

ESTRUCTURA Y FUNCION DEL CAMPO DE *Thalassia* COMO ECOSISTEMA

STRUCTURE AND FUNCTION OF FIELD OF *Thalassia* AS ECOSYSTEM

Ricardo Bitter S.

*Centro de Investigaciones Marinas (CIMAR), Universidad Francisco de Miranda,
La Vela de Coro 4131. Estado Falcón, Venezuela*

RESUMEN

Los campos de fanerogamas marinas constituyen uno de los biotopos más conspicuos y esparciados ampliamente en el mundo. La vegetación de este tipo produce material orgánico autóctono y ofrece un sustrato adecuado para algas epifitas más pequeñas, varias especies de diatomeas y una fauna sésil variada.

Los atributos de este tipo de ecosistema y su interacción con la arquitectura de *Thalassia*, influyen de muchas maneras las cadenas tróficas y la distribución de la flora y fauna. La disposición de las especies que conforman las comunidades asociadas a *Thalassia* no es al azar, al contrario, está determinada por la interacción de parámetros ambientales locales. Esto se evidencia en la sensibilidad de la macrofauna al grado de exposición a la corriente marina y en que la mesofauna es gobernada por factores como la granulometría del sedimento, salinidad, disponibilidad del alimento y la exposición a la corriente marina.

La estructura de la comunidad bentónica asociada a *T. testudinum* es el reflejo de la respuesta de los organismos a la variación en las características bióticas y abióticas de cada localidad.

Palabras claves: *Thalassia*, Estructura comunitaria, Comunidad asociada

ABSTRACT

Worldwide, seagrass beds constitute one of the most conspicuous and coastal habitat type. Leaves of these plants provide a substrate for the attachment of epiphytic organisms, including bacteria, fungi, meio and mesofauna, micro and macroalgae, invertebrates and detritus that is produced *in situ* as organic material.

Attributes of the seagrass ecosystem and its interaction with *Thalassia* architecture, influence in many ways the trophic web and distribution of flora and fauna. Spatial distribution of the species associated to *Thalassia* is not at a random way; in fact, it is determined by sensibility of mesofauna to exposition grade of current velocity and by mesofauna being governed by factors as sediment grain-size, nutrients availability and salinity.

Structure of benthonic community associated to *T. testudinum* shows the organisms response to local variation in both biotic and abiotic characteristics.

Palabras claves: *Thalassia*, Community structure, Community associated.

INTRODUCCION

Las comunidades de fanerógamas marinas constituyen un rasgo común de las aguas someras en muchas partes del mundo, y dependen en forma primaria de la fuente de nutrientes en los sedimentos para su crecimiento. Estas comunidades contienen muchas especies de algas bénticas y epífitas, que en su mayoría son capaces de obtener nutrientes solamente de la columna de agua (McRoy 1983). Estos sistemas están adaptados completamente a la vida en el ambiente marino.

El número de las especies de fanerógamas marinas no es de manera alguna proporcional a su importancia ecológica; usualmente existen en cantidades enormes, formando colchones densos que cubren áreas extensas, en aguas costeras templadas y tropicales, y son de hecho, una de las comunidades más comunes de la costa (Den Hartog 1977). En ellas *Thalassia testudinum* (monocotiledónea de la familia Hydrocharitaceae) es la fanerógama dominante en la zona sublitoral superior del Caribe (Vicente *et al.*, 1980) y del trópico occidental del atlántico (Hollingworth, 1973), debido a su distribución y abundancia relativa. En general, se le puede encontrar en bahías, estuarios y lagunas costeras (Vicente *et al.* 1980; Thorhaug y Austin 1976). Las diferentes formas de crecimiento de las fanerógamas marinas están ligadas a diferencias en sus condiciones ecológicas; se les puede encontrar en todo tipo de hábitat, desde arena gruesa hasta fango, desde el cinturón litoral bajo hasta profundidades considerables. Los límites de profundidad se hallan entre el límite de marea baja y una profundidad máxima variable, que depende de la penetración de luz (Vance y Rivera 1982; Dawes y Tomasko 1988).

Den Hartog (1977) utilizando las características fisionómicas divide a las hidrófitas vasculares marinas y forma seis grupos, ubicando a *T. testudinum* en el de los Magnozostéridos, caracterizado por tener hojas largas en forma de cinta, sin nervio central. Estas plantas tienen un área foliar grande que causa un efecto de sombreo y provee una buena diversidad de microambientes. La densidad de los organismos macrobénticos en una función de la cobertura de las macrofitas, al aumentar el área

superficial y la complejidad del hábitat (Bitter, 1988).

Los campos de fanerógamas marinas son uno de los biotopos más conspicuos y esparcidos ampliamente en el mundo. Una vegetación densa de este tipo produce gran cantidad de material orgánico autóctono (Thayer *et al.* 1988) y ofrece un buen sustrato para algas epífitas más pequeñas, varias especies de diatomeas, y una fauna sésil variada (Humm 1964; Hollingworth 1973). El papel de los campos de *T. testudinum* como estabilizadora del sedimento es discutido por varios autores, entre ellos Orth (1977), Young y Young (1977) y Kikuchi y Péres (1977), quienes señalan al respecto, que los rizomas y hojas de *Thalassia* son los responsables de la composición y diversidad de la infauna, que el limo y otras sustancias coloidales suspendidas en el agua forman sedimentos dependiendo de las condiciones hidrodinámicas (Ward *et al.* 1984). La diferenciación del cuerpo de la planta en hojas, tallos y rizomas, incrementa la diversidad y da como resultado un aumento de los nichos ecológicos. Constituye en conjunto, un sustrato generalmente más compacto que el que existía inicialmente y permite formar terrazas de sustrato estabilizado hasta 1.8 metros de altura sobre el fondo que lo rodea (Rodríguez, 1972; Kikuchi y Péres 1977; Thorhaug 1981).

La preservación de los campos de *T. testudinum* es de gran importancia ya que permiten la acumulación y estabilización de los sedimentos, oponiéndose de esta manera a la erosión y contribuyendo al mantenimiento de la línea de costa (Doering y Bone, 1983), y en general, los atributos de los ecosistemas de hierbas marinas y su interacción con la arquitectura de la planta, influyen de muchas maneras las cadenas tróficas y la distribución de la flora y fauna, el uso real o potencial de estos ecosistemas por parte de la vida silvestre (Thayer *et al.*, 1988).

CARACTERISTICAS FISIOECOLOGICAS

Entre las características que le permiten a *Thalassia testudinum* cumplir con su papel de formadora de nuevos ambientes se tienen:

- a) La rapidez con la que alcanza su máximo crecimiento (Patriquin 1973; Hambrook 1983)

- b) Poseer un rizoma que le permite traslocar asimilados
- c) Alta producción de oxígeno y consumo de CO₂
- d) Eficiencia en la reproducción vegetativa.

La planta además de tener capacidad de regenerar tejido de la hoja, también puede desarrollarse al ser desarraigada y transportada por las mareas a sitios donde consigue un sustrato adecuado, siempre y cuando la porción de la planta que se arraiga, tenga ápices rizómicos que permitan el crecimiento extensivo. Según Bitter (1988) *T. testudinum* en el Parque Nacional Morrocoy (Venezuela) presenta una tendencia en el desarrollo del rizoma como órgano de anclaje, que le garantiza a la planta su arraigo en zonas con fuertes corrientes marinas (Tabla 1).

Los campos de *T. testudinum* están catalogados entre las comunidades más productivas de la tierra. Greenway (1976) encontró en Jamaica una productividad promedio anual de la planta, aislada inclusive de epífitas, de 42 g de peso seco/m²/semana, y Thayer *et al.* (1975) encontraron valores de producción anual de este tipo de comunidad, entre 200 y 300 g de carbono m⁻². Zieman *et al.* (1989) estimaron la productividad total en Florida en 8×10^{10} g de peso seco. De este total el 90 % fue de material foliar de *Thalassia*.

El follaje producido forma un techo en el campo, lo cual protege a las capas inferiores de una iluminación y temperatura altas, lo que permite que se

desarrolle un microhábitat sombreado en la base de la vegetación, donde se implantan especies que requieren este tipo de condiciones (Williams, 1987). Cuando ocurre baja de marea, los campos quedan parcialmente expuestos, pero el follaje de *Thalassia* cubre la superficie del fondo y protege a las especies situadas en ó sobre el sedimento contra la insolación fuerte, minimizando las fluctuaciones de temperatura y salinidad. La protección y resguardo que se mencionan aquí, permiten que estas áreas sean utilizadas como sitio de desove ó de refugio tridimensional para peces pequeños (< 15 cm) o bidimensional para organismos más grandes (> 20 cm) (Zieman, 1983).

Por otra parte, la intensa actividad fotosintética que se genera en los campos de *T. testudinum* según Kikuchi y Péres (1977), produce altas concentraciones de oxígeno y gran consumo de CO₂ disuelto en el agua, lo cual permite soportar altas densidades de larvas y densidades variables de invertebrados, así como la subsistencia durante las horas nocturnas, de todos los animales, plantas y organismos descomponedores que se encuentran en el campo y los que se acercan a él durante la noche en busca de alimento.

CARACTERÍSTICAS FÍSICOQUÍMICAS

El nivel de desarrollo de una comunidad particular de hierbas marinas, depende del balance entre la acumulación y descomposición de materia orgánica

Tabla 1. Estimación de la biomasa foliar y de rizoma de *Thalassia testudinum* en tres localidades del Parque Nacional Morrocoy. Los valores de biomasa vienen expresados en g peso seco/m²

| | | LOCALIDADES | | |
|----------------|-----------|-------------|--------|--------|
| | | A | B | C |
| Biomasa foliar | \bar{X} | 430,1 | 532,8 | 609,7 |
| | % | 40,4 | 32,0 | 26,3 |
| Biomasa rizoma | \bar{X} | 634,9 | 1131,7 | 1496,4 |
| | % | 59,6 | 67,9 | 73,7 |
| Biomasa total | \bar{X} | 1065 | 1665 | 2106 |

en los sedimentos y la pérdida de la misma en el sistema. El favorecimiento de la sedimentación por parte de las hojas de *Thalassia*, suministra materia orgánica a los sedimentos y mantiene un ambiente activo para el reciclaje de nutrientes. En general, debido a que los campos de *T. testudinum* están localizados en sitios de poca profundidad, están sujetos a variaciones ambientales extremas, a las cuales se les suman las condiciones particulares de cada localidad.

La disposición vertical de las hojas de *Thalassia* atenúa la energía de las corrientes marinas, permitiendo la deposición y posterior consolidación del sedimento, reduciéndose la resuspensión de los mismos (Ward *et al.* 1984). En áreas con vegetación, la velocidad de la corriente puede reducirse aproximadamente de 30 cm/seg a 0 cm/seg en la interfase agua-sedimento (Scoffin 1970). Como resultado de esto, los campos de *T. testudinum* presentan una tendencia al aumento de la proporción relativa de partículas finas con respecto a las áreas adyacentes sin vegetación (Eckman, 1987). La altura de la columna de agua juega un papel importante en todo este proceso; cuando el material en suspensión es transportado hacia el campo de *Thalassia*, en marea baja se deposita, y puede ser resuspendido por efecto de la turbulencia de la corriente marina (Ward *et al.*, 1984) (Fig. 1). Este proceso parece ser el responsable de los niveles de materia orgánica y nitrógeno en los sedimentos adyacentes a la vegetación (Kenworthy *et al.* 1982); estos niveles, al igual que la textura del sedimento, pueden variar según las condiciones geomorfológicas de cada localidad. Tal es el caso señalado por Bitter (1988) para tres localidades en el Parque Nacional Morrocoy (Venezuela) (Tabla 2); influyendo esto en la distribución de especies, quienes lo utilizan como nutrientes.

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

La estructura de la comunidad de hierbas marinas según Phillips y Meñez (1988) consta de tres componentes principales: composición de la flora y fauna asociada, disposición espacio-temporal de los organismos e interrelación intracomunitaria y con el ambiente abiótico. La biota asociada a este tipo de

ecosistema puede ser dividida en varias subunidades tomando como base la estructura de los microhábitats y el modo de vida de los animales. En este sentido se pueden distinguir 4 categorías según Kikuchi y Pères (1977):

Categoría 1: Biota que habita en las hojas verdes

Categoría 2: Biota adherida a los tallos y rizomas

En los casos de fanerógamas marinas que forman terrazas, hay un desarrollo especial de esta categoría debido a la acumulación de sedimentos que se compacta y permite la formación de microhábitats susceptibles de ser ocupados por un mayor número de organismos.

Categoría 3: Especies móviles que viven bajo el dosel. Estas pueden ser divididas en varias subcategorías de acuerdo con el tiempo de residencia en el lecho de las fanerógamas marinas, según Kikuchi y Pères (1977) y Yañez-Arancibia (1981) en residentes permanentes, residentes estacionales, visitantes temporales (visita frecuente) y visitantes ocasionales (al azar). En sentido general, los residentes permanentes son de tamaño pequeño y poseen una movilidad reducida. Peces grandes, cefalópodos y crustáceos pertenecen al segundo y tercer grupo respectivamente. Muchos residentes estacionales completan estados definitivos de su desarrollo en este tipo de ecosistema, algunas especies pasan su período reproductivo y otras sus etapas juveniles o subadultas. La fauna del último grupo (asociada a la parte baja del follaje) obedece a fluctuaciones circadianas de corta duración, alrededor de los campos de fanerógamas marinas.

Categoría 4: Biota perteneciente a la infauna o epifauna, ligada al sedimento directamente. Se incluyen todos los tamaños de bentos. Buena parte de los organismos infaunicos no son endémicos o característicos de los campos de fanerógamas marinas, pero se consideran como una extensión de la comunidad béntica de las áreas aledañas desprovistas de vegetación.

Si bien existe similaridad entre las comunidades de fanerógamas marinas, hay sin embargo diferencias o variaciones reconocidas en diferentes situaciones ecológicas y geográficas. En opinión de Kikuchi y Pères (1977), estas diferencias pueden deberse a varias razones: diferencias en las especies huéspedes de plantas, formas de crecimiento de las

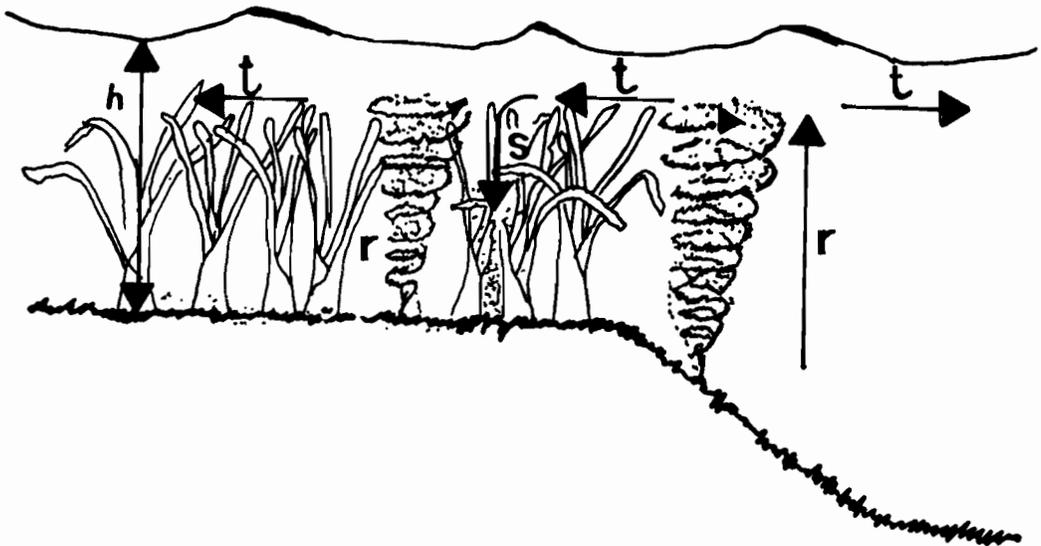
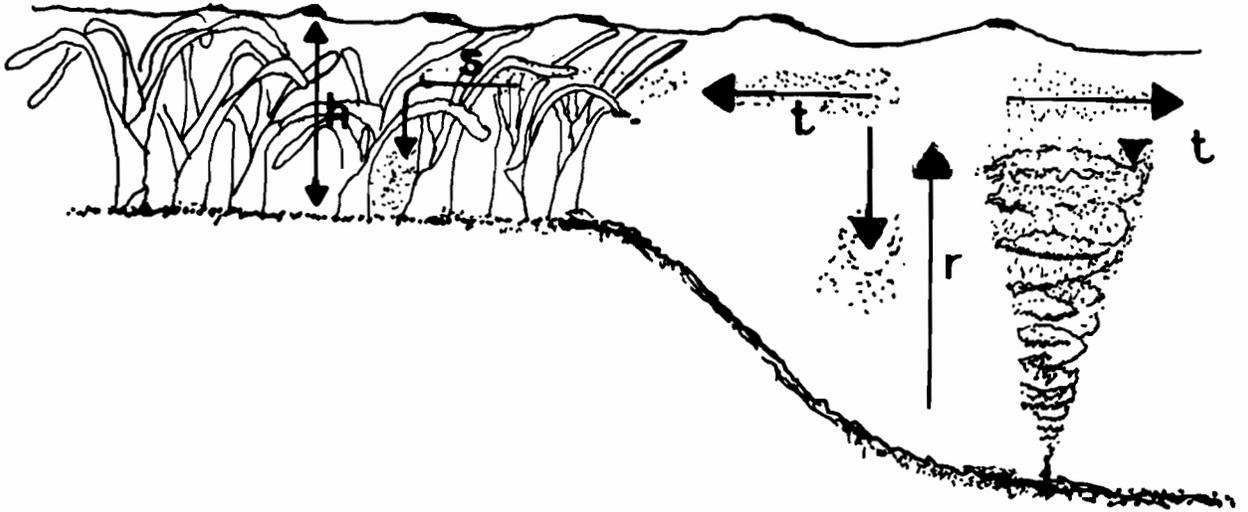


Figura 1. Dinámica de los sedimentos dentro del campo de *Thalassia*.
 h: altura de la columna de agua; s: sedimentación, t: transporte; r: resuspensión.

CAMPODETHALASSIA

Tabla 2. Niveles de Materia Orgánica, Carbono y Nitrógeno y Textura del sedimento en tres localidades del Parque Nacional Morrocoy

| | LOCALIDADES | | |
|--------------------|-------------|-------|-------|
| | A | B | C |
| % MATERIA ORGANICA | 9.63 | 6.88 | 4.67 |
| % CARBONO | 5.60 | 3.99 | 2.72 |
| % NITROGENO | 0.45 | 0.38 | 0.25 |
| % ARENA | 71.20 | 75.63 | 80.50 |
| % LIMO | 14.25 | 14.38 | 12.00 |
| % ARCILLA | 14.45 | 10.63 | 7.50 |

Localidad A situada a 8.3 km de mar abierto

Localidad B situada a 6.7 km de mar abierto

Localidad C situada a 5.6 km de mar abierto

fanerógamas marinas, influencia directa de las condiciones fisicoquímicas locales y diferentes regiones climáticas y zoogeográficas. Estos factores se entremezclan íntimamente. Ejemplo de esto es lo relativo a la forma de crecimiento de las fanerógamas marinas, la cual se ve influenciada por las condiciones físicoquímicas locales.

Los organismos que habitan en los sedimentos pueden ser subdivididos según Woodin y Jackson (1979) en grupos funcionales, de acuerdo a la forma como usan el sustrato. Bitter (1988) usando esta clasificación señala para el Parque Nacional Morrocoy, que los grupos funcionales mejor representados fueron aquellos donde se incluyeron las especies más importantes, de acuerdo a su abundancia relativa.

ZONACION

La disposición de las diferentes especies que conforman las comunidades de *Thalassia* en áreas determinadas no es caprichosa, al contrario, está determinada por la interacción de parámetros ambientales locales (hidrográficos o edáficos), lo cual da como resultado que las especies estén distribuidas en zonas con características particulares. Algunas especies de estas hierbas crecen en la zona

intermareal, y otras restringen su distribución a la franja litoral descendente. Dawes y Tomasko (1988) señalan que el límite de profundidad para *T. testudinum* pudiera deberse al alto grado de movimiento del agua en una localidad y a limitación lumínica en otra localidad. Hay diferencias considerables del crecimiento con respecto a la profundidad, textura del sedimento, iluminación submarina y grado de movimiento del agua. Las especies filtradoras con fuerte capacidad de adherencia están distribuidas en un ambiente de alta energía (fuerte movimiento del agua), aún cuando pueden no ser muy abundantes en alguna localidad como ocurre con *Potamilla* sp. en el Parque Nacional Morrocoy (Bitter 1988), y las especies detritívoras que construyen refugios, se encuentran comúnmente en ensenadas, donde el movimiento del agua es menor. En muchos casos, las diferencias en este tipo de sistemas son el resultado de procesos asociados al ciclo de nutrientes (McRoy 1983).

Como consecuencia de las diferencias ecológicas se puede reconocer un patrón de zonación obvio, especialmente en mares tropicales y subtropicales, donde el número de especies es mayor que en los mares templados. El patrón general de zonación de las comunidades de las comunidades de fanerógamas marinas descrito en la literatura, como por

ejemplo el presentado por McRoy (1983) para el Caribe a menudo no se presenta. La zonación como consecuencia de las condiciones locales, ausencia de formas de crecimiento representativas y perturbaciones de la vegetación por causas naturales ó inducidas, se presenta en forma simplificada en las comunidades naturales. Un ejemplo de zonación en este tipo de comunidades, lo tenemos en el Golfo de México previo a la instalación de una planta termoeléctrica; la fauna asociada era cualitativa y cuantitativamente diferente, presentándose un gradiente en cuanto a diversidad y abundancia: *Thalassia-Syringodium-Halodule* (Thorhaug 1981).

SUCESION

Las diferencias en la capacidad ecológica de varias formas de crecimiento, sugiere que la sucesión sigue un patrón similar. Hay verdaderamente ejemplos que sustentan esta sugerencia, pero se ha reconocido que los invertebrados y algas bentónicas juegan un papel importante en la sucesión. Existen varios sustratos a partir de los cuales se pueden iniciar los procesos de sucesión que llevan a la formación de una comunidad de *Thalassia testudinum*; Den Hartog (1977) explica los procesos de sucesión que se dan a partir de tres sustratos diferentes: arena o fango arenoso con materia orgánica, arena de coral o *Porites* sp. vivo, y roca litoral o coral muerto. Este autor describe también la secuencia de desarrollo de ecosistemas de fanerógamas marinas tropicales, a partir de sedimentos desnudos hasta algas rizofíticas, pasando por *Halodule* sp y *Syringodium* sp. hasta la especie climax *T. testudinum*. McRoy y Lloyd (1981), basados en experiencias con ecosistemas templados y tropicales, han postulado que el paso limitante en esta sucesión, es la acumulación de sedimentos nutritivos.

Varios autores han señalado a *Halodule bedetti* como una planta invasora de los espacios vacíos, creando parchos que después de un tiempo comienzan a ser ocupados por *T. testudinum*. El sustrato donde se implantará *Thalassia* está sujeto a cambios sucesionales, debido a que esta planta no puede desarrollarse sobre un sustrato compacto. Zieman (1972) encontró que la altura mínima de sedimento para el establecimiento de esta planta parece estar

entre 25 y 30 cm; con una profundidad menor de sedimento, *Thalassia* aparece muy dispersa y de forma irregular. *T. testudinum* crece generalmente sobre arenas cuarzosas y zonas fangosas. Estados sucesionales previos tienden sin embargo a homogeneizar el sustrato, y al final de la sucesión, la comunidad se caracteriza por poseer un sustrato uniforme, sin importar los estados previos, encontrándose que el sustrato es rico en materia orgánica y carbono cálcico. A pocos centímetros bajo la superficie, el sedimento se oscurece por la acumulación de sulfatos de hierro. Sólo las capas superiores del sedimento están ocupadas por organismos, los cuales obstruyen el espacio libre dejado entre las partículas gruesas; sin embargo, algunos animales que poseen una buena curva de disociación de CO₂ pueden cavar huecos ó subsistir bajo condiciones adversas en las capas más profundas. Junto con la macrofauna, los segmentos calcificados de *Halimeda* sp y de algas coralinas, se acumulan en forma de arena y lentamente establecen las condiciones necesarias para que se implante *T. testudinum*.

Por último, al final de los procesos de sucesión se esperaría llegar a una comunidad estable; entonces, cómo saber si las comunidades de *T. testudinum* son estables? Analizando el problema desde el punto de vista de la ubicación geográfica de estas comunidades, puede dársele un enfoque distinto. Estos campos se encuentran en regiones tropicales, donde las variaciones ambientales son escasas, con iluminación, temperatura y salinidad poco cambiantes, lo cual produce ambientes climáticamente estables. Según Den Hartog (1977), *T. testudinum* no es una planta invasora, es más bien una planta competitivamente estable ó que no soporta mayores variaciones ambientales; por lo tanto, si se adapta a ambientes poco cambiantes, podría ser entonces la estabilidad ambiental, la causa de la estabilidad de la comunidad.

Lewontin (1969) plantea que una población dada puede existir a diferentes densidades en el mismo lugar. Este es el caso de *T. testudinum* que crece a profundidades diferentes con densidades variables, en sitios diferentes y aledaños al mismo tiempo, en el Parque Nacional Morrocoy. Al hablar de estabilidad de una comunidad, es necesario distinguir entre la constancia en el número de organismos y la

presencia ó ausencia de los mismos (Connell y Sousa 1983). En la comunidad de *T. testudinum* la densidad de las especies asociadas se mantiene relativamente constante en el tiempo, dentro de ciertos límites. Si la comunidad es perturbada, el proceso de sucesión es súmamente lento; especies diferentes a *Thalassia* colonizan el área disponible rápidamente y sólo después que se alcanzan ciertas condiciones, como por ejemplo, la presencia de un substrato no compacto, *T. testudinum* coloniza o desplaza a las especies pioneras. En opinión de Connell y Sousa (1983) el concepto de persistencia dentro de ciertos límites definidos estocásticamente, es más aplicable a sistemas ecológicos reales que el concepto de estabilidad, debido a que el término resistencia implica que se ha aplicado una fuerza perturbadora al sistema y éste ha resistido.

Finalmente, una comunidad puede presentar un solo punto estable con todas las especies presentes ó puede tener varios puntos estables (Sutherland 1974); éste puede ser el caso de la comunidad asociada a *T. testudinum*, debido a la diversidad de organismos involucrados en las tramas tróficas. En resumen, la comunidad de *T. testudinum* es estable, y cada punto de esa estabilidad pudiera ser explicado en base a la historia previa de cada comunidad.

PROCESOS DEL SISTEMA

Los sistemas ecológicos son entidades dinámicas debido a las entradas y salidas que presentan, en lo referente a la energía. Esta puede presentarse bajo la forma de migraciones de los organismos dentro de la estructura comunitaria, nutrientes (materia orgánica) y la dinámica de los sedimentos asociados a las comunidades. Las relaciones energéticas entre los niveles tróficos determinan la estructura de un ecosistema, en términos de la cantidad de organismos y de la biomasa.

MIGRACIONES DE ORGANISMOS

Las migraciones de organismos forman una unión importante entre los arrecifes coralinos, campos de hierbas marinas y los manglares. Se conocen dos tipos de migración: a) de corta duración, para alimentación y b) según la historia de vida de los

organismos, entre los ecosistemas ya mencionados.

Aunque las asociaciones planta-animal en los campos de fanerógamas marinas son típicamente fuertes, ellas no son necesariamente estáticas. Las migraciones de la fauna móvil constituyen un fenómeno general y se presentan usualmente en la noche, pudiendo dar como resultado un recambio mayor del 50% de los crustáceos epifáuticos. En vista de estas migraciones, la costancia aparente de asociaciones altamente correlacionadas en los campos de fanerógamas marinas, es inductivo de una fuerza poderosa de organización (Leber 1985).

La entrada orgánica principal desde el sistema pelágico es bajo la forma de plancton; ésta tiene dos vías: el consumo directamente por los peces planctívoros y bajo la forma de larva producida fuera del ecosistema costero particular. Aquí se incluyen especies de importancia comercial como la langosta y algunos peces.

La transferencia de energía por los organismos que utilizan los sistemas separados para protección y alimentación, es reconocida como una transferencia neta potencial entre los sistemas. Esta relación se puede dividir en dos estrategias obvias: consumidor periférico y consumidor migratorio. Los organismos pertenecientes a la primera estrategia tienen una migración normal de corta distancia (ej. *Diadema antillarum* y peces loro (Scaridae)), mientras que los del segundo grupo viajan normalmente grandes distancias en busca de recursos. Numerosos organismos tienen sus primeros estados de vida en las regiones de manglar ó en los campos de hierbas marinas, y luego se mueven fuera de los sistemas ó migran costa afuera. Ejemplos de estos casos lo constituyen la langosta (*Panulirus argus*) y el camarón rosado (*Penaeus duorarum*) y varias especies de peces de las familias Haemulidae y Lutjanidae. Los post-larvales de estos grupos de peces reclutan en las regiones cercanas a la orilla en los manglares y en los campos de hierbas marinas. Los juveniles del camarón rosado viven en estos últimos sistemas, donde tienen abundante alimento detrítico y protección contra depredadores.

TRAMAS TROFICAS

Los campos de fanerógamas marinas tropicales

soportan una fauna abundante de peces e invertebrados, la cual excede a menudo en número y biomasa a la del área desprovista de vegetación del ecosistema. Los organismos habitantes de los campos de hierbas marinas forman tramas alimentarias, las cuales según Zieman (1983) caen dentro de tres categorías generales: herbivoría directa, trama alimentaria detrítica y trama alimentaria de material que ha sido exportado del sistema de hierbas marinas.

Entre los herbívoros en la región de Caribe, los vertebrados principales, consumidores de *Thalassia* aún cuando se encuentran en peligro de extinción (Venezuela), están la tortuga verde (*Chelonia mydas*) y el manatí (*Trichechus manatus*) y peces de coral (*Scarus* spp. y *Sparizoma* spp.). En los arrecifes de coral, los herbívoros principales son los erizos. En el Caribe la herbivoría directa parece ser una vía muy importante. Greenway (1976) afirma que el erizo verde (*Lytechinus variegatus*) pastorea fuertemente hasta un 48 % de la producción de *Thalassia* en Kingston, Jamaica, contrastando con el consumo señalado (3.6%) por Tertschnig (1989) para *Tripennustes ventricosus* en las Islas Virgenes.

Las hierbas no son dañadas por un pastoreo moderado (baja densidad de herbívoros) debido a que la región de la hoja consumida preferencialmente, es la porción distal que ha cesado de crecer; esta área es senescente, pero a menudo es colonizada fuertemente por organismos epifíticos que sí son consumidos por organismos de mayor tamaño. Debido a las diferencias morfológicas y de tamaño que presentan las hojas de *Thalassia* y *Syringodium*, los efectos de la herbivoría directa en estas dos especies son completamente diferentes.

Clásicamente, la trama alimentaria en los campos de fanerógamas marinas ha sido considerada por largo tiempo, una vía importante del flujo de energía y en muchos de estos sistemas es la única vía cuantitativamente significativa. La formación de detritus consta de tres procesos primarios: la pérdida

rápida inicial de compuestos orgánicos solubles, colonización del substrato foliar por micro-organismos y la fragmentación. En los campos de hierbas marinas, una comunidad compleja de microorganismos se mezcla con las hierbas marinas en descomposición. Esta comunidad forma la base de una cadena carnívora para una variedad de juveniles de peces, los cuales usan estos ecosistemas como criaderos. Los organismos que se alimentan de esta mezcla rica, pueden mostrar algún grado de selectividad en su alimentación, y son fáciles de ubicar en un esquema trófico convencional (Nelson, 1981).

Muchos de los crustáceos decápodos, gastrópodos y algunos equinodermos son oportunistas en sus hábitos alimentarios; por ejemplo algunas especies se pueden alimentar de fanerógamas marinas o algas en proceso de deterioro, detritus diminuto en las hojas y en el substrato, además de cuerpos de animales vivos ó muertos. El detritus derivado de hierbas marinas pueden servir como alimento a larvas de algunas especies de poliquetos como lo sugieren Qian y Chia (1990). En el tracto digestivo de *Isostichopus badiionotus* y *Holothuria mexicana* (Sambrano et al, 1990) la presencia escasa de macroinvertebrados vivos puede deberse a la ingestión masiva de sedimento en forma pasiva. Aún los grandes cangrejos portunidos y hoplocáridos se alimentan de moluscos, crustáceos, poliquetos y de proporción considerable de tejido vegetal en deterioro, incluyendo algas filamentosas. Las cadenas alimentarias asociadas a la diferentes hierbas marinas difieren cláramente entre *Thalassia* y *Halophila*, en cuanto a las especies de organismos y su densidad (Thorhaug 1981).

Bitter (1988) señala que la estructura trófica comunitaria se ve afectada diferencialmente por las condiciones fisicoquímicas y biológicas de las localidades estudiadas en el Parque Nacional Morrocoy, encontrándose básicamente los mismos grupos tróficos pero en orden jerárquico diferente, según la localidad:

Localidad A

1. Filtradores
2. Herbívoros
3. Detritívoros

Localidad B

1. Detritívoros
2. Herbívoros
3. Carnívoros

Localidad C

1. Herbívoros
2. Carnívoros
3. Detritívoros

Esto evidencia que la estructura trófica de las tres localidades, es el reflejo de la influencia de factores ambientales interactuantes (Miron y Desrosiers, 1990). En este punto se concuerda con Castel et al. (1989) quienes señalan en su trabajo que la macrofauna es muy sensible al grado de exposición a la corriente marina y la meiofauna es gobernada por la granulometría del sedimento, salinidad, disponibilidad de alimento y el grado de exposición antes señalado.

FUENTE DE ALIMENTO

Al considerar el campo de *Thalassia testudinum* como productor de recursos, es importante establecer que la planta no es ingerida directamente por numerosos organismos. Los habitantes de este sistema se pueden alimentar tanto del tejido de la planta, como de la capa de organismos que cubren sus hojas y del detritus que originan. El detritus derivado de hierbas marinas pueden servir como alimento a larvas de algunas especies de poliqueto como lo sugieren Qian y Chia (1990); más aún, muchos organismos que viven o pasan por los campos de *Thalassia*, pastorean intensivamente en las epífitas pero no en la hierba en sí (Wood et al. 1969). Kenworthy y Thayer (1984) señalan que estimados de la biomasa subterránea para muchas fanerógamas marinas, sugieren que las raíces y rizomas contribuyen con una cantidad substancial de materia orgánica a los sedimentos y son la fuente interna principal de la misma, Tertshnig (1989) señala para *Tripneustes ventricosus* que el 77% de los organismos estuvo ingiriendo secciones de la hoja de *Thalassia* conteniendo epífitas. Parte de los requerimientos para procesos heterotróficos bentónicos e indirectamente para el epibentos, puede ser satisfecho por la descomposición derivada de raíces y rizomas. La planta por sí sola no es buena fuente de alimento, posiblemente por tener componentes poco palatables (ácidos fenólicos) (Zapatay McMillan, 1979). Cuando es desarraigada y llevada a la costa, comienza a descomponerse y sirve de alimento a muchos artrópodos de hábitat terrestre principalmente (Riera, 1981); esto puede ser debido a que al descomponerse al aire libre, el o los componentes que la hacen poco palatable, son degradados ó inactivados.

Las hierbas marinas son digeridas por un número restringido de organismos. Entre los invertebrados habitantes de la zona sólo se mencionan a los erizos *Lytechinus variegatus*, *Diadema antillarum* y *Tripneustes esculentus* y el gastrópodo *Strombus gigas* (botuto) (Hay 1984). Entre los vertebrados, los herbívoros se restringen a algunas especies de peces de las familias *Scaridae* y *Acanthuridae*, la tortuga verde y el manatí ya mencionados en la región del Caribe (Zieman 1983). Los invertebrados consumidores de hierbas marinas predominan más en los sistemas tropicales que en los templados, donde hay pocas especies que se alimentan directamente de las hojas de estas plantas.

Existen algunas vías por medio de las cuales las plantas intervienen indirectamente en la producción de recursos alimenticios. *T. testudinum* no sólo lo produce para autoconsumo, sino que también exporta parte de ese material. Greenway (1976) estimó que el 9.5% de la producción semanal de *Thalassia* era exportado desde Jamaica, debido al fraccionamiento por el pastoreo de erizos; mucho de este material puede ser transportado eventualmente a las profundidades ó enterrado en el bentos en áreas desprovistas de vegetación.

LUGAR DE CRIA Y PROTECCION

El follaje y las raíces de *Thalassia* ofrecen protección (Leber 1985) y un suministro abundante de alimento detrítico orgánico a un gran número de organismos, lo cual hace de este ecosistema un criadero natural.

Una de las funciones más importantes de *Thalassia* es servir como lugar de apareo, reproducción, criadero y substrato a numerosas especies, incluyendo aquellas de valor comercial para el hombre, tales como peces, camarones, langostas y moluscos (Zieman 1983; Kikuchi y Péres 1977; Wood et al 1969). El poseer un sistema de rizoma denso con un crecimiento gregario, hace que la presencia de *T. testudinum* reduzca en forma significativa la mortalidad debida a depredación (Eckman, 1987), al disminuir la penetrabilidad física del sedimento (Peterson 1982). Los datos obtenidos por Bitter (1988) en cuanto a la abundancia de moluscos en una

zona con alto porcentaje de biomasa de rizoma, parecen apoyar tal consideración.

El patrón espacial en la abundancia de los organismos macrobénticos, es una función de la cobertura de las macrofitas y no de los sedimentos finos asociados a la vegetación. La abundancia relativa de anfípodos y poliquetos epifáunicos se relaciona en forma estrecha con la biomasa promedio de las macrofitas. Esto, sin duda está relacionado con el incremento en el área superficial y la complejidad del hábitat sobre el sedimento, proporcionado por las hojas de las fanerógamas marinas y las epifitas de estas (Hecky y Wetstone 1977). En general, el efecto de la complejidad estructural en la selección que hace el organismo de su hábitat y la eficiencia de forrajeo del depredador, son considerados como mecanismos claves que organizan a las comunidades epifáunicas asociadas a las praderas de fanerógamas marinas (Leber 1985).

Stoner señala que la biomasa de la vegetación béntica, incluyendo biomasa foliar y de rizoma, independientemente de la granulometría del sedimento, ejerce una influencia fuerte en la abundancia, dominancia, diversidad y organización trófica de la infauna y epifauna macrobéntica en Apalache Bay (USA). La abundancia de detritívoros y poliquetos omnívoros decrece como una función de la producción de macrofitas, mientras que los filtradores y poliquetos carnívoros incrementan con la vegetación. Bitter (1988) señala que además de lo indicado por Stoner (1980), el No. de láminas m² de *Thalassia* también ejerce su influencia en la comunidad asociada a ella.

MECANISMOS RESPONSABLES DE LOS PROCESOS DE SEDIMENTACION

La actividad de las comunidades de hierbas marinas influencia a otras comunidades a través de diversas vías, alterando los procesos de sedimentación prevalecientes; ello ocurre por medio de tres efectos principales: incremento de la velocidad de sedimentación, concentración preferencial de las partículas más finas y estabilización de los sedimentos depositados. Burrell y Schubel (1977) señalan tres mecanismos como responsables de los efectos mencionados:

- a) Extracción directa e indirecta y atrapado de las partículas finas, transportadas por el agua, por parte de las hojas.
- b) Formación y retención de partículas producidas localmente dentro de los colchones de fanerógamas.
- c) Ligamiento y estabilización de sustrato por parte del sistema radical y de rizoma de las fanerógamas.

Los colchones de fanerógamas marinas extraen y atrapan las partículas finas en suspensión en forma directa, pues las hojas de las fanerógamas marinas, particularmente en las zonas tropicales y semitropicales, están cubiertas frecuentemente de una capa pegajosa formada por organismos epifíticos, que incluyen algas calcáreas, briozoarios, foraminíferos y algas suaves. Las partículas finas transportadas por el agua que chocan con las hojas, pueden ser atrapadas directamente por adhesión a las mismas. Este proceso puede ser tan efectivo, que la parte superior de las hojas puede cubrirse con una película blanca de granos de carbono. También, la retención de partículas puede ser de manera indirecta al impedir las plantas el flujo de la corriente y producir un ambiente relativamente quieto, lo cual promueve la deposición de partículas finas.

La eficacia de las fanerógamas marinas en impedir el flujo de agua y remover las partículas finas suspendidas, depende básicamente de la estructura de la hoja, según la especie y densidad de crecimiento. *Thalassia* es, por ejemplo, más efectiva que *Syringodium* en impedir el movimiento del agua y atrapar partículas finas suspendidas, debido a sus hojas más anchas (Burrell y Schubel 1977). Se ha demostrado que las fanerógamas marinas pueden alterar las propiedades texturales de los sedimentos, y que una vez establecidas pueden contribuir a retener sedimentos finos con partículas menores de 64 μ , es decir la fracción limo - arcilla (Kenworthy et al 1982).

En áreas desprovistas de vegetación, el esqueleto de carbonato es desintegrado generalmente mediante procesos mecánicos, pero buena parte del material arenoso y más grueso encontrado dentro de los campos de fanerógamas marinas, se considera for-

mado *in situ* mediante procesos biológicos y es retenido dentro de los campos. Adicionalmente al material estructural, una cantidad considerable de componentes de plantas pueden ser incorporados a los sedimentos subyacentes, produciendo un sustrato enriquecido orgánicamente si se le compara con áreas desprovistas de vegetación.

La eficiencia de las fanerógamas marinas en estabilizar los sedimentos depende principalmente de las especies y de la densidad de las mismas. Este es el resultado del crecimiento gregario y la posesión de un sistema de rizoma denso. Desde el punto de vista de la protección costera, la presencia de colchones extensos de fanerógamas marinas es favorable, pues evita la erosión del sedimento y mantiene la línea de costa.

Debido a su estructura, las hojas de *Thalassia* pueden atrapar partículas en suspensión, que eventualmente caerán al sustrato. El limo y otras sustancias coloides son atrapadas por la estructura de las hojas, acoplándose allí para luego precipitar y acumularse en el sustrato. En él hay un sistema de rizoma que favorece el estancamiento y acumulación de aquellas partículas. El rizoma es la parte de la planta que tiene mayor significado en este proceso, aunque las hojas son importantes también, debido a que ellas afectan el movimiento del agua y forman una especie de cauce.

El atrapado y estabilización del sustrato se manifiestan, generalmente, por una reconstrucción del nivel de éste sobre el área adyacente desprovista de vegetación. La densidad del sistema radical estabiliza el sustrato hasta 1.8 m bajo la superficie (Thorhaug, 1981) y minimiza el potencial para erosión y resuspensión del material béntico. Este proceso parece ser el responsable de los niveles elevados de materia orgánica y nitrógeno en los sedimentos adyacentes a la vegetación (Kenworthy et al, 1982). En áreas donde las fanerógamas marinas han sido eliminadas, se han registrado cambios marcados en la morfología y composición del sedimento.

T. testudinum como fuente de sustrato provee a su vez dos tipos de éste, el que produce como efecto de la captura y estabilización de sedimentos, y la planta misma que sirve de soporte a un sin número de epífitas, hongos y bacterias. El primer tipo de sustrato, formador de terrazas, es de gran importan-

cia en la protección que brinda a las zonas costeras, contra la acción de mareas y vientos fuertes. Este proceso es de importancia para los arrecifes coralinos adyacentes a los campos de hierbas marinas, pues éstas previenen la abrasión ó el enterramiento de los arrecifes durante las tormentas. El segundo tipo de sustrato es el ofrecido a especies de algas epífitas, como por ejemplo diatomeas (42 especies) señaladas por Reyes-Vazquez (1970) para Florida (USA) e infauna asociada (90 especies) según lo presentan Lewis y Hollingworth (1982) para Barbados. En muchos casos, el peso total de las epífitas puede igualar el peso de la hoja de *Thalassia* (Wood et al 1969).

FLUJO DE NUTRIENTES (MATERIA ORGANICA)

El patrón de flujo de energía en los ecosistemas, es sin duda el aspecto mejor desarrollado a nivel de ecosistemas (Reiners 1986). Una de las formas de energía es la materia orgánica particulada y en solución, producto de la fragmentación del material vegetal. Esta materia orgánica es de importancia por representar la fuente primaria de nutrientes para la comunidad asociada a *Thalassia testudinum*. La materia orgánica producida por las hierbas marinas se transfiere a los consumidores secundarios por medio de tres vías: los herbívoros, detritívoros y los microorganismos que usan el material particulado y compuestos orgánicos disueltos que se deriva de las hierbas marinas (Thayer et al. 1988).

El nivel de desarrollo de una comunidad de hierbas marinas específica, depende del balance entre la acumulación y descomposición de materia orgánica en los sedimentos y la pérdida de la misma en el sistema. El ciclaje de nutrientes primarios, nitrógeno y fósforo, es una de las vías principales de interacción intra e inter ecosistemas costeros. No todos los campos de fanerógamas marinas son parecidos en función ó estructura. En muchos estudios cauntitativos, las diferencias encontradas son el resultado de procesos asociados al ciclo de nutrientes (McRoy, 1983). Nienhuis et al (1989) señalan para la comunidad de hierbas marinas, que el sistema estudiado parecía ser autosuficiente en cuanto a la energía, y que sólo una pequeña parte de la materia

orgánica producida podría ser exportada a ecosistemas aledaños.

MATERIA ORGANICA DISUELTA

La escorrentía de los manglares y en menor grado, el agua que sale de los campos de hierbas marinas, tiene a menudo un contenido apreciable de materia orgánica disuelta. Aunque los ecosistemas de manglar, *Thalassia* y arrecife coralino producen materia orgánica disuelta (M.O.D.), hay un patrón de exportación neta en la dirección siguiente:

Manglar → *Thalassia* → Arrecifes coralinos

De estos sistemas, el manglar es el que presenta la mayor concentración de M.O.D. Esta es a menudo una mezcla compleja de compuestos, algunos de los cuales son menos solubles en agua marina que en agua dulce. La M.O.D. se origina del lavado de las hojas, ramas y raíces de las plantas vivas, hojarasca en descomposición, materia orgánica del suelo y desechos animales (Ogden y Gladfelter, 1983).

MATERIA ORGANICA PARTICULADA

Los manglares exportan una gran porción de su producción neta, como hojarasca y desechos de madera. Mucho de este material es transportado fuera por corrientes de agua a medida que los microorganismos actúan sobre él.

Los campos de hierbas marinas pueden contribuir también con cantidades considerables de detritus de hoja a la columna de agua, rivalizando con los manglares en su tasa de aporte de este material. Debido a que las hojas de las fanerógamas marinas permanecen flotando por largo tiempo, materia orgánica particular (M.O.P.) que se origina puede dispersarse lejos de las áreas donde se producen. Según Kenworthy y Thayer (1984), muy poco es transportado desde los campos; pero en años recientes se ha reconocido como algo importante, la cantidad de material exportado desde los campos de fanerógamas marinas y la importancia potencial de estas hojas como alimento, a distancias y profundidades completamente remotas de su origen. Así, el material fecal de herbívoros que se alimentan de

Thalassia depositado en los arrecifes coralinos, puede constituir un aporte significativo de nutrientes y energía para la comunidad (Vicente et al. 1980).

En el Caribe, la interacción de hierbas marinas con arrecifes coralinos ó manglares, puede afectar grandemente al estatus de nutrientes del sistema. Donde un sistema particular de estos falla en el gradiente de nutrientes, la dependencia es entonces del proceso que ocurre dentro del campo de hierbas marinas. Las hojas de mangle debido a su alto contenido de materiales estructurales, tales como lignina y celulosa, son más resistentes a la degradación microbiana que las hojas de fanerógamas marinas (Rice 1982), por lo tanto, este material orgánico constituye una reserva adicional de nutrientes para los ecosistemas de hierbas marinas.

BIBLIOGRAFIA

- BITTER, R. 1988. Análisis Multivariado de la Comunidad Asociada a *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Morrocoy. Tesis Doctoral. Universidad Central de Venezuela.
- BURRELL, J.H., y J.R. SCHUBEL. 1977. Seagrass Ecosystem Oceanography. En: Seagrass Ecosystem, a Scientific Perspective. Marine Science 4: 195-232.
- CASTELL, J., P.J. LABOURG, V. ESCARAVAGE, J. AUBY y M.E. GARCIA. 1989. Influence of Seagrass Beds and Oyster Parks on the Abundance and Biomass Patterns of Meio and Macrobenthos in Tidal Flats. Estuarine, Coastal and Shelf Science 28: 71 -85.
- CONNELL, J.H., y W.P. SOUSA. 1983. On the evidence needed to judge Ecological Stability on Persistence. American Naturalist 121: 789-824
- DAWES, C.J., y D.A. TOMASKO. 1988. Depth Distribution of *Thalassia testudinum* in two Meadows on the West Coast of Florida; A Difference in Effect of Light Availability. Marine Ecology 9: 123-130.
- DENHARTOG, C. 1977. Structure, Function and Classification in Seagrass Communities. En: Seagrass Ecosystem, a Scientific Perspective. Marine Science 4: 89-121.
- DOERING, V. y D. BONE. 1983. Composición de la Fauna Asociada a la Pradera de *Thalassia testudinum* de Punta Morón. En: P.E. PENCHASZADEH (Ed.), Ecología del ambiente marino costero de Punta Morón. Universidad Simón Bolívar, Venezuela.

- ECKMAN, J.E. 1987. The Role of Hydrodynamic in Recruitment, Growth and Survival of *Argopecten irradians* L. and *Anomia simplex* (D'Orbigny) within Eelgrass Meadows. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 106: 165-191.
- GREENWAY, M. 1976. The Grazing of *Thalassia testudinum* in Kingston Harbour, Jamaica. *Aquatic Botany* 2: 117-126.
- HAMBROOK, J.A. 1983. Productividad de la Pradera de *Thalassia testudinum* de Punta Morón. *En: P.E. PENCHASZADEH* (Ed.), *Ecología del ambiente marino costero de Punta Moron*. Universidad Simón Bolívar, Venezuela.
- HAY, M.E. 1984. Predictable Spatial Escapes from Herbivory: How do these Affect the Evolution of Herbivore Resistance in Tropical Marine Communities? *Oecologia* 64: 393-407.
- HECK, K.L. Jr. y G.S. WETSTONE. 1977. Habitat Complexity and Invertebrate Species Richness and Abundance in Tropical Sea grass Meadows. *Journal of Biogeography* 4: 135-142.
- HOLLINGWORTH, CH. 1973. A Study of Epifauna in the Leaves of *Thalassia testudinum* Koenig in Barbados. MSc. Theses Marine Science Center Mc. Gill University, Canada.
- HUMM, H.J. 1964. Epiphytes of the Seagrass *Thalassia testudinum* in Florida. *Bulletin of the Marine Science Gulf and Caribbean* 14: 306-341.
- KENWORTHY, W.J., y G.W. THAYER. 1984. Production and Decomposition of the Roots and Rhizomes of Seagrasses, *Zostera marina* y *Thalassia testudinum* in Temperate and Subtropical Marine Ecosystems. *Bulletin of the Marine Science* 35: 364- 379.
- KENWORTHY, W.J., J.C. ZIEMAN y G.W. THAYER. 1982. Evidence for the Influence of Seagrasses on the Benthic Nitrogen Cycle in a Coastal Plain Estuary near Beaufort, North Carolina (USA). *Oecologia* 54: 152-158.
- KIKUCHI, T., y J.M. PERES. 1977. Consumer Ecology of Seagrass Beds. *En: Seagrass Ecosystem, a Scientific Perspective*. *Marine Science* 4: 147-193.
- LEBER, K.M. 1985. The Influence of Predatory Decapods, Refuge and Microhabitat Selection of Seagrass Communities. *Ecology* 66: 1951-1964.
- LEWIS, J.B., y C.E. HOLLINGWORTH. 1982. Leaf Epifauna of Seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Biology* 71: 41-49.
- LEWONTIN, R.N. 1969. The Meaning of Stability. *Brookhaven Symposium Biology* 22: 13-24.
- McROY, C.P. 1983. Nutrient Cycles in Caribbean Seagrass Ecosystems. *UNESCO Reports in Marine Science* 23: 69-79.
- McROY, C.P., y D.S. LLOYD. 1981. Comparative Function and Stability of Macrophyte Based Ecosystems. *Analysis Marine Ecosystems* 16:
- MIRON, G. Y., y G.L. DESROSIERS. 1990. Distribution and Population Structure of two Intertidal Estuarine Polychaetes in the Lower St. Lawrence Estuary, with Especial Reference to Environmental Factors. *Marine Ecology* 105: 297-306.
- NELSON, W.G. 1981. The Role of Predation by decapod Crustacean in Seagrass Ecosystems. *Kieler Meeresforschungen* 5: 529- 539.
- NIENHUIS, P.H., J. COOSEN y W. KIWARA. 1989. Community Structure and Biomass Distribution of Seagrass and Macrofauna in the Flores Sea, Indonesia. *Netherlands Journal of Sea Research* 23: 197-214.
- OGDEN, J.C., y E.H. GLADFELTER. 1983. Coral Reef, Seagrass and Mangrove Ecosystems. The Connections. *En: Coral reef, seagrass and mangroves: the interaction in the coastal zones of the Caribbean*. *UNESCO Reports in Marine Science* 23: 6-11.
- ORTH, R.J. 1977. The Importance of Sediment Stability in Seagrass Communities. *Ecology Marine Benthos* 6. B.C. Coulle, (Ed.), Univ. South Carolina, USA.
- PATRIQUIN, D.G. 1973. Estimation of Growth Rate Production and Age of the Marine Angiosperm *Thalassia testudinum* Koenig. *Caribbean Journal of Science* 13: 111-123.
- PETERSON, C.H. 1982. Clam Predation by Whelks (*Busysca spp.*): Experimental Test of the Importance of Prey Size, Prey Density and Seagrass Cover. *Marine Biology* 66: 159-170.
- PHILLIPS, R.C. y E.G. MEÑEZ. 1988. Seagrasses. *Smithsonian Contribution to the Marine Science* 34.
- QUIAN, P.Y. y F.S. CHIA. 1990. Detritus as a Potencial Food Source for Polychaete Larvae. *Journal of Experimental Marine Ecology* 143: 63-71.
- REINERS, W.A. 1986. Complementary Models for Ecosystems. *American Naturalist* 127: 59-73.
- REYES-VASQUEZ, G. 1970. Studies on the Diatom Flora Living on *Thalassia testudinum* Koenig in Biscayne Bay, Florida. *Bulletin of the Marine Science* 20: 105-134.
- RICE, D.L. 1982. The Detritus Nitrogen Problem: New Observations and Perspectives from Organic Geochemistry. *MAR.ECOL. PROG. SER.*, 9: 153-162.
- RIERA, R. 1981. Importancia de la Hidrofita Vascular Marina *Thalassia testudinum* para los Ambientes Marinos. *Seminario de Grado*. Universidad Central de Venezuela, Escuela de Biología. Caracas.
- RODRIGUEZ, G. 1972. Las Comunidades Bentónicas, p. 563-600. *En: Ecología Marina*. Ediciones de la Fundación la Salle. Caracas.

- SAMBRANO, A., H. DIAZ y J.E. CONDE. 1990. Caracterización de la Ingesta en *Isostichopus badiionotus* (Salenka) y *Holothuria mexicana* Ludwig (Echinodermata: Holothuroidea). *Caribbean Journal of Science* 26: 45-51.
- SCOFFIN, T.P. 1970. The Trapping and Binding of Subtidal Carbonate Sediments by Marine Vegetation in Bimini Lagoon, Bahamas. *J. SED. PETRO.*, 40: 249-273.
- STONER, A.W. 1980. The Role of Seagrass Biomass in the organization of Benthic Macrofaunal Assemblages. *Bulletin of Marine Science* 30: 537-551.
- SUTHERLAND, J.P. 1974. Multiple Stable Points in Natural Communities. *American Naturalist* 108: 859-873.
- TERTSCHNIG, W.P. 1989. Diel Activity Patterns and Foraging Dynamics of the Sea Urchin *Tripneustes ventricosus* in a Tropical Seagrass Community and a Reef Environment (Virgin Islands). *Marine Ecology* 10: 3-21.
- THAYER, G.W., H.S. FONSECA y W.J. KENWORTHY. 1988. Seagrass Meadows: Critical and Sensitive Coastal and Estuarine Habitats. *Sea Wind* 2: 7-13.
- THAYER, G.W., y R. WILLIAMS. 1975. The Impact of Man on Seagrass Systems. *American Scientist* 63: 288-296.
- THORHAUG, A. y C.B. AUSTIN. 1976. Restoration of Seagrasses with Economic Analysis. *Environmental Conservation* 3: 259-266.
- THORHAUG, A. 1981. Seagrasses in The Gulf of Mexico, Florida and Caribbean including Restoration and Mitigation of Seagrasses. *Proceeding of US Fisheries and Wildlife Service Workshop*: 161-178.
- VANCE, P.V., y J.A. RIVERA. 1982. Depth Limits of the Seagrass *Thalassia testudinum* (Koenig) in Jobos and Guayanilla Bays, Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 17: 73-79.
- VICENTE, V.P., J.A. ARROYO-AGUILU y J.A. RIVERA. 1980. *Thalassia* as Food Source: Importance and Potential in the Marine and Terrestrial Environments. *J. AGRIC. UNIV. PR.*, 64(1): 107-120
- WARD, L.G., W.M. KEMP y W.R. BOYNTON. 1984. The Influence of Waves and Seagrasses Communities on Suspended Particulates in an Estuarine Embayment. *Marine Geology* 59: 85-103.
- WILLIAMS, S.L. 1987. Competition Between the Seagrasses *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme* in a Caribbean Lagoon. *Marine Ecology Progress Series* 35: 91-98.
- WOOD, E.J., W.E. ODUH y J.C. ZIEMAN. 1969. Influence of Seagrasses on the Productivity of Coastal Lagoon. *Memories of the Symposium International on Lagunas Costeras, UNAM-UNESCO*: 495-502.
- WOODIN, S.A. y J.B.C. JACKSON. 1979. Interphyletic Competition Among Marine Benthos. *American Zoologist* 19: 1029-1043.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A. 1981. Ecological Studies in Puerto Real Inlet, Laguna de Términos, México: Discussion on the Trophic Structure of Fish Communities on *Thalassia testudinum* banks. *UNESCO Technical Papers in Marine Science* 33: 91-231.
- YOUNG, D.K. y M.W. YOUNG. 1977. Community Structure of Macrobenthos Associated with Seagrasses of the Indian River Estuary, Florida. *Ecology of Marine Benthos* 7, B.C. COULL (Ed.)
- ZAPATA, O. y C. McMILLAN. 1979. Phenolic Acids in Seagrasses. *Aquatic Botany* 7: 307-317.
- ZIEMAN, J.C. 1972. Origin of Circular Bed of *Thalassia* (Spermatophyta: Hydrocharitaceae) in South Biscayne Bay, Florida and their Relationship to Mangrove Bammocks. *Bulletin of Marine Science Gulf Caribbean* 22: 559-574.
- ZIEMAN, J.C. 1983. Food Webs in Tropical Seagrass. *UNESCO Reports in Marine Science* 23: 80-86.
- ZIEMAN, J.C., J.W. FOURQUREAN y R.L. IVERSON. 1989. Distribution, Abundance and Productivity of Seagrasses and Macroalgae in Florida Bay. *Bulletin of Marine Science* 44: 292-311.