.S. y M.N. Dethier (1994): A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. **Oikos** 69: 476-498.
- Steneck, R.S. y V. Testa (1997): Are calcareous algae important to reefs today or in the past? Proc. 8th Int. Coral Reef. **Sym.** 1: 685-688.
- Suárez, A.M. (1989a): Ecología del macrofitobentos de la plataforma de Cuba. **Rev. Invest. Mar.** 10(3):187-206.
- Suárez, A.M. (1989b): Fitogeografía del macrofitobentos de la plataforma de Cuba. **Rev. Invest. Mar.** 10 (2): 103-116.
- Suárez, A.M. (2006): El macrofitobentos, Reino Vegetal En: Claro, R. Diversidad de organismos. En: R. Claro (ed), **La Biodiversidad Marina de Cuba**. pp. 79-83. Instituto de Oceanología, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, Cuba.
- Tamaki, H., M. Tokuoka, N. Wataru, T. Terewaki y M. Okada (2002): Deterioration of eelgrass, *Zostera marina* L., meadows by water pollution in Seto Inland Sea, Japan. **Mar. Poll. Bull.** 44: 1251-1256.
- Taylor, W.R. (1960): **Marine algae of the eastern tropical and subtropical coast of the America**. University of Michigan Press, Ann Arbor, USA, 267pp.
- Ter Braak, C.J.F. (1986): Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. **Ecology**. 67:1167-1179.
- Terrados, J. y C.M. Duarte (2000): Experimental evidence of reduced particle resuspension within a seagrass (*Posidonia oceanica* L.) meadow. **J. Exp. Mar. Bio. Ecol.** 243: 45-53.
- Thomsen, M. (2009): Ecological impacts of estuarine drift algae: a meta-analysis. University Perth, WA, USA. (Activo en Marzo 2011) Print vs. the Internet <http://www.vegfunction.net/wg/66/66.98pp.pdf>.
- Thorhaug, A., M. A. Roessler (1977): Seagrass community dynamics in a subtropical estuarine lagoon. **Aquaculture** 12: 253–277.
- Trelles, J., A.M. Suárez y E. de la Guardia (2001): Macroalgas dominantes de playa Herradura, plataforma noroccidental de Cuba: Caulerpales y Dictyotales. **Rev. Invest. Mar.** 22 (1): 1-6.
- Vales, M., A. Álvarez, L. Montes y A. Avila (Eds.) (1998): **Estudio nacional sobre la diversidad biológica en la República de Cuba**. Programa de Naciones Unidas para el Medio Ambiente. Centro Nacional de Biodiversidad. Instituto de Ecología y Sistemática. CITMA, La Habana, Cuba, 480pp.



- Virnstein, R. y P.A. Carbonara (1985): Seasonal abundance and distribution of drift algae and seagrasses in the mid-Indian River Lagoon, Florida. **Aquat. Bot.** 23: 67-82.
- Waycott, M., C.M. Duarte, T.J.B. Carruthers, R.J. Orth, W.C. Dennison, S. Olyarnik, A. Calladine, J.W. Fourqurean, K.L. Heck, Jr., A.R. Hughes, G.A. Kendrick, W.J. Kenworthy, F.T. Short y S.L. Williams (2009): Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA (PNAS)* 106: 12377-12381
- Wefer, G. (1980): Carbonate production by algae *Halimeda*, *Penicillus* and *Padina*. **Nature** 285: 323–324.
- Zúñiga, D., R. Gómez, y C. Pazos (1996): Comportamiento de las arribazones algales en Cayo Coco. **Rev. Enlace** 12 (2): 4.
- Zúñiga. D. y L.R. González (1996): Determinación de las especies de macroalgas marinas de interés económico presentes en la cayería norte de Ciego de Ávila. **Rev.Enlace**12(2):4.



9. Anexos

Tabla I. GF de macroalgas encontrados en las localidades de estudio.

flotantes	A	B	rizofíticas	A	B
<i>Champia</i>		x	<i>Acetabularia</i>		x
<i>Chondria</i>	x	x	<i>Avrainvillea</i>	x	x
<i>Cladophora</i>	x	x	<i>Batophora</i>	x	x
<i>Dasya</i>		x	<i>Caulerpa</i>	x	x
<i>Dictyota</i>	x	x	<i>Halimeda</i>	x	x
<i>Dictyosphaeria</i>		x	<i>Laurencia</i>	x	x
<i>Digenea</i>		x	<i>Lobophora</i>		x
<i>Gelidiella</i>		x	<i>Penicillus</i>	x	x
<i>Gellidium</i>	x		<i>Rhipocephalus</i>	x	x
<i>Hypnea</i>	x	x	<i>Udotea</i>	x	x
<i>Jania</i>	x	x	<i>Ventricaria</i>		x
<i>Sargassum</i>		x			
<i>Siphonocladus</i>		x			
<i>Sphacelaria</i>		x			
<i>Valonia</i>		x			

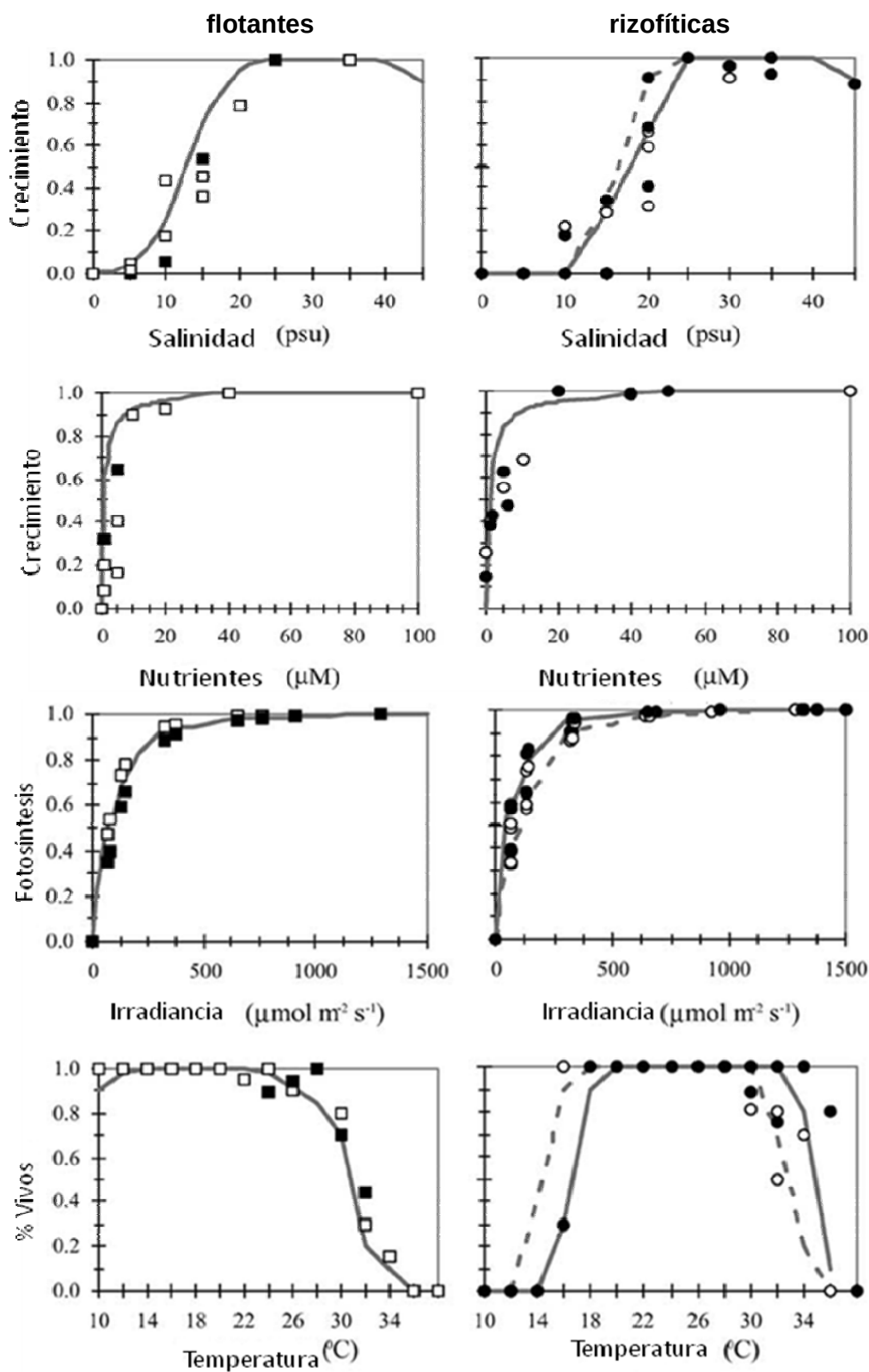


Figura 1. Funciones de variables ambientales y respuesta de los GF de macroalgas propuesta por Biber *et al.* (2004).