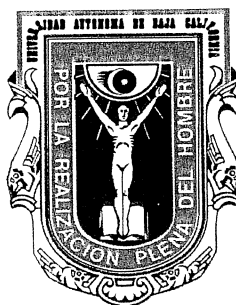


UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA



MODELACIÓN DE LA DINÁMICA BIOGEOQUÍMICA EN UNA
LAGUNA COSTERA

TESIS

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS EQUIITOS NECESARIOS
PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

LESLIE AVEYTUA ALCÁZAR

Ensenada, Baja California

Agosto de 2008

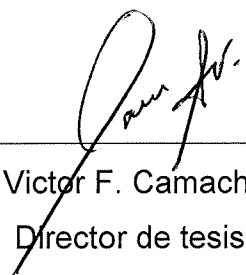
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

MODELACIÓN DE LA DINÁMICA BIOGEOQUÍMICA EN UNA LAGUNA
COSTERA

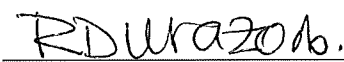
PRESENTA:

Leslie Aveytua Alcázar

APROBADA POR:

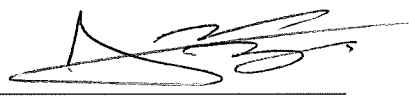


Dr. Victor F. Camacho Ibar
Director de tesis

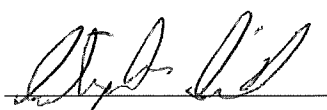


Dr. Reginaldo Durazo Arvizu
Sinodal

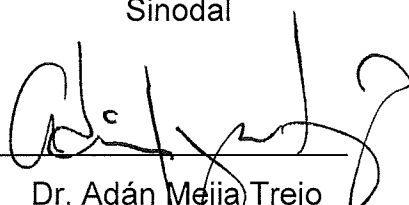
Dr. Eugenio Carpizo Ituarte
Sinodal



Dr. Alejandro J. Souza
Sinodal



Dr. Stephen Smith
Sinodal



Dr. Adán Mejía Trejo
Sinodal

Resumen

MODELACIÓN DE LA DINÁMICA BIOGEOQUÍMICA EN UNA LAGUNA COSTERA

Con la ayuda de la modelación, se puede conocer mas acerca de la dinámica de cuerpos costeros como es el caso de Bahía San Quintín (BSQ), en donde las surgencias costeras determinan la variabilidad en el intercambio de propiedades ecológicas entre la bahía y el océano. El objetivo general fue entender como diversos factores físicos y biogeoquímicos controlan la concentración de nutrientes dentro de BSQ mediante un modelo físico-biogeoquímico acoplado. El modelo tipo ecosistema que se utilizó en el presente trabajo se conoce como ERSEM (European Regional Seas Ecosystem Model), el cual fue acoplado con un modelo físico en 1 dimensión, conocido como GOTM (General Ocean Turbulence Model). Para la adaptación de ERSEM en BSQ se incluyeron dos grupos funcionales importantes en BSQ que no estaban considerados en la versión original, específicamente *Zostera marina* y *Ulva spp.* El transporte horizontal de propiedades es importante debido a la presencia de surgencias en el mar adyacente a la bahía, por lo que se incluyó una rutina de advección horizontal a través de gradientes de la concentración de nutrientes en GOTM. Las simulaciones se realizaron para una estación cercana a la entrada de la bahía de enero de 2004 a agosto de 2005. Los resultados mostraron que la advección de nutrientes incluida en GOTM mejora la simulación estacional de las concentraciones de nutrientes (nitratos, amonio, fosfatos y sílice disuelto), y de la biomasa de *Ulva spp.* y *Z. marina*. La diferencia entre las simulaciones con y sin incluir advección fueron particularmente notorias durante los periodos de surgencias, donde los nutrientes muestran un comportamiento aparentemente similar a los datos de campo. Sin embargo, a pesar del incremento de la concentración

de nitrato al incluir la advección, los valores simulados durante los periodos de surgencia están, en general, por debajo de las concentraciones medidas en campo. La diferencia es parcialmente debida al consumo de nitrato por *Ulva spp.*, por lo que posiblemente el consumo de nitrato esté sobreestimado en el modelo. Se aplicó un análisis de sensibilidad de los parámetros de: a) radiación fotosintéticamente activa, b) factor del coeficiente de atenuación y c) tasa de consumo de nitrato. Este análisis permitió conocer el efecto que tienen dichos parámetros en los módulos implementados. Los resultados evidencian que el aporte de nitrato aparentemente determina la estacionalidad de *Ulva spp.* y el fitoplancton, que alcanzan su máximo crecimiento durante la época de surgencias. Las máximas biomásas de los pastos marinos ocurren hacia finales del verano (época en donde las surgencias son débiles) y el aporte de nitratos es mínimo. Así mismo, se realizó una simulación con un exceso de fósforo en la columna de agua, y la biomasa de *Z. marina* no muestra un incremento notable. Los resultados muestran que la productividad de *Z. marina* depende mayormente de la disponibilidad de luz. Por otra parte, mediante la aplicación de modelos complejos tipo ecosistema como ERSEM, es posible la obtención de balances que permiten tener “fotografías instantáneas” de los ciclos de los elementos en los ecosistemas. Por lo que, se realizó un balance dinámico del nitrógeno en primavera de 2004 (en total 51 días de simulación), época intensa de surgencias. Los resultados muestran que el stock de nitrógeno total en la estación de simulación fue $\sim 850 \text{ mmol m}^{-2}$, de este total 600 mmol m^{-2} se encuentran en el sistema bentónico y 250 mmol m^{-2} en el sistema pelágico. Este nitrógeno, está distribuido en los diferentes compartimientos del sistema de la columna de agua y sedimento (i.e. productores primarios, nitrógeno orgánico disuelto y particulado, bacterias, zooplancton y macrobentos). El tamaño del stock fitoplanctónico fue de $5.7 \pm 1.5 \text{ mmol N m}^{-2}$ y representa $\sim 3\%$ del stock vegetal total. El stock de *Ulva spp.* fue de $128 \pm 13 \text{ mmol N m}^{-2}$, equivalente al 57% del stock vegetal total, mientras que *Z. marina* representa el 40% del stock vegetal. La tasa de

consumo de nitrógeno por *Ulva spp.* fue de $5.0 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ similar a la tasa de consumo del fitoplancton de $4.0 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Por lo tanto, *Ulva spp.* puede jugar un papel importante en el consumo de nitrógeno en BSQ debido a su alta biomasa y su alta capacidad de capturar este elemento. Cabe hacer notar que el stock de nitrógeno fitoplanctónico es aparentemente pequeño en contraste con el stock en las macrofitas en la estación de simulación, sin embargo, la contribución del fitoplancton a la productividad primaria neta a nivel de ecosistema puede ser del mismo orden de magnitud que la de las macrofitas. La tasa de desnitrificación fue de $1 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en la estación de simulación. Este valor es menor comparado con datos calculados por otros autores para la región cercana a la boca de BSQ. La tasa de nitrificación calculada con la simulación es de $\sim 1.4 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y es ligeramente superior que la tasa de desnitrificación ($\sim 1.0 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Esta diferencia indica que aproximadamente el 70% del nitrato producido por la nitrificación es consumido por la desnitrificación, y para mantener un estado casi estacionario el nitrato restante debe transportarse hacia la columna de agua. Por otro lado, haciendo un balance de las entradas y salidas del NID en el sistema pelágico, se observa un desbalance de $-5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Resultados de la simulación de la concentración de NID en el sistema pelágico (10 mmol N m^{-2}) muestran que el NID se va agotando a una tasa de $\sim 5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en los 52 días de simulación. Reflejando que el NID bajo estas condiciones es agotado para ser transferido a biomasa viva de los productores primarios. Por otra parte, para conocer el efecto de las surgencias y la intensidad de la mezcla por mareas en el transporte de propiedades hacia la bahía, se realizaron simulaciones a una escala temporal horaria en un ciclo de mareas vivas-muertas, del 16 de junio al 7 de julio de 2005 de las variables de concentración de nitratos, clorofila a (Chl a), velocidad de corriente y temperatura. Los resultados muestran que hay una mejor capacidad del modelo en reproducir los datos observados de las corrientes de velocidad, temperatura y nitratos. Mientras que la simulación de Chl a muestra una

mayor variación. Los resultados del cuadrado del coeficiente de determinación R^2 fue alto (> 0.65) para la velocidad de corriente y la concentración de nitratos, es decir que al menos el 65% de la variabilidad de los datos puede ser explicada por el modelo. Mientras que la temperatura mostró un R^2 de 0.60 y la Chl a de 0.45. Con la finalidad de entender el efecto de las surgencias en el ciclo de mareas vivas y muertas, se realizaron simulaciones de ~ 150 horas de la concentración de nitratos, concentración de Chl a y temperatura en la estación de simulación durante junio-julio de 2005. De manera general, el transporte de estas propiedades entre la laguna y el océano, ocurre por la combinación del bombeo de marea y los pulsos de surgencias. Este transporte es mayor durante un evento de surgencias durante mareas vivas. Se puede observar una diferencia promedio de $3 \pm 1 \mu\text{M}$ en nitratos durante mareas vivas entre la presencia y ausencia de surgencias.

Palabras clave: laguna costera, modelación biogeoquímica, nutrientes, pastos marinos, macroalgas, surgencias.

**En el gran circuito de la naturaleza el final es igual al principio.
Siguiendo esta hermosa lógica, la gratitud en realidad empieza por el final.**

**Del mismo modo que todos mis días empiezan y terminan y vuelven a
comenzar con lo más bello que puede desearse: con una gran amistad.**

¡Todo!.....y mar.

Agradecimientos

Quiero agradecer en primer lugar al Dr. Victor Camacho Ibar, Instituto de investigaciones Oceanológicas, por creer en mí y en el trabajo en equipo, por ser un ejemplo constante de superación profesional, por su infinita paciencia, por su pensamiento crítico y por toda la corriente circumpolar de ideas.

A mi director de tesis el Dr. Alex Souza, Proudman Oceanographic Laboratory, por su tiempo, por sus veintiséis respuestas exhaustivas a preguntas extravagantes, por su amistad incondicional y por la oportunidad de conocer a fondo en muy poco tiempo nuevos horizontes de investigación.

A mi sinodal el Dr. Stephen Smith, CICESE, por su cordialidad, por la revisión de la tesis (mi regalo) y de mi primer publicación.

A mis sinodales el Dr. Reginaldo Durazo, Facultad de Ciencias Marinas, y el Dr. Eugenio Carpizo, Instituto de Investigaciones Oceanológicas, por sus comentarios en la revisión de la tesis, por sus preguntas durante los exámenes y por esas palmaditas de animo.

Al Dr. Icarus Allen, Plymouth Marine Laboratory, por la información en materia del modelado y la abundante ERSEM inspiradora.

Al Dr. Ricardo Torres, Plymouth Marine Laboratory, y al Dr. Pedro Osuna, CICESE, por su asesoría en la modelación hidrodinámica.

A Martín Hernández y Francisco Delgadillo, Instituto de Investigaciones Oceanológicas, por su interés en este trabajo y por ser siempre tan positivos.

A mis padres, a quienes debo lo mejor, que siempre están cuando los necesito, que ya han navegado conmigo por tantas aguas tranquilas o agitadas y que han sabido mantener el rumbo siempre, incluso con la mas espesa de las nieblas.

A mis hermanos, por su paciencia con una persona que es reacia a no volar, por su amor incondicional y por su proximidad interior pese a la gran distancia.

A mi tía Irma Alcázar García, mi amiga-mama, por ser un impulso constante en mi desarrollo como persona y por sus reflexiones durante todo este tiempo.

A la familia Baltezar-Alcázar por ser un ejemplo de cariño y bondad.
Gracias Tios.

A Rocio Corso, mi gran amiga, por su comprensión y su arte de mantener a flote un barco pequeño pese a las fuertes tormentas.

A mis amigos Lucí, Angélica, Isis, Carlos y Jorge por pertenecer a un mundo mas sencillo y hacer que esta etapa de mi vida haya tenido momentos muy divertidos.

A mis amigos porque ya se lo merecían, Arturo, Pedro y Eduardo.

A mis amigos de postgrado, Ada de la Luz, Monserrat, Gabriela, Constanza, Vanessa, Carlos, Francisco, Paola y Astrid que me aceptaron en formar parte de su vida y me acompañaron en mis largas horas de estudio.

A Julieta que llego a ser una hermana para mí y simplemente por ser ella misma.

A mis compañeros de postgrado, Carlos, Claudia, Norma, Miriam, Denisse, Gandhi, Jacob y Karina.

Gracias a todos mis compañeros que formaron parte de este proyecto, Adán, Chava, Nidia, Laura, Vladislav, Tania y Jaime, y toda mi gratitud a los colaboradores externos.

A mis amigos del Proudman Oceanographic Laboratory, que me hicieron sentir como en casa.

A la Facultad de Ciencias Marinas e Instituto de Investigaciones Oceanológicas por el apoyo a congresos, parte importante de mi formación.

Gracias al apoyo del proyecto SEP-CONACyT 40144, titulado "Respuestas físicas, biogeoquímicas y biológicas de Bahía San Quintín a los pulsos de aguas de surgencias del mar adyacente", con el que fue realizada esta tesis y que me permitió tener la oportunidad de realizar estancias de investigación.

Contenido

Capítulo I. Bases de la modelación en Bahía San Quintín

I.1. Introducción.....	1
I.2. Estructura de la tesis.....	5

Capítulo II. Área de estudio-descripción general de Bahía San Quintín y la zona costera adyacente

II.1. Características físicas.....	8
II.2. Características biogeoquímicas.....	12
II.3. Características oceanográficas.....	15
II.4. Surgencias.....	16
II.5. Hipótesis.....	19
II.6. Objetivo general.....	19
II.7. Objetivos particulares.....	19

Capítulo III. Descripción de ERSEM

III.1. Introducción.....	21
III.2. Nomenclatura.....	23
III.3. Grupos funcionales y variables de estado del sub-modelo pelágico.....	29
III.3.1. Fitoplancton.....	30
III.3.2. Zooplancton.....	32
III.3.3. Bacterioplancton.....	34
III.3.4. Nutrientes inorgánicos disueltos.....	36
III.3.5. Materia orgánica particulada y disuelta.....	37
III.3.6. Oxígeno y bióxido de carbono.....	37
III.4. Grupos funcionales y variables de estado del sub-modelo bentónico.....	38

III.4.1. Zoobentos.....	41
III.4.2. Bacterias.....	42
III.4.3. Nutrientes inorgánicos disueltos.....	43
III.4.4. Materia orgánica particulada y disuelta.....	46
III.4.5. Distribución de oxígeno.....	46
III.5. Parámetros ambientales que afectan los procesos biogeoquímicos.....	47

Capítulo IV. Descripción de GOTM

IV.1. Introducción.....	49
IV.2. Nomenclatura.....	50
IV.3. Ecuaciones.....	52
IV.4. Rutina de advección horizontal.....	52

Capítulo V. Módulos *Zostera marina* y *Ulva spp.*

V.1. Introducción.....	56
V.2. Módulo de <i>Z. marina</i>	57
V.3. Módulo de <i>Ulva spp.</i>	63

Capítulo VI. Modelado ecológico de la variabilidad estacional y entre años en Bahía San Quintín

VI.1. Introducción.....	65
VI.2. Condiciones iniciales y de frontera de la simulación.....	67
VI.3. Consideraciones sobre la inclusión de la advección de nutrientes en el modelo.....	71
VI.4. Análisis de sensibilidad.....	76
VI.5. Resultados y discusión.....	78
VI.5.1. Variación estacional y entre años de la concentración de nutrientes incluyendo los módulos de fitoplancton, pastos marinos y macroalgas.....	78

VI.5.2 Variación estacional y entre años de la biomasa incluyendo los módulos de fitoplancton, pastos marinos y macroalgas.....	88
VI.5.3 Variación estacional del Zooplancton y del bacterioplancton.....	101
VI.5.4. Análisis de sensibilidad en los parámetros de: a) radiación fotosintéticamente activa, b) factor del coeficiente de atenuación y c) tasa de consumo de nitrato.....	105
VI.6. Conclusiones.....	112

Capítulo VII. Balance dinámico del nitrógeno en Bahía San Quintín

VII.1. Introducción.....	114
VII.2. Condiciones iniciales para el cálculo del balance del nitrógeno en BSQ.....	116
VII.3. Resultados y discusión.....	120
VII.3.1 Stocks y flujos de nitrógeno en la columna de agua.....	120
VII.3.2 Stocks y flujos de nitrógeno en el sedimento.....	132
VII.4. Conclusiones.....	145

Capítulo VIII. Modelado del aporte de nutrientes a una laguna costera durante una época de surgencias

VIII.1. Introducción.....	149
VIII.2. Condiciones iniciales de la simulación.....	152
VIII.3. Consideraciones para el calculo de los gradientes diarios de nitratos y clorofila.....	153
VIII.4. Resultados y discusión.....	161
VIII.4.1. Validación durante la surgencia de Junio-Julio 2005.....	161
VIII.4.2. Efectos de las surgencias a lo largo del ciclo de mareas vivas y muertas.....	173
VIII.5. Conclusiones.....	182

Capítulo IX. Conclusión.....	184
X. Referencias.....	189
XI. Anexos.....	209
XI.1 Términos algebraicos.....	209
XI.2. Tablas.....	210
XII. Glosario.....	217

Índice de figuras

1. Bahía San Quintín, Baja California, México.....	9
2. Diagrama conceptual del modelo acoplado ERSEM-GOTM. Se incluye el módulo de pastos caracterizado por <i>Z. marina</i> y el módulo de macroalgas caracterizado por <i>Ulva spp</i>	22
3. Esquema de varios tipos de funciones químicas de acuerdo a ERSEM.....	24
4. Esquema de un organismo estándar que representa el grupo funcional. Se muestran los procesos fisiológicos, así como los forzamientos físicos ambientales.....	25
5a. Esquema de las variables de estado e interacciones del sub-modelo pelágico. Se incluye el módulo de <i>Z. marina</i> y <i>Ulva spp</i>	27
5b. Esquema de las variables de estado e interacciones del sub-modelo bentónico. Se incluye el módulo de <i>Z. marina</i>	28
6. Capas en el sedimento en las que se divide el sub-modelo bentónico.....	39
7. Esquema de la discretización de las capas verticales en GOTM. $i=0$ es el número de capas en las que se subdivide la columna de agua y $Z = -H$ es la superficie del sedimento.....	51
8. Esquema que ilustra la advección de nutrientes incluida en GOTM. N_1 , N_2 y N_3 son las concentraciones de nutrientes para construir los gradientes.....	55
9. Diagrama de flujo del módulo de <i>Z. marina</i> . Se muestran las variables de estado y de forzamiento.....	59
10. Mapa de BSQ que muestra la estación de simulación (8), las estaciones de muestreo 6 y 10 utilizadas para el cálculo de los gradientes de concentración de nutrientes. La estación 3 se utilizó para el cálculo del gradiente de la concentración de fósforo. El ángulo de -45° indica la orientación del canal en la estación E8, y es el ángulo que	

se rotó a partir de los datos del ADCP.....	68
11. Datos meteorológicos observados durante 2004, utilizados para el forzamiento físico del modelo. Se muestran observaciones diarias para un año de temperatura, presión atmosférica e irradiancia, y observaciones diarias de Mayo a Julio (periodo de surgencias intensas) para la velocidad del viento.....	70
12. Gradientes de concentración (línea continua) usados para simular la advección estacional de nutrientes a través de GOTM. Los gradientes observados calculados con datos de campo (puntos) muestran un incremento en el gradiente de nitrato (fuerte advección) durante el periodo de intensificación de surgencias (Abril a Julio).....	73
13. Simulación anual de la concentración de nutrientes, con advección y sin advección. Los puntos indican datos de campo. La advección no se aplicó en el fósforo y sílice disuelto.....	79
14. Simulación de la variación anual de la concentración de nutrientes (nitrato y amonio), incluyendo todos los productores primarios, y sin incluir <i>Z. marina</i> y <i>Ulva spp.</i> No se aplicó advección del fósforo y sílice disuelto.....	82
15. Comparación de la variación anual de la concentración de nutrientes (nitrato y amonio) con y sin incluir al fitoplancton en las simulaciones. No se aplicó advección del fósforo y sílice disuelto.....	84
16. Simulación de la variación anual de la concentración de fósforo y sílice disuelto con advección y sin advección. Los puntos indican los datos de campo. En este caso no se incluye la advección de amonio y nitratos.....	85
17. Resultados de la simulación de la concentración de sílice disuelto en μM y biomasa de diatomeas en mg C m^{-3} . Se incluye la advección de sílice disuelto.....	86
18. Resultados del modelo de la biomasa de foliar de <i>Z. marina</i> , <i>Ulva spp.</i> y diatomeas, con y sin incluir advección de nutrientes (nitratos,	

amonio, fósforo y sílice disuelto).....	89
19. Resultados del modelo de la biomasa de los grupos fitoplanctónicos (diatomeas, flagelados y nanoplancton), incluyendo advección de nutrientes (nitrato, amonio, fósforo y sílice disuelto).....	93
20. Comparación de la variación anual de la biomasa de <i>Ulva spp.</i> y diatomeas apagando el módulo de <i>Z. marina</i> . Incluyendo advección de nutrientes (nitratos, amonio, fósforo y sílice disuelto).....	95
21. Comparación de la variación anual de la biomasa foliar de <i>Z. marina</i> y diatomeas apagando el módulo de <i>Ulva spp.</i> Se incluye la advección de nutrientes (nitratos, amonio, fósforo y sílice disuelto).....	97
22. Resultados de la variación anual de la biomasa foliar de <i>Z. marina</i> , <i>Ulva spp.</i> y diatomeas incluyendo una mayor concentración de fósforo. No se aplicó la advección de nitratos, amonio y sílice disuelto.....	99
23. (A) Biomasa anual de diatomeas, zooplancton y bacterioplancton en mg C m^{-3} con advección de nutrientes (nitratos, amonio, fósforo y sílice disuelto). (B) Biomasa de diatomeas apagando el grupo funcional del zooplancton con advección de nutrientes.....	103
24. Resultados obtenidos del análisis de sensibilidad variando PAR, por $\pm 30\%$ alrededor de su valor nominal, en los módulos de <i>Z. marina</i> y <i>Ulva spp.</i>	107
25. Resultados obtenidos del análisis de sensibilidad variando el factor de limitación de luz, por $\pm 30\%$ alrededor de su valor nominal, en los módulos de <i>Z. marina</i> y <i>Ulva spp.</i>	108
26. Resultados obtenidos del análisis de sensibilidad variando la tasa de consumo máximo de nitrato, por $\pm 30\%$ alrededor de su valor nominal, en los módulos de <i>Z. marina</i> y <i>Ulva spp.</i>	110
27. Tamaño del stock pelágico, bentónico y total de nitrógeno en BSQ para las condiciones encontradas en la estación 8. La simulación está realizada con el aporte de nitrato y amonio calculado para el periodo de primavera de 2004.....	119

28. Diagrama conceptual del ciclo del N en la estación de simulación del 13 de mayo al 4 de julio. Los stocks están en mmol N m^{-2} y los flujos en $\text{mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	121
29. Resultados de la variación anual de la biomasa de <i>Z. marina</i> , <i>Ulva spp.</i> y diatomeas con una aporte constante de nitratos y amonio en la estación de simulación. El balance dinámico del nitrógeno se realizó del 13 de mayo al 4 de julio de 2004, por lo que se incluye una ampliación de la biomasa de cada productor primario	127
30 Variación anual de la concentración de nitrógeno orgánico disuelto (NOD) y nitrógeno orgánico particulado (NOP) en el sistema pelágico y bentónico. La simulación incluye advección de nutrientes (nitrato, amonio, fósforo y sílice disuelto).....	131
31. Perfiles de concentración de nutrientes y oxígeno en sedimentos de la estación de simulación. (A) amonio, (B) nitrato y (C) oxígeno.....	141
32. Relación temperatura vs nitrato de datos de campo durante mayo-julio del 2005 bajo diferentes condiciones de marea en presencia de surgencias. La línea continúa representa la regresión lineal y las líneas discontinúas representan el intervalo de confianza.....	155
33. Relación temperatura vs Chl a de datos de campo tomados durante primavera de 2004 y 2005. La línea continúa representa la curva de regresión lineal y las líneas discontinúas el intervalo de confianza.....	157
34. Datos de campo de concentración de Chl a durante mayo-julio del 2005. Los datos corresponden a las estaciones 3 y 10, para el cálculo de los gradientes de Chl a para la advección horizontal.....	159
35. Valores de los gradientes de concentración de Chl a (línea continua) usados para simular la advección diaria de clorofila en 2005. Los gradientes observados calculados con datos de campo (puntos) muestran un incremento en el gradiente de Chl a después del periodo de intensificación de surgencias.....	160
36. Comparación de la concentración de nitratos y Chl a de la simulación con observaciones de campo. La línea discontinúa	

representa los datos de campo. El tiempo esta dado en horas a partir del 16 de junio del 2005.....	163
37. Comparación de la temperatura y de la velocidad de corriente (componente V) de los datos de la simulación y observaciones de campo en horas del 16 de junio al 7 de julio de 2005. La línea discontinúa representa los datos de campo.	166
38. Gráfica del índice de surgencia diario del 16 de junio al 17 de julio del 2005, obtenido a partir de datos de Quickscat.....	167
39. Parámetros estadísticos de las variables simuladas de concentración de nitratos, concentración de clorofila (Chl a), temperatura y velocidad de corriente. (A) Coeficiente de determinación y (B) Eficiencia del modelo (EM).....	171
40. Parámetros estadísticos de las variables simuladas de concentración de nitratos, concentración de clorofila (Chl a), temperatura y velocidad de corriente. (A) % de sesgo, (B) Razón de desviación estándar (RSD) vs el coeficiente de determinación (R^2).....	172
41. Gráficas de temperatura de la simulación durante y sin un evento de surgencia en el ciclo de mareas vivas y muertas. La línea discontinúa representa la condición sin surgencia y la línea continúa presencia de un evento de surgencia.....	175
42. Gráficas de concentración de nitratos de la simulación con presencia y ausencia de un evento de surgencias en el ciclo de mareas vivas y muertas. La línea discontinua representa la condición sin surgencia y la línea continúa presencia de un evento de surgencia.....	177
43. Graficas de concentración de Chl a de la simulación durante y sin un evento de surgencia en el ciclo de mareas vivas y muertas. La línea discontinúa representa la condición sin surgencia, y la línea continúa representa la presencia de un evento de surgencia.....	181

Índice de tablas

1. Variables de estado del submodelo pelágico y bentónico en ERSEM.....	210
2. Lista de abreviaciones usadas en ERSEM para definir los procesos ecológicos.....	211
3. Parámetros incluidos en el grupo funcional del fitoplancton. Diatomeas P(1) y Dinoflagelados P(2).....	211
4. Parámetros incluidos en el grupo funcional del Zooplancton. Macrozooplancton Z(4) y Microzooplankton Z(5).....	212
5. Parámetros incluidos en el grupo funcional del bacterioplancton B(4).....	212
6. Parámetros incluidos en el grupo funcional de las bacterias bentónicas. Bacterias aeróbicas H(1) y Bacterias anaeróbicas H(2).....	213
7. Parámetros incluidos en el grupo funcional de los consumidores bentónicos. Deposito-alimentadores Y(2), Suspensivos Y(3), Meiobentos Y(4).....	213
8. Parámetros incluidos en la familia química de los nutrientes bentónicos.....	214
9. Parámetros utilizados en la simulación de la biomasa de <i>Z. marina</i> ...	215
10. Parámetros utilizados en la simulación de la biomasa de <i>Ulva spp</i> ...	216

Capítulo I. Bases de la modelación en Bahía San Quintín

I.1. Introducción

Los estuarios y lagunas costeras son sistemas con una alta producción primaria, estos incluyen una alta diversidad y densidad de peces e invertebrados, por lo que son importantes a nivel global tanto desde el punto de vista ecológico como económico (Hosack et al. 2006). Existe un acoplamiento de estos sistemas con el océano adyacente, así como con el continente, por lo que los procesos (e.g. intercambio mareal, estratificación y aportes de agua dulce) que ocurren en estas fronteras pueden afectar su circulación y producción biológica (Allen 1997). Debido a que las lagunas y estuarios son sistemas someros, existe una alta razón entre el área superficial y el volumen del agua, por lo que el bentos se encuentra en la zona fótica. Como resultado, la producción primaria bentónica es frecuentemente más alta que la producción pelágica, y la mineralización de los nutrientes en el sedimento puede dominar los ciclos biogeoquímicos. Los pastos, macroalgas, microalgas y plantas de marisma son los productores bentónicos dominantes en estos sistemas someros (Sand-Jensen y Borum 1991).

Entender y describir cuantitativamente los ecosistemas marinos requiere de la integración de la física y la biogeoquímica. Por ejemplo, los procesos biológicos como la fotosíntesis y la asimilación de nutrientes están afectados por las variables físicas como la temperatura y la luz. Por otra parte

el transporte de nutrientes y partículas orgánicas, así como los flujos difusivos a través del sedimento están descritos por procesos físicos.

Los modelos son una herramienta que permite integrar y sintetizar información sobre los ecosistemas marinos tratando de representar de una manera simplificada la realidad de estos sistemas complejos. Se usa el término modelo como una descripción teórica o conceptual de un proceso o sistema (Fennel y Neumann 2004). Hay diferentes tipos de modelos para estudiar a los sistemas marinos. Por ejemplo, (a) los que están basados en cadenas tróficas simples o con pocas variables como los modelos NPZ (Nitrogen-Phytoplankton-Zooplankton; Fasham et al. 1990) aplicados comúnmente a sistemas oceánicos, (b) los modelos estáticos (e.g. ECOPATH; Christensen et al. 2000) y los dinámicos agregados (e.g. ECOSYM; Christensen et al. 2000) que son utilizados frecuentemente para estudiar las relaciones tróficas de un ecosistema; y (c) los modelos tipo ecosistema o modelos complejos, los cuales incluyen un mayor número de parámetros y variables (e.g. BM2, Bay Model 2, Fulton et al. 2004a; IGBEM, Integrated Generic Bay Ecosystem Model, Fulton et al. 2004b).

Olivieri y Chavez (2000) modificaron un modelo NPZ para entender el ciclo estacional de la producción primaria en un sistema oceánico dominado por surgencias. Este modelo está basado en siete compartimentos interconectados a través de los flujos de la producción nueva y regenerada, incluyendo al fitoplancton, zooplancton, bacterias, nitrato, amonio, nitrógeno orgánico disuelto y detritus. Por otra parte, el modelo ECOPATH es utilizado

regularmente en el aprovechamiento de las pesquerías. Una de sus ventajas es que puede incorporar una trama trófica completa. Sin embargo, debido a que utiliza muchos conceptos ecológicos la agregación trófica puede no ser adecuada (Christensen et al. 2000).

Durante los últimos 30 años los modelo tipo ecosistema comenzaron a ser una herramienta popular, ya que se quería entender a los ecosistemas como un sistema completo mas que como una serie de componentes aislados. Sin embargo, estos modelos adquirieron poca reputación, debido a que por una parte son muy extensos su mantenimiento es costoso, y por otra debido a su complejidad que puede generar resultados de menor calidad (Fulton et al. 2003). Por tanto, los modelos que incluyen muchas variables no son automáticamente mejores que los que tienen pocas variables. Un alto número de variables implica un alto número de requerimientos para entender y cuantificar los procesos. Sin embargo, en un modelo complejo se puede modificar el número de variables, dependiendo de las características del sistema. Los modelos de tipo ecosistema incluyen explícitamente la dinámica y el reciclamiento de nutrientes, así como la variación temporal y el forzamiento ambiental. Por lo tanto este tipo de modelos explicarían mejor la dinámica biogeoquímica compleja de las lagunas costeras o estuarios.

Dado que las variables biogeoquímicas son no-conservativas e interaccionan con el medio ambiente hidrodinámico, el acoplamiento entre los modelos biogeoquímicos y los modelos físicos facilita entender y describir un ecosistema. En la literatura hay una variedad de modelos hidrodinámicos

tales como POLCOMS (Proudman Oceanographic Laboratory Coastal Ocean Modelling System; Proctor y James 1996), POM (Princeton Ocean Model; Blumberg y Mellor 1980), y GOTM (General Ocean Turbulence Model; Burchard et al. 1999), entre otros, que pueden ser acoplados con diferentes modelos biológicos.

A pesar de su alto valor comercial y ecológico, los estudios orientados a describir los procesos que regulan la productividad de este tipo de ecosistemas son escasos. La productividad primaria y el intenso reciclamiento de la biomasa vegetal producida en el interior de BSQ son sostenidos por aportes de nutrientes desde el mar adyacente (Camacho-Ibar et al. 2003) y los nutrientes aportados hacia la laguna son, a su vez, abastecidos por los eventos de surgencias. Es de esperar entonces, que las variaciones en las condiciones oceánicas se vean reflejadas en los procesos biogeoquímicos dentro de BSQ. Aunque son varios los trabajos que se han publicado sobre la dinámica de los nutrientes en ecosistemas costeros influenciados por surgencias (e.g. Fitzwater et al. 2003, Smith y Hollibaugh 1997), los modelos biogeoquímicos utilizados para describir la dinámica durante eventos de surgencias son escasos. Además, aunque en países desarrollados se han implementado diversos modelos físico-biogeoquímicos acoplados, el desarrollo de este tipo de modelos para ecosistemas costeros someros es escaso.

El modelo tipo ecosistema que se propone utilizar en el presente trabajo, se conoce como ERSEM (European Regional Seas Ecosystem

Model; Baretta et al. 1995), el cual fue acoplado con un modelo físico unidimensional resuelto en la vertical, conocido como GOTM (General Ocean Turbulence Model; Bolding et al. 2002). Con la ayuda de este modelo se pretende entender como los diversos factores físicos y biogeoquímicos controlan la concentración de nutrientes dentro de Bahía San Quintín (BSQ), el cual es un sitio ideal para estudiar la dinámica biogeoquímica de los nutrientes debido a: 1) su relativa poca influencia antropogénica, 2) su alta productividad, a pesar de la escasez de aportes continentales de nutrientes y 3) la presencia de las surgencias que junto con las mareas como principal fuerza externa física, influyen en el transporte de propiedades.

Para la adaptación de ERSEM en BSQ se incluyen dos nuevos grupos funcionales potencialmente importantes que no son consideradas en la versión original, específicamente las variables de *Zostera marina* y *Ulva spp.*, También se incluye la rutina de advección horizontal a través de los gradientes de concentración de nutrientes en GOTM, para poder simular el transporte horizontal de nutrientes.

1.2. Estructura de la tesis

En este capítulo (capítulo 1) se presenta una introducción general que discute de la importancia del uso de modelos como una herramienta para explicar la dinámica biogeoquímica de ecosistemas someros.

Uno de los requisitos para aplicar e implementar un modelo es conocer y establecer las fronteras de los diferentes forzamientos, así como determinar

los valores de las condiciones iniciales que se incluyen en la simulación. ERSEM es un tipo de modelo en el cual se incorpora la variación temporal y el forzamiento ambiental. Por lo tanto, en el capítulo 2 se describen las características físico-biogeoquímicas del área de estudio.

En los capítulos 3 y 4 se presenta una descripción detallada del modelo acoplado ERSEM-GOTM. Se incluye una descripción general de los grupos funcionales, así como las ecuaciones que describen a esos grupos funcionales y sus procesos.

La descripción de los módulos de *Zostera marina* y *Ulva spp.* incorporados en ERSEM para ser implementados en BSQ se incluye en el capítulo 5. Ambos productores primarios son abundantes en términos de biomasa y producción primaria en BSQ. En el capítulo 6 son presentados los resultados de la simulación ecológica basada en la dinámica anual para conocer el efecto que tienen dichos parámetros en los módulos implementados. Se realizaron análisis de sensibilidad de diferentes parámetros físicos.

El destino de la dispersión del nitrato hacia el interior de BSQ y su redistribución entre los diferentes grupos funcionales es discutido en el capítulo 7. El efecto de los eventos de surgencia como una fuerza física que interviene en el proceso de advección de nutrientes a la laguna y que tiene consecuencias biogeoquímicas se incluye en el capítulo 8. En dicho capítulo se presenta el análisis de validación de los resultados de la simulación, un paso importante para la aplicación del modelo acoplado ERSEM-GOTM en

BSQ. Finalmente, en el capítulo 9 se presentan las conclusiones generales de este trabajo.

Capítulo II. Área de estudio-descripción general de Bahía San Quintín y la zona costera adyacente

II.1. Características físicas

BSQ se localiza en la costa noroeste de la península de Baja California, México (30°27'N y 116°00'W) (Figura 1). Esta laguna tiene forma de "Y" con un área aproximada de 42 km². Su brazo oriental es conocido como Bahía San Quintín, tiene una longitud aproximada de 11.5 km y se caracteriza por tener un fondo irregular con un canal de ~ 10 m de profundidad en su primer tercio y su brazo occidental conocido como Bahía Falsa, tiene ~ 5.6 km de largo y consiste en una plataforma submarina somera, cuyo canal principal tiene en promedio ~ 6 m de profundidad. La longitud de cada brazo es desde la cabeza hasta el extremo donde termina la porción de tierra central localizada entre cada brazo (Flores-Vidal 2006). La Bahía se caracteriza por tener estrechos canales con profundidades máximas entre 5 y 15 m, mientras que el resto del área tiene una profundidad promedio de 2 m. Los rangos anuales de temperatura son de 11 - 22° C y 13 - 27° C en la boca de la bahía y en el interior del brazo este, respectivamente (Álvarez-Borrego y Álvarez-Borrego 1982). Los sedimentos en el fondo de BSQ son muy variados formados por areniscas gruesas, gravas fluviales y depósitos de aluvión. En la parte central entre los brazos de Bahía Falsa y BSQ hay una dominancia de materiales volcánicos (Navarro et al. 2006).

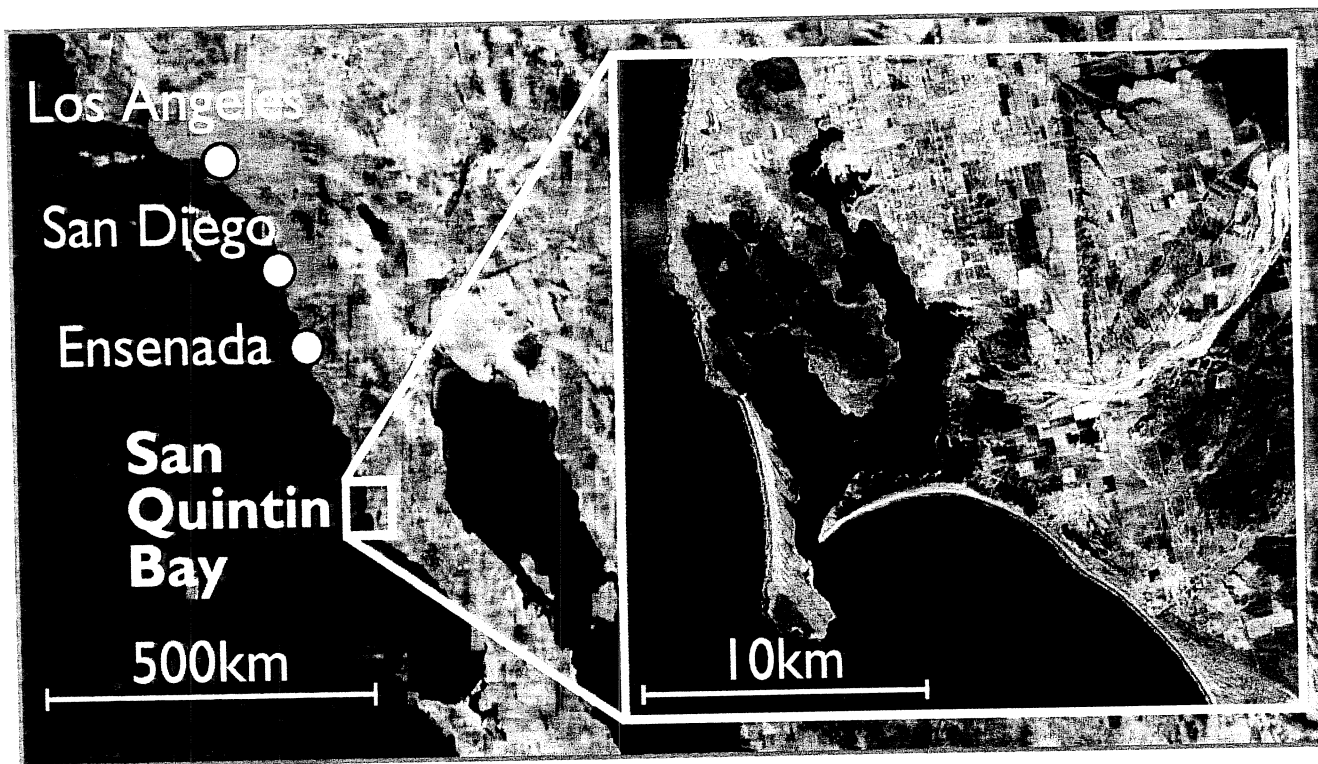


Figura 1. Bahía San Quintín, Baja California México.

Las mareas son predominantemente semidiurnas, con rangos promedio de 2.0 y 1.0 m en mareas vivas y muertas, respectivamente (Martori-Oxamendi 1989). Estas son el motor principal de la circulación del agua en la laguna y pueden explicar hasta un 95% de las corrientes medidas cerca del fondo, mientras que en superficie es del orden de 70% (Flores-Vidal 2006). En la zona cercana a la boca, las corrientes de marea llegan a alcanzar velocidades máximas promedio de hasta 1.2 m s^{-1} , mientras que hacia el interior de la laguna de 0.6 m s^{-1} (Ocampo-Torres 1980, Flores Vidal 2006). Datos de mediciones de viento de junio-agosto de 2005, muestran que la dirección promedio del viento fue predominantemente del NW, con una magnitud máxima de 8 m s^{-1} (Flores-Vidal 2006).

Plascencia Díaz (1980) mediante datos de temperatura y salinidad, sugirió un patrón de circulación debida a gradientes de densidad. Encontró que la estructura de densidad depende de la temperatura, lo que implica que el proceso de calentamiento-enfriamiento sea dominante sobre el de evaporación, y que aunque en la mayoría de los casos las aguas de la bahía sean menos densas hacia la cabeza que en la boca. Esto resulta en una circulación hacia fuera por la superficie, mientras que el agua densa del mar fluye hacia la cabeza por el fondo. Por otra parte los gradientes de densidad vertical en BSQ son mínimos, debido a que no hay aportes de agua dulce significativos. Aun cuando la evaporación y la salinidad son altas, no se alcanza a formar una estructura vertical por los efectos de la marea (Plascencia-Díaz 1980; Monreal-Gómez 1980; Martori-Oxamendi 1989).

Es bien conocido que en sistemas parcialmente conectados al océano adyacente, la marea es el agente que modifica en primera instancia la circulación (Fisher et al. 1979). Por lo tanto, al eliminar el efecto del flujo y reflujo de la marea es posible observar el transporte neto o circulación residual dentro del sistema. Con la circulación residual es posible observar el comportamiento de largo plazo que describe la ruta y destino final de cualquier característica del agua (transporte neto). Estudios experimentales muestran que el patrón de corrientes inducidas por el viento en la boca de las bahías presenta variabilidad lateral apreciable, con patrones muy diferentes sobre las zonas someras y en la zona del canal (ver Valle-Levinson 2001).

Flores-Vidal (2006) concluye que en la superficie de BSQ el viento domina la circulación residual, mientras que la marea juega un papel importante solo en las corrientes cercanas al fondo, las cuales son del orden de 10 cm s^{-1} con dirección preferencial hacia el interior de la bahía. Las corrientes en la superficie tienen una magnitud de $\sim 30 \text{ cm s}^{-1}$, y son perpendiculares a los canales de navegación. En general se observa una circulación residual de dos capas modulada por el esfuerzo del viento en la superficie. Por otra parte, el mismo autor menciona que es posible inferir una circulación residual de BSQ caracterizada de la siguiente manera: el agua nueva proveniente del océano adyacente se introduce a la bahía por el canal profundo que se encuentra en la boca, incursiona por el fondo y es distribuida en toda la bahía por los canales de ambos brazos. Durante los periodos de disminución de viento se presenta una circulación homogénea en la vertical

que parece estar en función de las mareas vivas y muertas. Durante mareas vivas hay una circulación neta por los canales profundos, mientras que en mareas muertas la circulación se comporta de manera inversa, es decir que los flujos netos de salida son por los canales profundos. Este patrón de circulación es cierto excepto en la boca donde la marea es el motor principal de la dinámica de corrientes residuales. La velocidad neta siempre es al interior por el canal profundo.

II.2. Características biogeoquímicas

BSQ es una laguna costera de tipo Mediterráneo (Largier et al. 1997), y es un sistema medianamente hipersalino a través del año (Camacho-Ibar et al. 2007). Está situada a lo largo de la línea de costa donde las surgencias conducidas por el viento son un rasgo dominante en primavera y principios de verano (Bakun y Nelson 1977). Aunque existen relativamente pocos estudios publicados en los que se presenten mediciones directas o indirectas de los flujos de nutrientes del mar hacia BSQ (Lara-Lara et al. 1980; Farfán y Álvarez-Borrego 1983; Camacho-Ibar et al. 2003), se puede inferir que la bahía se fertiliza con aguas marinas frías y ricas en nutrientes inorgánicos, producto de los eventos de surgencias. En BSQ las aguas de surgencia que se presentan en el océano adyacente aportan nuevo nitrógeno (nitrato), que es rápidamente consumido promoviendo la alta productividad y biomasa de pastos marinos y macroalgas dentro de la bahía (Camacho-Ibar et al. 2007).

Durante un evento de surgencia la laguna experimenta una intensificación en el intercambio de agua con el océano y esto puede detectarse incluso en sus brazos interiores (Álvarez-Borrego y Álvarez-Borrego 1982). Lara-Lara et al. (1980) concluyen que la alternancia de los eventos de surgencia puede ser la principal causa de la variabilidad temporal en la boca de la laguna, de los parámetros biológicos y químicos incluyendo la clorofila *a*, la abundancia de especies de fitoplancton, la productividad primaria y los nutrientes. Millán-Núñez et al. (1982) reportan una variabilidad espacio-temporal en estos parámetros, con concentraciones de clorofila de 5 mg m^{-3} en la boca a concentraciones de $\sim 1 \text{ mg m}^{-3}$ en las partes internas de la bahía. Durante la etapa temprana del evento de surgencia, las diatomeas cerca de la boca de la laguna, dominan la comunidad fitoplanctónica, y hacia el final del evento de surgencia hay una dominancia del grupo de los dinoflagelados (Millán-Núñez et al. 1982). Farfán y Álvarez-Borrego (1983) reportan un patrón más complejo de la comunidad fitoplanctónica, y la presencia de otros grupos fitoplanctónicos importantes (e.g. microflagelados). Con base en los resultados de un modelo de tres cajas en estado estacionario durante mareas muertas, Camacho-Ibar et al. (2003) concluyen que la laguna tiene un carácter heterotrófico neto, y es un exportador neto de fósforo inorgánico e importador neto de carbono orgánico particulado. Farfán y Álvarez-Borrego (1983) y Hernández-Ayón et al. (2004) concluyen que BSQ es un exportador neto de amonio debido a la intensa remineralización en el

sistema evidenciada por las altas concentraciones de amonio que varían de ~ 2 a 17 μ M.

Existen extensas praderas de pasto marino en BSQ que se componen de mantos uniespecíficos y mixtos de *Z. marina* y *Ruppia marítima*. En general, el pasto dominante en la bahía, *Z. marina*, cubrió en 1999 ~ 40% (1.94 X 10⁷ m²) de la extensión superficial de la laguna, con densos parches en los brazos internos. En toda la extensión de la bahía se presentan macroalgas, principalmente *Ulva spp.* y *Enteromorpha spp.*, que se encuentran intercaladas en las praderas de *Z. marina* (Ward et al. 2003) o formando densos mantos en la región cercana a la boca (Zertuche-González comunicación personal).

Una actividad económica importante en BSQ es la acuacultura del ostión *Crassostrea gigas* y en menor grado de la almeja *Chione spp.* Esta actividad está restringida por regulación a Bahía Falsa y cubre alrededor del 33% del área superficial de dicho brazo. En 1997 se produjeron cerca de 2000 ton de ostiones y almejas (Aguirre-Muñoz et al. 2001).

Esta laguna es un sitio de descanso de más de 25000 aves migratorias en el invierno, incluyendo 30 - 50% de la población de la branta negra (*Branta bernicla*) en México y aves de presa como el halcón peregrino (*Falco Peregrinus anatum*).

II.3. Características oceanográficas

La costa del Pacífico de la Península de Baja California se encuentra en una de las cuatro regiones de surgencias costeras (California, Perú, Benguela y Canarias) con mayor productividad primaria por unidad de área a nivel mundial. El valor promedio de productividad planctónica de ecosistemas de surgencias costeras es de $\sim 300 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (Knoppers 1994). El sistema de surgencias costeras de Baja California es inducido por vientos del N y NW, paralelos a la costa; que se combinan con la rotación terrestre para inducir un transporte de agua superficial hacia fuera de la costa, misma que es remplazada por aguas sub-superficiales que son mas frías, densas y ricas en nutrientes .

La dinámica de corrientes del sistema oceanográfico costero frente a Baja California esta dominado por la influencia de la Corriente de California (CC), la cual incide sobre la costa de Baja California entre los 29°N a 30°N para después continuar su trayecto hacia el sur a lo largo de meandros y giros. La CC puede presentar cambios de dirección de su flujo principal hacia la costa, y a cierta distancia de la costa la corriente hacia el este se puede dividir en una componente hacia el norte, que alimenta la contracorriente del Sur de California, y otra componente hacia el sur que continua como la CC (Lynn y Simpson 1987).

La circulación en este sistema varía en un intervalo amplio de escalas espacio-temporales y tiene implicaciones en las diferentes propiedades del agua de mar. Por ejemplo, el sistema de la corriente de California (SCC) es

sensitiva a cambios climáticos interanuales, especialmente a los asociados con el fenómeno de “El Niño”. Los cambios incluyen aguas templadas, cambios en la salinidad, disminución de las surgencias costeras y anomalías en el nivel del mar (Durazo y Baumgartner 2002).

Los eventos de surgencia están controlados por los vientos locales y son modificados por la interacción con aguas fuera de la costa del SCC (Fitzwater et al. 2003). El SCC está caracterizado por diferentes corrientes (la CC y la corriente subsuperficial, CSs), así como diversas masas de agua, cada una definida por su temperatura, salinidad y nutrientes (Lynn y Simpson 1987). Las masas de agua son: el agua superficial subtropical (ASSt), caracterizada por alta temperatura, salinidad y baja en nutrientes, el agua subártica (ASA), reconocida por tener baja salinidad, temperatura y altos nutrientes, y el agua del Pacífico ecuatorial (APE) con alta temperatura, salinidad y nutrientes. También hay una presencia significativa de agua con propiedades que son transicionales entre el ASA y ASSt (Roden 1971; Lynn y Simpson 1987).

II.4. Surgencias

El programa “Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California” (IMECOCAL) comenzó a operar en octubre de 1997, cubriendo la red de muestreo de CalCOFI (“California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations”), frente a Baja California. Esta red incluye una estación situada aproximadamente 30 km fuera de la costa de BSQ ($30.27^{\circ} 43' N$ y $116.9^{\circ} 9'$

W). El análisis de datos de concentración de nitratos y temperatura promedio superficial en dicha estación en el periodo de septiembre de 1997 a febrero de 1998 mostró dos diferentes grupos de datos. Un grupo pobre en nitratos (entre 1 y 2 μM) y 19 °C de temperatura y otro con altas concentraciones de nitratos de 18 μM y 11 °C de temperatura (Hernández-de-la-Torre et al. 2003).

Por otra parte, desde 1995 el grupo de Geoquímica Ambiental del Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO) inició un muestreo estacional (verano-invierno) dentro y fuera de BSQ. Datos de temperatura, salinidad y nutrientes *in situ* fueron obtenidos de una estación localizada en el océano adyacente a BSQ. De igual manera que los resultados tomados de IMECOCAL, el análisis de estas variables muestra dos grupos de datos con características diferentes. El análisis fue realizado de las campañas de muestreo del 2003, 2004 y 2005. El primer grupo de datos corresponde a la condición oceanográfica de surgencias en la época de primavera y principios de verano, con baja temperatura (~ 13 °C), alta salinidad (~ 33.8) y alta concentración de nutrientes (16 y 22 μM de nitratos y silicatos, respectivamente). El segundo grupo de datos, correspondiente a la época de otoño, se caracteriza por un aumento de temperatura (~ 16 °C), baja salinidad (~ 33.3) y baja concentración tanto de nitratos como silicatos (5 y 8 μM , respectivamente). Estas condiciones de otoño ocurren cuando los vientos del noroeste se debilitan, lo que resulta en un debilitamiento de las surgencias y una disminución de la profundidad de la contra corriente de California hacia el norte (Pennington y Chavez 2000).

El análisis de la relación entre la temperatura y la concentración de nitratos de varias estaciones que se encuentran localizadas en la región de la boca de BSQ, muestran una correlación inversa entre ambas variables durante eventos de surgencias. Esta correlación es alta ($r^2 = 0.97$) en un rango de temperatura de 12 a 20°C. Aparentemente, cuando la surgencia y la mezcla por marea son lo suficientemente fuertes, las aguas de surgencia pueden propagarse a través de la laguna. Sin embargo existen periodos en donde la relación temperatura-nitratos tiene un coeficiente de correlación bajo ($r^2 = 0.36$).

Aún en regiones de surgencias cuasi-permanentes existe una variación considerable en el forzamiento por el viento en escala de días y semanas, lo que genera que los aportes de nutrientes hacia la zona eufótica ocurran en pulsos y que se presenten diferencias entre los eventos de surgencias (Hutchings et al. 1995; Wilkerson et al. 2006). Esto sugiere que aunque los vientos a lo largo de la península de Baja California son favorables para generar surgencias durante todo el año, existen diferencias que pueden mostrar diversas características en las propiedades del agua de mar. Por ejemplo, las condiciones pueden cambiar de un año a otro dependiendo de procesos interanuales como el fenómeno “El Niño”, durante el cual ocurren cambios como la reducción en la concentración de nutrientes y el retraso de los florecimientos fitoplanctónicos (Ibarra-Obando 2001).

II.5. Hipótesis

1. Cada pulso de agua de surgencias genera una secuencia de eventos biogeoquímicos en BSQ. Al inicio de las surgencias predomina el nitrógeno nuevo (nitratos) y al final domina el nitrógeno reciclado (amonio).
2. Las variaciones en la calidad del agua inducen cambios en las tasas de asimilación de C, N y P en los productores primarios (e.g. en el caso del fitoplancton se presentará una sucesión de especies fitoplanctónicas).
3. Los resultados del modelo confirmarán el papel de la surgencia como una fuerza física que conduce la dinámica de la producción primaria en una región cercana a la entrada de la laguna.

II.6. Objetivo General

Entender como los diversos factores físicos y biogeoquímicos controlan la concentración de nutrientes dentro de BSQ aplicando un modelo acoplado.

II.7 Objetivos particulares:

1. Adaptar el modelo ERSEM, originalmente desarrollado para aguas de plataforma costera, incluyendo los grupos funcionales potencialmente importantes en BSQ que actualmente no son considerados en este modelo genérico.

2. Aplicar el modelo ERSEM acoplado con el modelo físico 1-D (GOTM) en Bahía San Quintín.
3. Parametrizar el modelo ERSEM, tanto en la parte pelágica como en la bentónica.
4. Realizar análisis de sensibilidad aplicados a factores que tienen mayor influencia en la biomasa de los productores primarios.
5. Determinar los efectos de las surgencias costeras en BSQ considerando:
 - a) El efecto de la intrusión de agua oceánica sobre la concentración de nutrientes en la región cercana a la entrada de la laguna.
 - b) La dispersión de los nutrientes hacia el interior de la laguna y su redistribución entre los diferentes grupos funcionales.

Capítulo III. Descripción de ERSEM

III.1. Introducción

El modelo ERSEM (European Regional Seas Ecosystem Model; Baretta et al. 1995) fue desarrollado por científicos de varios institutos en Europa a través del programa MAST (Marine, Science and Technology Programme) de la Unión Europea. Las características y las primeras aplicaciones de ERSEM son descritas en un número especial de la revista *Journal of Sea Research* (Beukema y Baretta-Bekker 1995). ERSEM (Figura 2) fue concebido como un modelo ecológico genérico para el mar del Norte, el cual puede ser acoplado a diversos modelos hidrodinámicos, como POLCOMS (Proudman Oceanographic Laboratory Coastal Ocean Modelling System; Proctor y James 1996), POM (Princeton Ocean Model; Blumberg y Mellor 1980), y GOTM (General Ocean Turbulence Model; Burchard et al. 1999).

Aunque ERSEM se desarrolló en el contexto del ecosistema del Mar del Norte (Baretta et al. 1995; Allen et al. 2001), diversos estudios muestran que este modelo es igualmente aplicable a otros sistemas en regiones templadas como el Mar Mediterráneo (Allen et al. 2002; Siddorn y Allen 2003), el Mar Adriático (Allen et al. 1998; Vichi et al. 1998) y el Mar Árabe (Blackford y Burkill 2002). ERSEM también ha sido utilizado en sistemas someros costeros.

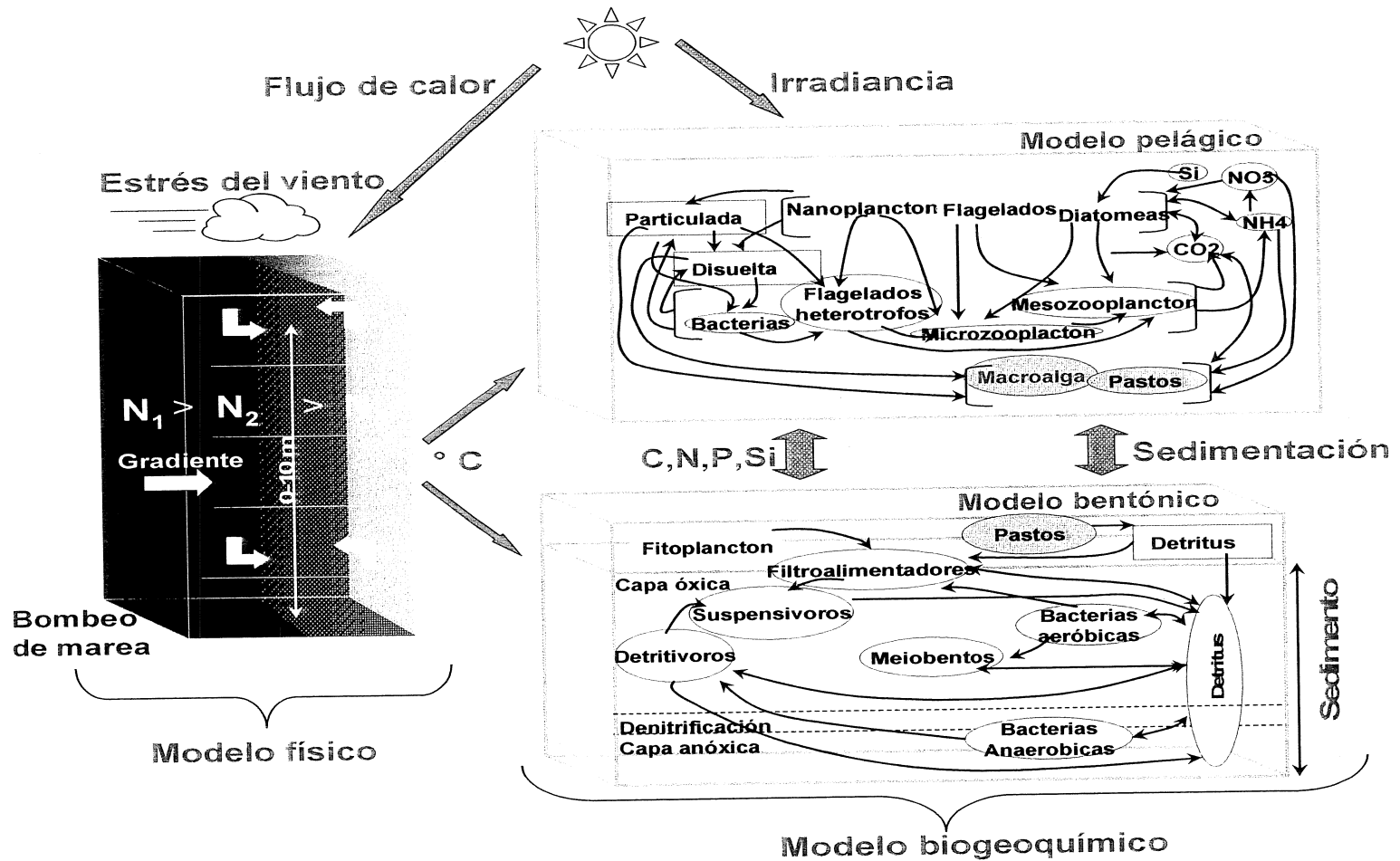


Figura 2. Diagrama conceptual del modelo acoplado ERSEM-GOTM. Se incluye el módulo de pastos caracterizado por *Z. marina* y el módulo de macroalgas caracterizado por *Ulva spp.*

Por ejemplo, Petihakis et al. (1999) aplicaron el modelo ERSEM y un modelo físico 1-D a una laguna costera somera (~ 1 m de profundidad) con diversos aportes de nutrientes. Allen (1997) adaptó ERSEM acoplado a un modelo físico 2-D para describir la dinámica de nutrientes en la pluma del estuario Humber (UK).

III.2. Nomenclatura

Desde el punto de vista de ERSEM, el ecosistema marino está basado en las principales funciones ecológicas e interacciones de productores, consumidores y descomponedores, que pueden ser caracterizadas por los flujos de sus elementos básicos (carbono, C, nitrógeno, N, fósforo, P, y sílice disuelto, Si, en el caso de las diatomeas). Cada componente en ERSEM puede ser expresado en funciones químicas (Figura 3). Las funciones químicas o elementos biogeoquímicos, incluyen componentes inorgánicos, orgánicos no vivos y orgánicos vivos, así como compuestos orgánicos particulados. Por ejemplo, el carbono contenido en el fitoplancton, la materia orgánica disuelta en términos de nitrógeno.

Otro concepto básico es el termino de grupo funcional, el cual es útil para distinguir las diferentes relaciones de los organismos en la trama alimenticia del sistema. Un grupo funcional es un componente vivo del ecosistema, también es conocido como organismo estándar (Figura 4). El organismo estándar está representado por su biomasa, la cual depende de los procesos

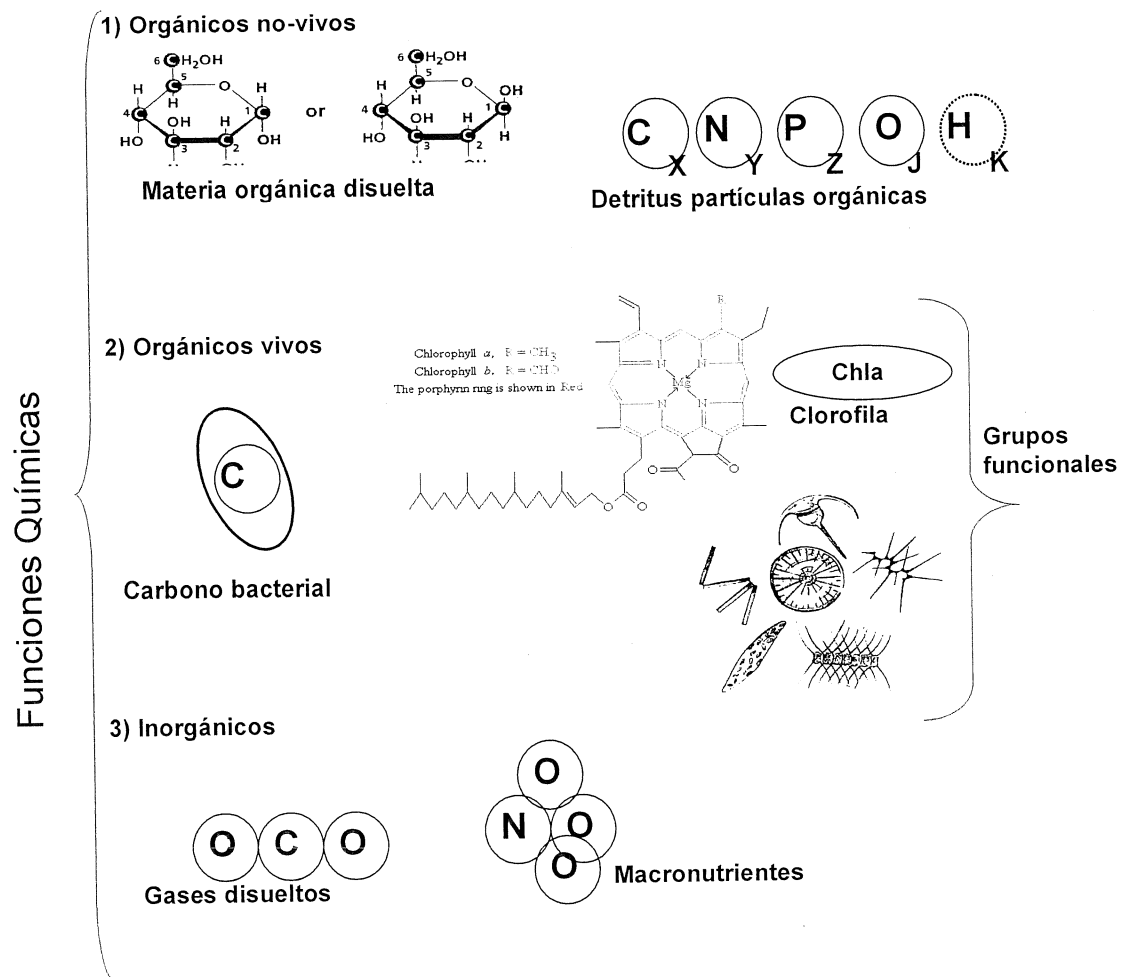


Figura 3. Esquema de varios tipos de funciones químicas de acuerdo a ERSEM. Tomado de Vichi et al. (2007).

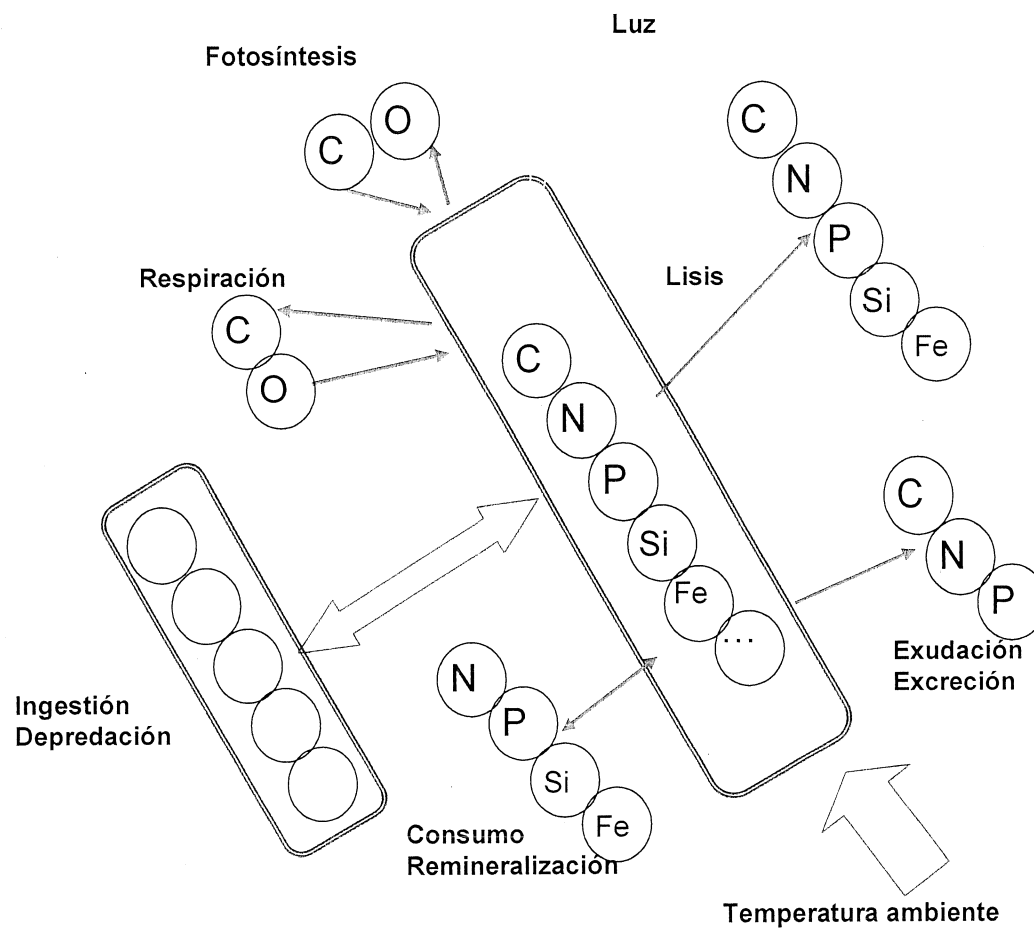


Figura 4. Esquema de un organismo estándar que representa el grupo funcional. Se muestran los procesos fisiológicos, así como los forzamientos físicos ambientales (Tomado de Vichi et al. 2007).

fisiológicos y ecológicos (Tabla 2, anexo) que están involucrados en el organismo, tales como la fotosíntesis, la excreción, el pastoreo, etc.

Las funciones químicas (i.e. el contenido interno de C, N, P, Si del grupo funcional) y las funciones ecológicas de los grupos funcionales están relacionados estequiométricamente a través de una razón o constante que varía entre un valor máximo y mínimo. Por ejemplo, el fitoplancton se supone que tiene una razón estequiométrica de acuerdo a Redfield que puede cambiar con el tiempo.

En su versión original ERSEM está constituido por 2 sub-modelos: pelágico y bentónico (Figuras 5a y 5b). En el sub-modelo pelágico la trama alimenticia está descrita por el fitoplancton (diatomeas, dinoflagelados y nanoplancton), el zooplancton que incluye al microzooplancton y mesozoplancton, y el "microbial loop" que incluye a los flagelados heterótrofos. En la Tabla 1 (anexo) se enlistan las variables de estado de los sub-modelos pelágico y bentónico.

El acoplamiento pelágico-bentónico ocurre a través de la depositación de las partículas desde la columna de agua que entra al reservorio de la materia orgánica en el bentos. La sedimentación es un proceso físico que está parcialmente controlado por la dinámica biológica, como el caso del hundimiento de las diatomeas. El submodelo bentónico incluye los flujos difusivos de nutrientes hacia y desde el sedimento después de la diagénesis, la biología bentónica y la bioturbación y bioirrigación (Ruudij & Van Raaphorst 1995).

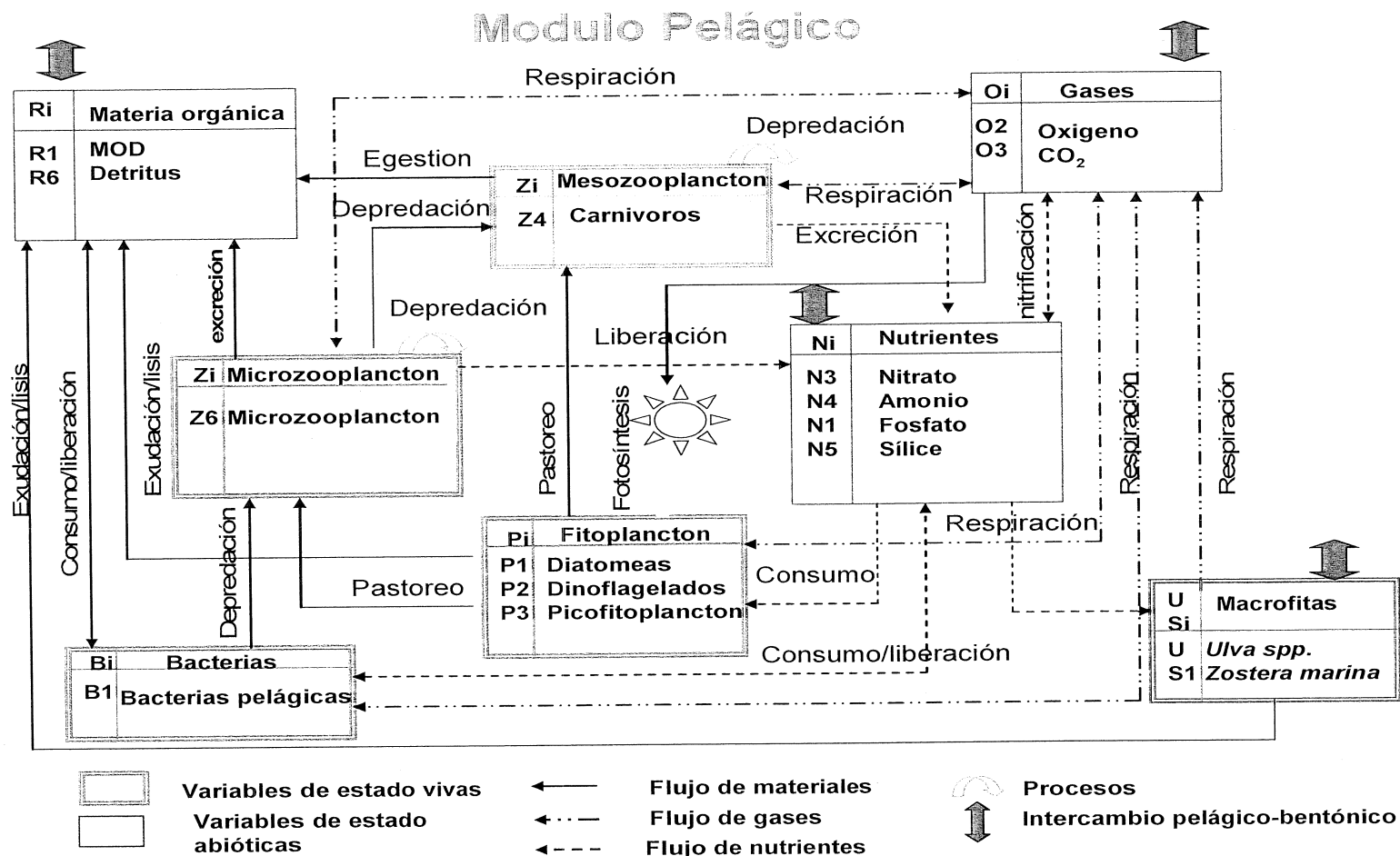


Figura 5a. Esquema de las variables de estado e interacciones del sub-modelo pelágico. Se incluye el módulo de *Z. marina* y *Ulva spp.*

Modulo Bentónico

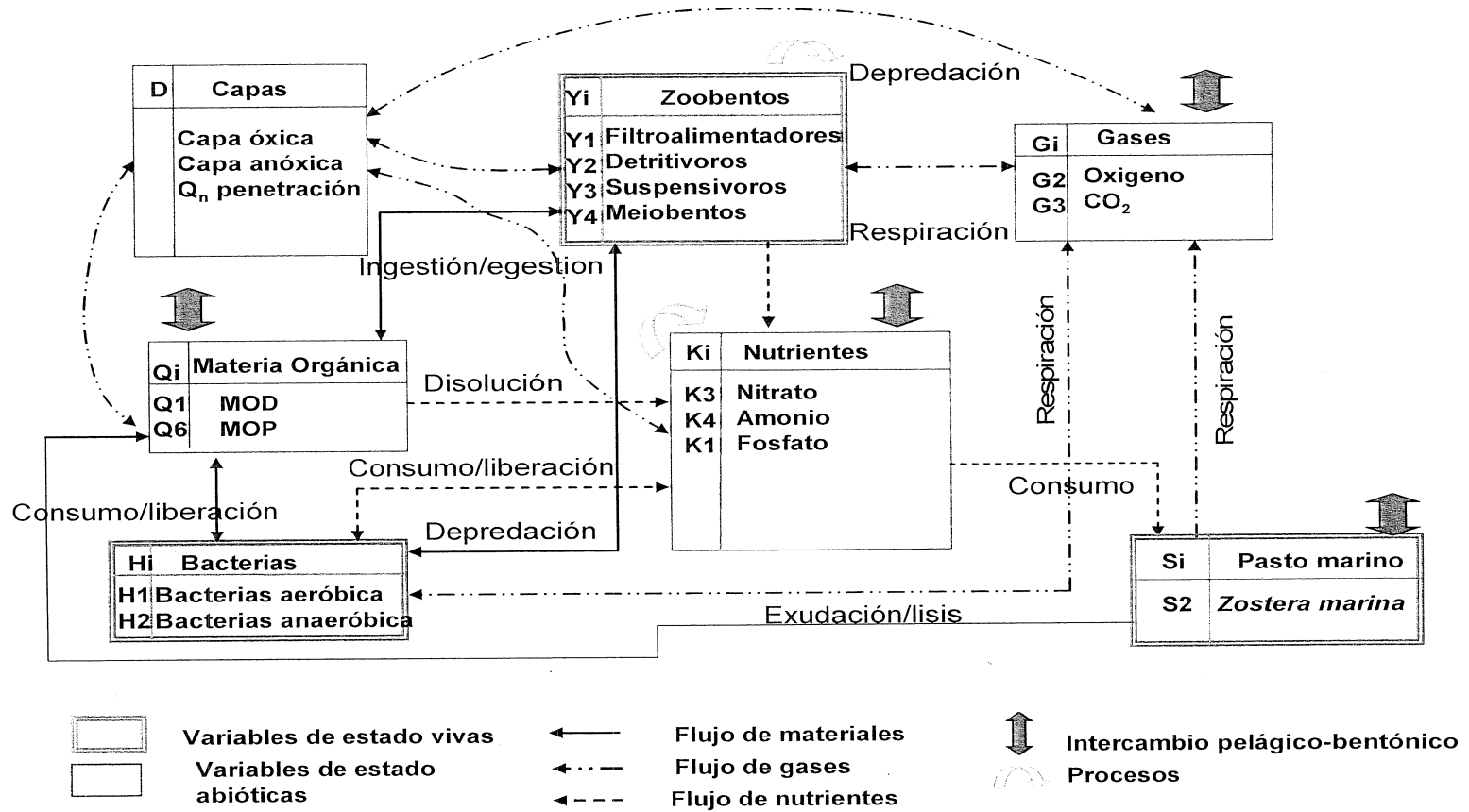


Figura 5b. Esquema de las variables de estado e interacciones del sub-modelo bentónico. Se incluye el módulo de *Z. marina*

III.3. Grupos funcionales y variables de estado del sub-modelo pelágico

En el presente trabajo se incluye una breve descripción de cada uno de los grupos funcionales que integran el modelo ERSEM, así como los parámetros que se utilizaron en la parametrización de los grupos para la adaptación en BSQ.

La ecuación básica o general de una variable de estado C en un modelo tipo ecosistema está dada por:

$$\frac{dC_i}{dt} = \left. \frac{dC}{dt} \right|_{\text{Fis}} + \left. \frac{dC}{dt} \right|_{\text{bio}} \quad (1)$$

donde el primer término de la derecha denota los cambios debidos a los procesos de transporte y el segundo incluye los términos de adición y consumo relacionados con las transformaciones biogeoquímicas. La parte biológica está descrita en términos de ecuaciones diferenciales ordinarias por cada proceso biogeoquímico (Tabla 2, anexo). Por ejemplo, para el fitoplancton (Pi), está representada como sigue:

$$\frac{dP_i}{dt} = \text{Consumo} - \text{Exudación} - \text{Lisis} - \text{Respiración} - \text{Pastoreo} \quad (2)$$

Esta ecuación denota una tasa de cambio, por lo tanto, cada variable será escrita de acuerdo a la forma siguiente:

$$\left. \frac{dC}{dt} \right|_{\text{bio}} = \sum_{j=1} \sum_{n,j=1,m} \left. \frac{dC}{dt} \right|_{V_i}^{\text{ej}} \quad (3)$$

donde, los términos de la derecha representan los procesos para cada función biológica (Ver anexo). e_j y V_i , indican las abreviaciones de cada proceso y la variable de estado relacionada en el proceso, respectivamente.

III.3.1. Fitoplancton

Aunque se han realizado estudios de simulación de la dinámica fitoplanctónica en ecosistemas marinos costeros (Petihakis et al. 1999; Brawley et al. 2003), son pocos los trabajos que simulan dicha dinámica en sistemas influenciados por surgencias costeras (Olivieri y Chavez 2000). Olivieri y Chavez (2000) confirmaron el papel de la surgencia como una fuerza física que conduce la dinámica de la producción primaria a lo largo de un ciclo anual en la Bahía de Monterey, California. En dicho estudio, realizado con muestreos dos veces por semana, la biomasa del fitoplancton aumentó de $\sim 180 \text{ mg C m}^{-3}$ durante la época de no surgencias hasta $\sim 650 \text{ mg C m}^{-3}$ durante la época de surgencias. Además, se observaron tasas de incorporación de nitrógeno por el fitoplancton de $\sim 6 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en la época de no surgencias y $\sim 30 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en la época de surgencias.

En el caso de BSQ se conoce poco acerca de los patrones, la sucesión y la composición específica del fitoplancton, y los factores que promueven su variabilidad durante eventos de surgencia. Sin embargo, hay evidencia de que la alternancia de surgencias, así como el ciclo de mareas juegan un papel importante en la variabilidad temporal de aspectos ecológicos en la bahía. Lara-Lara et al. (1980) y Farfán y Álvarez-Borrego (1983) reportaron

variaciones en la biomasa del fitoplancton en la boca durante la surgencia de 18 a 1600 mg C m⁻³, y tasas de productividad primaria de 8 hasta 76 mmol C m⁻² d⁻¹. Esto equivaldría a variaciones en las tasas de incorporación de nitrógeno de entre 1.2 y 12 mmol N m⁻² d⁻¹ y de fósforo de entre 0.08 y 0.7 mmol P m⁻² d⁻¹, suponiendo una estequiometría de Redfield. Las tasas de fijación de carbono cerca de la boca fueron mayores por un factor de 3 en relación con las registradas para los brazos internos de la laguna.

En el modelo ERSEM el grupo funcional del fitoplancton está representado por tres sub-grupos funcionales: diatomeas, dinoflagelados y nanoplancton (Tabla 3, anexo). Las diatomeas tienen un tamaño de 20 a 200 µm. Su crecimiento está limitado por el sílice disuelto. Los flagelados (2 - 20 µm) son principalmente depredados por el microzooplancton. El nanoplancton tiene un tamaño nominal de 0.2 a 2 µm.

Las ecuaciones que describen la tasa de cambio de la biomasa del fitoplancton con respecto al tiempo, en términos de carbono y nitrógeno son:

$$\left. \frac{dP_c}{dt} \right|_{\text{bio}} = \left. \frac{dP_c}{dt} \right|_{O^{(3)}}^{\text{gpp}} - \left. \frac{dP_c}{dt} \right|_{R_c^{(1)}}^{\text{exu}} - \left. \frac{dP_c}{dt} \right|_{O^{(3)}}^{\text{rsp}} - \sum_{j=1,4} \left. \frac{dP_c}{dt} \right|_{R_c^{(j)}}^{\text{lys}} - \sum_{j=4,5} \left. \frac{dP_c}{dt} \right|_{Z_c^{(j)}}^{\text{prd}} \quad (4)$$

$$\left. \frac{dP_n}{dt} \right|_{\text{bio}} = \sum_{i=3,4} \left. \frac{dP_n}{dt} \right|_{N^{(i)}}^{\text{upt}} - \sum_{j=1,4} \left. \frac{dP_n}{dt} \right|_{R_n^{(j)}}^{\text{lys}} - \frac{P_n}{P_c} \sum_{j=4,5} \left. \frac{dP_c}{dt} \right|_{Z_c^{(j)}}^{\text{prd}} \quad (5)$$

donde, *gpp* es la productividad primaria bruta, *rsp* es la respiración, *exu* es la exudación, *lys* es la lisis celular, *upt* es el consumo de nutrientes, y *prd* es la depredación. Cada grupo fitoplanctónico está descrito por los diferentes

constituyentes (C, N, P y Si). La mayoría de los términos de las ecs. 4 y 5 se pueden consultar en ERSEM II (Baretta-Bekker et al. 1997).

Para describir la dinámica del carbono y nutrientes de este grupo funcional, se incluye a la productividad primaria bruta (ec.6), que es la razón de cambio del carbono fitoplanctónico (P_c) debido a la fotosíntesis y que está relacionada con el consumo de bióxido de carbono.

$$\left. \frac{dP_c}{dt} \right|_{O^{(3)}}^{gpp} = f_p^T f_p^E f_p^S r_p^O P_c \quad (6)$$

donde, r_p^O es la tasa máxima de fotosíntesis, y las diferentes funciones denotadas por f se relacionan a los factores de temperatura, luz y sílice disuelto, respectivamente.

III.3.2. Zooplancton

En diversos estudios de modelos aplicados en la parte pelágica de sistemas costeros se incluye al grupo funcional del zooplancton como uno de los principales factores de pérdida y mortalidad del fitoplancton a través del pastoreo (Olivieri y Chavez 2000; Allen 1997; Petihakis et al. 1999). El zooplancton puede consumir partículas vivas y no vivas (detritus), llegando a remover gran cantidad del fitoplancton, así como de bacterias y protozoarios. Se ha reportado una gran variedad de tasas de pastoreo para diferentes localidades, es decir, la cantidad de producción primaria que el zooplancton es capaz de consumir es muy variable, por ejemplo el 44% en las costas de California (Cox et al. 1983). Olivieri y Chavez (2000) mencionan que el

zooplancton es una fuente primaria de amonio, ya que si una presa es ingerida por el zooplancton aproximadamente el 70% es asimilada y la otra parte es excretada como amonio. Además estiman la biomasa aproximadamente de 1 mmol N m^{-3} en el invierno, y de 2 mmol N m^{-3} en periodo de surgencias y una tasa de consumo de la biomasa fitoplanctónica de $6 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ o $37 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Allen et al. (2002) utilizan un modelo para simular la producción primaria y bacteriana en el Mar Mediterráneo, así como la productividad zooplanctónica, y estiman valores de ~ 50 a $300 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, los cuales son más altos que los reportados en otros sitios de estudio, mencionando que tal vez el modelo sobrestima la productividad zooplanctónica.

Farber-Lorda (2000) realizó un estudio en BSQ y menciona que existen variaciones estacionales importantes en la biomasa del zooplancton, siendo las biomásas más altas en primavera. Los cambios en la biomasa también están relacionados con los flujos de mareas en la boca de la bahía y, a su vez, con la concentración en material en suspensión. Farfán y Álvarez-Borrego (1982) miden biomásas promedio de 6 y 42 mg C m^{-2} en invierno y verano, respectivamente.

El grupo funcional del zooplancton en ERSEM (Tabla 4, anexo) incluye al grupo funcional del mesozooplancton, con un tamaño de entre $200 \mu\text{m}$ y de 3 a 4 cm cuando es adulto y al microzooplancton con un tamaño de 20 a $200 \mu\text{m}$. Estos organismos pastorean principalmente al picoplancton y bacterias. Los procesos que afectan el crecimiento son la ingestión, la

egestión/excreción, la mortalidad, la respiración y la depredación. Al igual que el grupo funcional del fitoplancton, su biomasa está descrita en términos del carbono y nitrógeno. La ecuación que explica la tasa de cambio de la biomasa del zooplancton en términos de carbono es:

$$\left. \frac{dZ_c}{dt} \right|_{\text{bio}} = \sum_{x=p,z} \left. \frac{dZ_c}{dt} \right|_{x_c}^{\text{prd}} - \sum_{j=1,4} \left. \frac{dZ_c}{dt} \right|_{R_c^{(j)}}^{\text{rel}} - \left. \frac{dZ_c}{dt} \right|_{O^{(3)}}^{\text{rsp}} - \sum_{j=4,5} \left. \frac{dZ_c}{dt} \right|_{Z_c^{(j)}}^{\text{prd}} \quad (7)$$

III.3.3. Bacterioplancton

Generalmente los microheterótrofos son incluidos en los modelos de la dinámica planctónica y de nutrientes en ecosistemas costeros (Olivieri y Chavez 2000; Allen et al. 2002). En ERSEM el crecimiento bacteriano es controlado por la disponibilidad del COD (carbono orgánico disuelto), por la disponibilidad de los nutrientes inorgánicos y por el pastoreo por protozoarios (Allen et al. 2002). Allen et al. (2002) aplicaron el modelo ERSEM para reproducir las magnitudes y las tendencias de la producción bacteriana en el mar Mediterráneo. Aunque las tasas de producción fueron sensitivas a las condiciones iniciales de la modelación, los resultados del modelo fueron similares a las observaciones de campo. Por otro lado Olivieri y Chavez (2000) realizaron la simulación de la biomasa bacteriana y el consumo del nitrógeno en la bahía de Monterey, región caracterizada por la presencia de surgencias. Estos autores mencionan que la biomasa varía muy poco durante un año, aunque las biomásas fueron más altas durante los meses de invierno con valores de $\sim 0.8 \text{ mmol N m}^{-3}$, y más bajas al final del periodo de

surgencias, con valores de $\sim 0.2 \text{ mmol N m}^{-3}$. La tasa de consumo del nitrógeno orgánico disuelto fue de $0.5 \text{ mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en el periodo de surgencias y $0.2 \text{ mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, así como de amonio de 0.03 y $0.10 \text{ mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ respectivamente.

En la costa noroeste de Baja California son pocos los estudios que han evaluado los mecanismos que controlan a la actividad microheterotrófica. Con datos de un estudio en BSQ fue posible observar cambios temporales y espaciales de la producción bacteriana (Aveytua-Alcázar 2002). Aparentemente los valores promedio más bajos de $70 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ se registran en septiembre y los más altos de $300 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en marzo. Espacialmente, la producción bacteriana máxima ocurre cerca de la boca y la más baja en Bahía Falsa.

Las ecuaciones del bacterioplancton en ERSEM (Tabla 5, anexo) están escritas de manera similar a los grupos funcionales del fitoplancton y zooplancton. Este grupo incluye tres ecuaciones dinámicas en términos de C, N y P. Las bacterias son organismos heterótrofos y dependen de la disponibilidad de sustrato orgánico.

La ecuación 8 representa la tasa de cambio de la biomasa bacteriana en términos de carbono. Los procesos fisiológicos bacterianos incluyen, el consumo de sustrato orgánico (upt), la respiración y la depredación.

$$\left. \frac{dB_c}{dt} \right|_{bio} = \sum_{j=1,4} \left. \frac{dB_c}{dt} \right|_{R_c^{(j)}}^{upt} - \left. \frac{dB_c}{dt} \right|_{O^{(3)}}^{rsp} - \sum_{j=4,5} \left. \frac{dB_c}{dt} \right|_{Z_c^{(j)}}^{prd} \quad (8)$$

III.3.4. Nutrientes inorgánicos disueltos

Los ciclos pelágicos de los nutrientes inorgánicos disueltos son un componente esencial en cualquier modelo de ecosistema. En ERSEM se incluye el nitrógeno (nitrato, N3 y amonio, N4), el fósforo (N1) y el sílice disuelto (N5). Las ecuaciones de todos los nutrientes disueltos son derivadas de los procesos de producción y consumo. A continuación se describen las ecuaciones:

$$\left. \frac{dN^1}{dt} \right|_{\text{bio}} = - \sum_{j=1}^3 \left. \frac{dP_p^j}{dt} \right|_{N^{(1)}}^{\text{upt}} + f_B^P \left. \frac{dB_p}{dt} \right|_{N^{(1)}}^{\text{upt,rel}} + \sum_{j=4,5} \left. \frac{dZ_p}{dt} \right|_{N^{(1)}}^{\text{rel}} \quad (9)$$

$$\left. \frac{dN^3}{dt} \right|_{\text{bio}} = - \sum_{j=1}^3 \left. \frac{dP_n^j}{dt} \right|_{N^{(3)}}^{\text{upt}} + \left. \frac{dN^3}{dt} \right|_{N^{(4)}}^{\text{nit}} - \left. \frac{dN^3}{dt} \right|_{\text{sinj}}^{\text{denit}} \quad (10)$$

$$\left. \frac{dN^4}{dt} \right|_{\text{bio}} = - \sum_{j=1}^3 \left. \frac{dP_n^j}{dt} \right|_{N^{(4)}}^{\text{upt}} + f_B^P \left. \frac{dB_n}{dt} \right|_{N^{(4)}}^{\text{upt,rel}} + \sum_{j=4,5} \left. \frac{dZ_n}{dt} \right|_{N^{(4)}}^{\text{rel}} - \left. \frac{dN^4}{dt} \right|_{N^{(3)}}^{\text{nit}} \quad (11)$$

$$\left. \frac{dN^5}{dt} \right|_{\text{bio}} = - \left. \frac{dP_s}{dt} \right|_{N^{(5)}}^{\text{upt}} + \left. \frac{dR_s^6}{dt} \right|_{N^{(5)}}^{\text{diss}} \quad (12)$$

donde, se incluyen los procesos de nitrificación (nit), desnitrificación (denit) y la disolución (diss).

III.3.5. Materia orgánica particulada y disuelta

Las ecuaciones de la materia orgánica disuelta (MOD, R1) están ligadas a los tres constituyentes básicos biogeoquímicos (C, N y P) (ec. 13),

en donde la MOD es producida por el fitoplancton, microzooplancton y utilizada como sustrato orgánico por bacterias. La materia orgánica refractaria no es considerada en este modelo. En el presente trabajo el material particulado (R6) se describe en términos de carbono (ec. 16). El carbono, nitrógeno y fósforo del detritus particulado, son producidos por todos los organismos de la comunidad planctónica, excepto por bacterias. El ciclo pelágico del sílice disuelto está restringido a la liberación de frústulas de diatomeas a través de la mortalidad y al proceso de redisolución.

$$\left. \frac{dR_C^1}{dt} \right|_{\text{bio}} = \sum_{j=1}^3 \left. \frac{dP_C^j}{dt} \right|_{R_C^{(1)}}^{\text{exu}} - \left. \frac{dB_C}{dt} \right|_{R_C^{(1)}}^{\text{upt}} + \sum_{j=4,5} \left. \frac{dZ_C}{dt} \right|_{R_C^{(1)}}^{\text{rel}} + \sum_{j=1} \left. \frac{dP_C^j}{dt} \right|_{R_C^{(1)}}^{\text{lys}} \quad (13)$$

$$\left. \frac{dR_C^6}{dt} \right|_{\text{bio}} = \sum_{j=1}^3 \left. \frac{dP_C^j}{dt} \right|_{R_C^{(6)}}^{\text{lys}} - \left. \frac{dB_C}{dt} \right|_{R_C^{(1)}}^{\text{upt}} + \sum_{j=4,5} \left. \frac{dZ_C}{dt} \right|_{R_C^{(6)}}^{\text{rel}} \quad (14)$$

III.3.6. Oxígeno y bióxido de carbono

La producción neta pelágica de oxígeno es derivada de la suma de la producción primaria bruta y las tasas de respiración de la comunidad del fitoplancton, zooplancton y bacterias de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$\begin{aligned} \left. \frac{dO^2}{dt} \right|_{\text{bio}} = & \Omega_C^O \sum_{j=1}^3 \left(\left. \frac{dP_C^j}{dt} \right|_{O^{(3)}}^{\text{gpp}} - \left. \frac{dP_C^j}{dt} \right|_{O^{(3)}}^{\text{rsp}} \right) + \Omega_C^O \sum_{j=1} \left(\left. \frac{dS_C}{dt} \right|_{O^{(3)}}^{\text{gpp}} - \left. \frac{dS_C}{dt} \right|_{O^{(3)}}^{\text{rsp}} \right) + \Omega_C^O \sum_{j=1} \left(\left. \frac{dU_C}{dt} \right|_{O^{(3)}}^{\text{gpp}} - \left. \frac{dU_C}{dt} \right|_{O^{(3)}}^{\text{rsp}} \right) \\ & - \Omega_C^O f_B^O \left. \frac{dB_C}{dt} \right|_{O^{(3)}}^{\text{rsp}} - \Omega_C^O \sum_{j=4}^6 \left. \frac{dZ_C^j}{dt} \right|_{O^{(3)}}^{\text{rsp}} - \Omega_N^O \left. \frac{dN^4}{dt} \right|_{N^{(3)}}^{\text{nit}} \end{aligned} \quad (15)$$

donde Ω°_c y Ω°_n es un factor de conversión estequiométrico del carbono y de la nitrificación, respectivamente.

III.4. Grupos funcionales y variables de estado del sub-modelo bentónico

Los sub-modelos pelágico y bentónico están conectados a través de la interfase agua-sedimento, la cual es localizada a una profundidad $z = -H$ en el sistema pelágico (Figura 6). El sistema de coordenadas del sistema bentónico es contrario al sistema pelágico, inicia desde $z = 0$ en la interfase hasta una profundidad total de 0.3 m. Los principales procesos considerados en el sub-modelo bentónico son:

- a) depositación de la materia orgánica particulada proveniente del sistema pelágico;
- b) ciclo del carbono y nutrientes a través de la trama alimenticia bentónica;
- c) mineralización óxica y anóxica en forma de nutrientes disueltos del agua intersticial y su intercambio con los nutrientes de la columna de agua.

Los sedimentos se han dividido en tres capas dinámicas de acuerdo a la diagénesis de la materia orgánica. Los organismos bentónicos están presentes en la superficie del sedimento a pocos centímetros de capa anóxica está separada por el horizonte (variable de estado D2) del ácido sulfhídrico. El nitrato y el sulfato son considerados como los principales aceptores electrónicos usados en las funciones de la dinámica bacteriana en la descomposición de la materia orgánica. Por debajo de la profundidad del horizonte del ácido sulfhídrico, ocurre la reducción del sulfato.

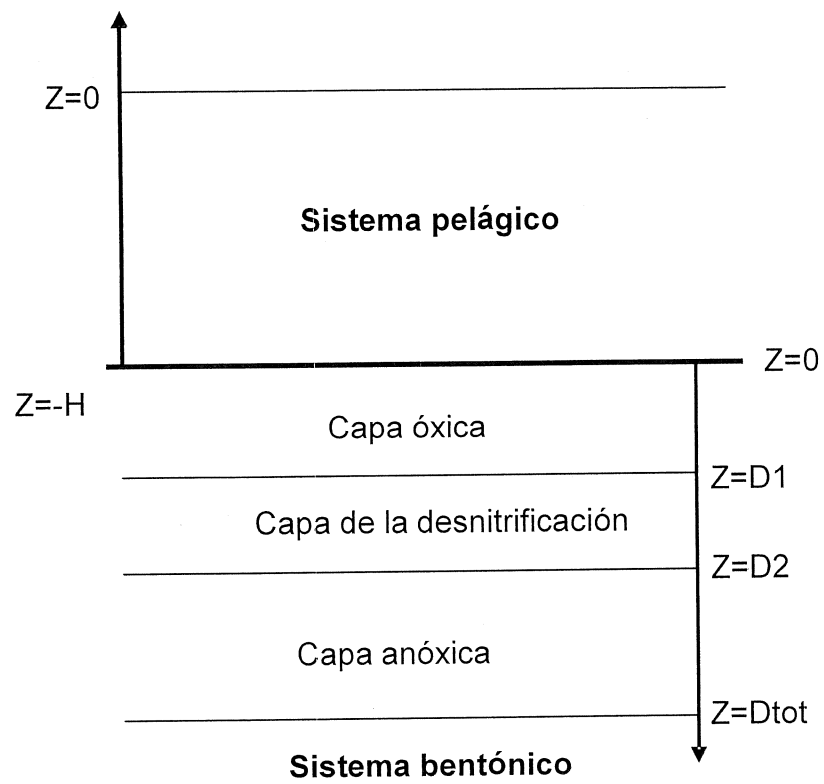


Figura 6. Capas en el sedimento en las que se divide el sub-modelo bentónico en ERSEM.

profundidad, dependiendo de las condiciones óxicas. La capa óxica, representada por la variable de estado D1, incluye los procesos de mineralización aeróbica y de nitrificación. La desnitrificación que ocurre en la

El principal aporte al sistema bentónico es la sedimentación de las partículas que provienen de la columna de agua y entran al reservorio de la materia orgánica en los sedimentos (Q6 y Q1). La sedimentación es un proceso físico que es parcialmente influenciado por la dinámica biológica, como es el caso del hundimiento de las diatomeas. El flujo del sistema bentónico es simplificado, se supone que la velocidad (o tasa de enterramiento) es una constante que es multiplicada por las concentraciones de las variables de la materia orgánica, a partir de una tasa inicial dada en la columna de agua.

La estructura de la trama alimenticia está compuesta por fitroalimentadores, detritívoros, suspensívoros y meiobentos, también se incluye a los descomponedores (Tabla 1, anexo). Los productores primarios bentónicos no son considerados en el modelo original. Las divisiones que se incluyen en el bentos son importantes, ya que definen la distribución y actividad de los organismos. Por ejemplo, los fitroalimentadores pasan la mayor parte de su vida sobre la superficie, mientras que los demás grupos de organismos bentónicos se distribuyen entre un rango de profundidad, ya que estos organismos pueden estar bajo condiciones anóxicas por periodos cortos de tiempo. La parametrización de los procesos anaeróbicos en el sedimento puede consultarse en Ruardij & Van Raaphorst (1995).

III.4.1. Zoobentos

Las ecuaciones que describen el cambio de la biomasa de los organismos bentónicos de acuerdo a ERSEM (Tabla 6, anexo) en términos de C, N y P incluyen al detritus de los sedimentos y el proveniente de la columna de agua:

$$\left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{\text{bio}} = \sum_X \left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{X_C}^{\text{upt}} - \left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{G^{(3)}}^{\text{rsp}} - \left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{Q^{(6)}}^{\text{out}} - \sum_j \left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{Y_C^{(j)}}^{\text{prd}} - \left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{Q^{(6)}}^{\text{lim}} \quad (16)$$

$$\left. \frac{dY_N}{dt} \right|_{\text{bio}} = \sum_X \left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{X_C}^{\text{upt}} - \left. \frac{dY_N}{dt} \right|_{Q^{(6)}}^{\text{out}} - \frac{Y_N}{Y_C} \sum_j \left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{Y_C^{(j)}}^{\text{prd}} - \left. \frac{dY_N}{dt} \right|_{K^{(4)}}^{\text{lim}} \quad (17)$$

$$\left. \frac{dY_P}{dt} \right|_{\text{bio}} = \sum_X \frac{X_P}{X_C} \left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{X_C}^{\text{upt}} - \left. \frac{dY_P}{dt} \right|_{Q^{(6)}}^{\text{out}} - \frac{Y_P}{Y_C} \sum_j \left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{Y_C^{(j)}}^{\text{prd}} - \left. \frac{dY_P}{dt} \right|_{K^{(1)}}^{\text{lim}} \quad (18)$$

Los procesos que afectan a los organismos bentónicos son el consumo, respiración, liberación (producción de heces y mortalidad) y depredación. El superíndice lim está relacionado con la excreción de los componentes que están en exceso. El cálculo de la tasa de consumo incluye la razón de crecimiento, que es modificada por factores ambientales y la disponibilidad de alimento (respuesta al alimento h_Y^F). Las siguientes ecuaciones describen los diferentes procesos de fuente y hundimiento que describen el cambio de la biomasa (ecuaciones. 19, 20 y 21):

$$\left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{X_C}^{\text{upt}} = r_0 f_Y^T f_Y^O \frac{f_{YX}^{\text{dns}} \phi_{YX} X_C}{F_Y + h_Y^F} Y_C \quad (19)$$

$$\left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{G3}^{\text{rsp}} = b_Y f_Y^T Y_C + Y_Y \sum_X (1 - \alpha_{YX}) \left. \frac{dY_C}{dt} \right|_X^{\text{upt}} \quad (20)$$

$$\left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{Q6}^{out} = \sum_X \alpha_{YX} \left. \frac{dY_C}{dt} \right|_{X_C}^{upt} + d_{0Y} f_Y^T Y_C \quad (21)$$

donde, α es un coeficiente de afinidad relacionado con el alimento. La disponibilidad total del alimento es la suma de todas las fuentes disponibles (X) y se describe como sigue:

$$F_Y = \sum_X f_{YX}^{dns} \varphi_{YX} X_C \quad (22)$$

en donde el factor de regulación de la densidad está descrito con la forma de la ecuación de Michaelis-Menten:

$$f_{YX}^{dns} = \frac{\varphi_{YX} X_C}{\varphi_{YX} X_C + \mu_Y} \quad (23)$$

III.4.2. Bacterias

Dos grupos de descomponedores (Tabla 7, anexo) son considerados, (a) las bacterias aeróbicas (grupo funcional H1), las cuales necesitan oxígeno para realizar sus funciones dinámicas y (b) las bacterias anaeróbicas (grupo funcional H2), que pueden tomar tanto nitrato como sulfato.

A continuación se describen las ecuaciones en forma detallada de la dinámica de las bacterias en términos de carbono, nitrógeno y fósforo:

$$\left. \frac{dH_C}{dt} \right|_{bio} = \left. \frac{dH_C}{dt} \right|_{Q^{(1)Q^{(6)}}}^{upt} - \left. \frac{dH_C}{dt} \right|_{G^{(3)}}^{rsp} - \left. \frac{dH_C}{dt} \right|_{Q^{(1)}}^{out} - \sum_j \left. \frac{dH_C}{dt} \right|_{Y_C}^{prd} - \left. \frac{dH_C}{dt} \right|_{Q^{(1)}}^{lim} \quad (24)$$

$$\left. \frac{dH_n}{dt} \right|_{bio} = \left. \frac{dH_n}{dt} \right|_{Q^{(1)Q^{(6)}}}^{upt} + \left. \frac{dH_n}{dt} \right|_{K^{(4)}}^{rsp} - \left. \frac{dH_n}{dt} \right|_{Q^{(1)}}^{out} - \frac{H_n}{H_C} \sum_j \left. \frac{dH_C}{dt} \right|_{Y_C}^{prd} - \left. \frac{dH_n}{dt} \right|_{K^{(4)}}^{lim} \quad (25)$$

$$\left. \frac{dH_P}{dt} \right|_{\text{bio}} = \left. \frac{dH_P}{dt} \right|_{Q^{(1)}Q^{(6)}}^{\text{upt}} - \left. \frac{dH_P}{dt} \right|_{K^{(1)}}^{\text{rsp}} - \left. \frac{dH_P}{dt} \right|_{Q^{(1)}}^{\text{out}} - \frac{H_P}{H_C} \sum_j \left. \frac{dH_C}{dt} \right|_{Y_C}^{\text{prd}} - \left. \frac{dH_P}{dt} \right|_{K^{(1)}}^{\text{lim}} \quad (26)$$

III.4.3. Nutrientes inorgánicos disueltos

En esta parte se describen las principales ecuaciones de los nutrientes inorgánicos disueltos (Tabla 8, anexo) y las relaciones con otros componentes del sistema pelágico y del bentónico. La forma de la ecuación general de los nutrientes disueltos (C) está dada por:

$$(p+1) \frac{dC}{dt} = D \frac{d^2C}{dz^2} - kC + M \quad (27)$$

donde, el proceso de difusión vertical está representado por el primer término de la derecha, k es una constante de la razón de remineralización (M). La variable p es el coeficiente de adsorción, que en el caso del fósforo es dependiente de la porosidad de los sedimentos encontrados en el área.

Se supone que los términos de aporte y consumo son verticalmente uniformes en la capa óxica, mientras que el detritus en las capas anóxicas disminuye exponencialmente. Los flujos de remineralización en condiciones óxicas son medidos en unidades de oxígeno que se consumen durante el proceso de respiración. En el caso de los procesos anóxicos, se utiliza un factor de conversión estequiométrico entre el oxígeno y al ácido sulfhídrico,

La remineralización aeróbica es derivada de la dinámica del carbono de los organismos bentónicos y las bacterias aeróbicas de acuerdo a la siguiente relación:

$$M = \frac{1}{\phi D_1} \left(\Omega_C^0 \sum_j \frac{dY_c^j}{dt} \Big|_{G^{(3)}}^{rsp} + \Omega_C^0 \frac{dH_C^1}{dt} \Big|_{G^{(3)}}^{rsp} \right) \quad (28)$$

Las unidades son convertidas a flujos de agua intersticial por el promedio de la porosidad del sedimento (ϕ) y el ancho de la capa óxica, porque este proceso se supone que es homogéneamente distribuido en la primera capa.

La remineralización en la capa anóxica considera la respiración anaeróbica bacteriana y la distribución vertical del carbono orgánico en los sedimentos:

$$M = \frac{\Omega_C^0}{\phi \int_{D_1}^{D_{tot}} e^{-\alpha c(z-D_1)} dz} \frac{dH_C^2}{dt} \Big|_{G^{(3)}}^{rsp} \quad (29)$$

Los procesos que afectan la dinámica del amonio (k_4) son dependientes de las condiciones redox. La ecuación que describe el flujo del amonio en el sedimento es:

$$\frac{dK_4}{dt} = \frac{dK_4}{dt} \Big|_{N^{(4)}}^{diff} + \frac{dK_4}{dt} \Big|_{K^{(1)}}^{diff} + \frac{dKn}{dt} \Big|_{D_1}^{shift} + \frac{dK_4}{dt} \Big|_{K^{(3)}}^{nit} + \sum_j \frac{dY_n^j}{dt} \Big|_{K^{(4)}}^{lim} + \frac{dH_n^1}{dt} \Big|_{K^{(4)}}^{lim} - \frac{dH_n^1}{dt} \Big|_{K^{(4)}}^{upt} \quad (30)$$

El total del amonio en cada capa es determinado por el cambio debido a la penetración de oxígeno. Es decir, en la capa óxica se incluyen los flujos difusivos desde la columna de agua de la nitrificación y amonificación, mientras que en las capas anóxicas se considera la remineralización y la difusión vertical entre capas.

La dinámica del nitrato (K3) tiene un número reducido de interacciones con respecto a otros componentes bentónicos, ya que está relacionada con los procesos de desnitrificación y nitrificación. Entonces, el nitrato es modelado de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$\frac{dK3}{dt} = \frac{dK3}{dt}\bigg|_{N^{(3)}}^{diff} + \frac{dK3}{dt}\bigg|_{source}^{diff} + \frac{dK3}{dt}\bigg|_{K^{(4)}}^{nit} - \frac{dK3}{dt}\bigg|_{sink}^{denit} \quad (31)$$

La dinámica del fósforo (K1) está definida por cada capa de sedimento debido a cambios en el coeficiente de adsorción. La adsorción depende del área superficial de las partículas. En capas oxigenadas, el fósforo se encuentra como Fe(III). La reducción de Fe(III) a Fe(II) en el sedimento anóxico da como resultado la movilización del fósforo adsorbido y entonces la proporción entre la fase disuelta y la fase absorbente es ~ 2:1. La ecuación general que define el flujo del fósforo en los sedimentos es:

$$\frac{dK1}{dt} = \frac{dK1}{dt}\bigg|_{K^{(1)}}^{diff} - \frac{dK1}{dt}\bigg|_{N^{(1)}}^{bent} + \frac{dK1}{dt}\bigg|_{D1}^{shift} + \sum_{Yi} \frac{dY_p}{dt}\bigg|_{K^{(1)}}^{lim} + \frac{dH_p^1}{dt}\bigg|_{K^{(1)}}^{lim} - \frac{dH_p^1}{dt}\bigg|_{K^{(1)}}^{upt} \quad (32)$$

La disolución de sílice biogénico está descrita entre el propio sílice y la fracción disuelta. El sílice biogénico en el modelo proviene de las frústulas de las diatomeas que se hunden a través de la columna de agua, ya sea como células vivas o detritus particulado y entran al sistema bentónico. La dinámica del sílice disuelto (K5) está descrita de acuerdo a la ecuación siguiente:

$$\frac{dK5}{dt} = -\frac{dK5}{dt}\bigg|_{N^{(5)}}^{diff} + \frac{dK5}{dt}\bigg|_{sources}^{diff} + \frac{dK5}{dt}\bigg|_{D2}^{shift} + \frac{dQ6}{dt}\bigg|_{K^{(5)}}^{diss} - \frac{dQ6}{dt}\bigg|_{sink}^{diss} \quad (33)$$

III.4.4. Materia orgánica particulada y disuelta

La materia orgánica disuelta (Q1) en los sedimentos es principalmente controlada por los términos de producción/consumo y por la difusión vertical. El modelo utiliza 2 ecuaciones de estado para definir a la materia orgánica disuelta:

$$\frac{dQ_c1}{dt} = \frac{dQ_c1}{dt}\Big|_{Q^1_c}^{diff} + \frac{dQ_c1}{dt}\Big|_{D1}^{shift} - \frac{dH^1_c}{dt}\Big|_{Q^1_c}^{upt} + \frac{dH^1_c}{dt}\Big|_{Q^1_c}^{out} + \frac{dH^1_c}{dt}\Big|_{Q^1_c}^{lim} + \frac{dQ^1_c}{dt}\Big|_{Pc}^{sed} \quad (34)$$

$$\frac{dQ_l1}{dt} = \frac{Q_l1}{Q^1_c} \left(\frac{dQ^1_c}{dt}\Big|_{Q^1_c}^{diff} + \frac{dQ^1_c}{dt}\Big|_{D1}^{sift} \right) - \frac{Q_l1}{Q^1_c} \frac{dH^1_c}{dt}\Big|_{Q^1_c}^{upt} + \frac{dH^1_c}{dt}\Big|_{Q^1_c}^{out} + \frac{dQ^1_c}{dt}\Big|_{Pl}^{sed} \quad l = n, p \quad (35)$$

III.4.5. Distribución del oxígeno

La dinámica del oxígeno utilizada en ERSEM puede ser consultada en Ruardij & Van Raaphorst (1995). Los principales procesos que afectan la concentración de oxígeno son la oxidación biológica de la materia orgánica, la reacción de nitrificación y la reoxidación de los equivalentes de reducción. La ecuación 36, describe la dinámica del oxígeno (G2):

$$\frac{dG2}{dt}\Big|_{bio} = \frac{dG2}{dt}\Big|_{O^{(2)}}^{diff} - \Omega^0_c \left(\sum_j \frac{dY^j_c}{dt}\Big|_{G^{(3)}}^{rsp} + \frac{dH^1_c}{dt}\Big|_{G^{(3)}}^{rsp} \right) - \Omega^0_n \frac{dK4}{dt}\Big|_{K^{(3)}}^{nit} - \frac{1}{\Omega^r_0} \frac{dK6}{dt}\Big|_{G^{(2)}}^{reox} \quad (36)$$

III.5. Parámetros ambientales que afectan los procesos biogeoquímicos

El acoplamiento entre la física y la biogeoquímica en el modelo es realizado explícitamente a través de la advección de los campos de velocidad

y los coeficientes de difusión. Hay otros factores que afectan las reacciones biológicas a través de la irradiancia superficial y la temperatura, las cuales son también incluidas en el modelo físico. La fisiología de los organismos bentónicos es afectada por la temperatura del agua (se supone que los sedimentos están en equilibrio térmico con la temperatura del agua) que está representada por un factor de temperatura que es similar al que se utiliza en el sistema pelágico.

La temperatura regula diversos procesos fisiológicos en el modelo, se denota por f^T , y es resuelta de la forma siguiente:

$$f^T = Q_{10}^{\frac{T-10}{10}} \quad (37)$$

donde, el coeficiente Q_{10} es diferente para cada grupo funcional.

La luz es fundamental para los productores primarios ya que es la fuente de energía para la fotosíntesis. En el modelo se considera que la radiación fotosintéticamente disponible (PAR) está descrita de acuerdo a la ecuación de Lambert-Beer, la cual depende de los coeficientes de extinción.

$$E_{PAR}(z) = \epsilon_{PAR} Q_s e^{-\lambda_w z - \int_z^0 \lambda_{bio}(z) dz} \quad (38)$$

El flujo de la irradiancia superficial Q_s se obtiene generalmente de la transferencia de la radiación atmosférica. El coeficiente E_{PAR} determina la fracción de Par en Q_s . La propagación de la luz está relacionada con el coeficiente de extinción debido a las partículas suspendidas λ_{bio} , y al coeficiente de extinción del agua λ_w .

Capítulo IV. Descripción GOTM

IV.1. Introducción

GOTM es un modelo para la columna de agua en 1-dimensión que se resuelve en la vertical. Es decir que describe los procesos hidrodinámicos y termodinámicos relacionados con la mezcla vertical (Burchard et al. 1999). Este modelo numérico consiste en ecuaciones de las componentes horizontales de velocidad (U , V), temperatura (T) y salinidad (S). La densidad se calcula por promedios de la ecuación de estado de la UNESCO (<http://fermi.jhuapl.edu/denscalc.html>) en función de la temperatura, salinidad y presión hidrostática. Debido a que GOTM es un modelo unidimensional, las variables mencionadas son horizontalmente homogéneas, dependiendo solo de la coordenada vertical (Z). Como consecuencia, los gradientes horizontales pueden ser tomados de observaciones. Por ejemplo, los gradientes de presión externos son calculados de observaciones locales. Los gradientes de presión interna, que resultan de los gradientes de densidad horizontal, pueden ser calculados de observaciones de gradientes horizontales de temperatura y salinidad. El modelo es forzado externamente por las mareas inducidas por las pendientes superficiales observadas, mientras que el esfuerzo del viento, el calor superficial y los flujos de momentum son calculados utilizando mediciones atmosféricas. La descripción detallada del modelo GOTM es dada por Bolding et al. (2002).

IV.2. Nomenclatura

La columna de agua se divide en N_i capas de ancho h_i , que no necesariamente son iguales,

$$h_i = (\gamma_i - \gamma_{i-1})D, \quad i=1, N_i \quad (39)$$

donde, γ_i son las interfaces (adimensional).

Los valores de las variables U , V , T y S se evalúan en el mismo punto (centro de la cuadrícula) y las variables o términos no-lineales (i.e. turbulencia, N_z) se evalúan en los extremos de la cuadrícula, es decir que son interpolados (Figura 7). La forma en como se establece la cuadrícula o dominio del modelo, permite una separación de los flujos verticales de momentum representados por las siguientes ecuaciones:

$$\frac{dX}{dt} - \frac{d}{dz} \left(v \frac{dX}{dz} \right) = 0 \quad (40)$$

$$v \frac{dX}{dz} = F_s \quad \text{para } z=\zeta \quad (41)$$

$$v \frac{dX}{dz} = F_b \quad \text{para } z=-H \quad (42)$$

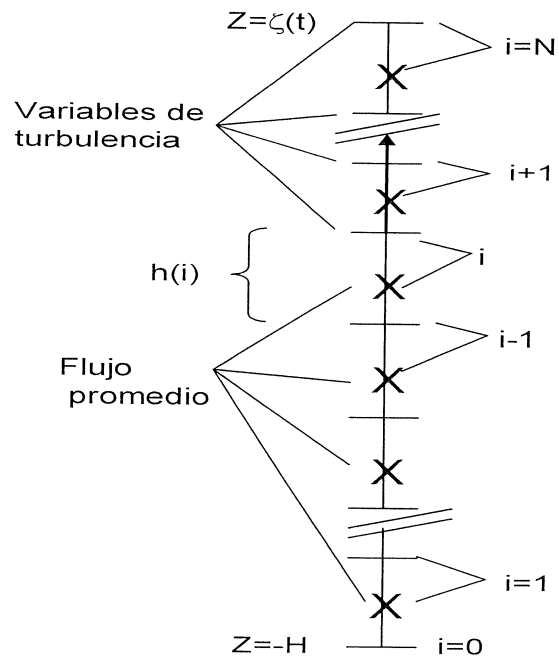


Figura 7. Esquema de la discretización de las capas verticales en GOTM. $I = 0$ es el número de capas en las que se subdivide la columna de agua y $Z = -H$ es la superficie del sedimento

IV.3. Ecuaciones

Las ecuaciones generales de las cuales parte el modelo incluyen la ecuación de momentum (ecs. 43 y 44) y la ecuación que relaciona la marea (ec. 45):

$$\frac{du}{dt} = \frac{1}{\rho} \frac{dP}{dx} + fv + \frac{d}{dz} \left(Nz \frac{du}{dz} \right) \quad (43)$$

$$\frac{dv}{dt} = -\frac{1}{\rho} \frac{dP}{dy} + fu + \frac{d}{dz} \left(Nz \frac{dv}{dz} \right) \quad (44)$$

$$\frac{1}{\rho} \frac{dP}{dx} = g \frac{d\eta}{dx} + g \frac{d\eta}{dx} + \frac{g}{\rho} (h - z) \frac{dP}{dx} \quad (45)$$

donde, f es el parámetro de coriolis, P es la presión, η es la elevación del nivel del mar, g es la gravedad y Nz está relacionado con los términos de turbulencia.

En este trabajo se utilizó el modelo k-e, donde K es la energía cinética turbulenta y es calculada de la siguiente forma:

$$\frac{dK}{dt} = \frac{d}{dz} \left(\nu K \frac{dK}{dz} \right) + P + B - \varepsilon \quad (46)$$

νK es la viscosidad, P es el esfuerzo de corte, B la flotabilidad y ε es la tasa de disipación turbulenta.

IV.4. Rutina de advección horizontal

BSQ es una región donde el transporte horizontal de nutrientes es importante. Entonces, aunque la advección de momentum no se considera en el modelo, se incluye una rutina de advección horizontal de nutrientes que es

resultado de la combinación de los gradientes horizontales de la concentración de nutrientes y las corrientes locales para de esta manera incorporar la advección de nutrientes nuevos provenientes del océano (Figura 8).

Debido a que no se cuenta con datos de corrientes de la estación de simulación, se realizó una extrapolación de las corrientes tomadas con un perfilador acústico de velocidades en una estación situada en la entrada a la laguna (ambas estaciones se encuentran dentro del canal). El canal en la estación de simulación está orientado aproximadamente a -45° con respecto al canal de entrada. Por lo tanto, para obtener las componentes de la velocidad (U y V) por el modelo se considera un cambio en la orientación. Estas velocidades se obtienen a partir de los datos de amplitud y fase, necesarios para los gradientes de presión externa que generan las velocidades de marea en el modelo.

Con el nuevo eje de referencia, se obtiene la componente U de la velocidad, que es utilizada para habilitar la función de los gradientes de nutrientes, ya que las velocidades que se obtienen sin hacer la sustitución son muy pequeñas, y esto haría que no ocurriera la advección de los nutrientes.

El gradiente es calculado por la diferencia de las concentraciones de nutrientes de dos estaciones contiguas a la estación de simulación, situadas cada una a 1 km de distancia de la estación de simulación. El cálculo del gradiente de concentración de nutrientes se realizó de la siguiente forma:

$$\Delta C = \frac{C_2 - C_1}{X_2 - X_1} * U \quad (47)$$

donde, ΔC es el gradiente de la concentración de nutrientes (C), X es la distancia entre las estaciones y U es la componente de la velocidad.

Para la obtención de los gradientes de nutrientes en la estación de simulación se analizaron datos de nutrientes (nitrato, amonio, fósforo y sílice disuelto) de las tres estaciones, es decir, se realizó un análisis de la tendencia entre las concentraciones y los valores del índice de surgencias (http://www.pfeg.noaa.gov/products/PFEL/modeled/indices/upwelling/NA/upwell_menu_NA.html). Para los gradientes del fósforo, el análisis se realizó a partir de los valores de concentración de las estaciones 3 y 12, que se encuentran localizadas cada una a 2 km de la estación de simulación (Figura 10).

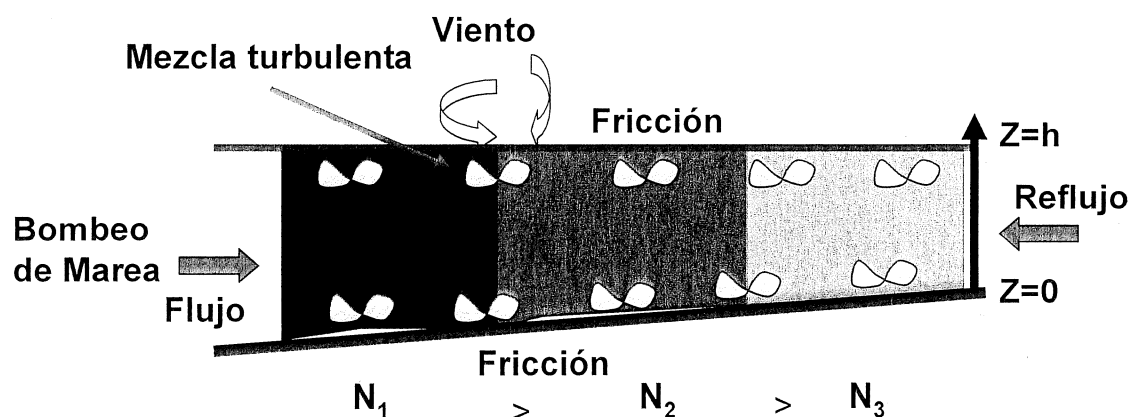


Figura 8. Esquema que ilustra la advección de nutrientes incluida en GOTM. N_1 , N_2 y N_3 son las concentraciones de nutrientes para construir los gradientes.

Capítulo V. Módulos de *Zostera marina* y *Ulva spp*

V.1. Introducción

Los modelos han sido desarrollados a diferentes escalas de resolución para aplicarlos a estudios del ecosistema o dinámica de poblaciones. De los modelos para ecosistemas marinos desarrollados a la fecha, el modelo europeo tipo ecosistema ERSEM es uno de los mas complejos, creado originalmente como un modelo de caja para describir los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes en el Mar del Norte (Baretta et al. 1995; Allen et al. 1998; Blackford y Burkill 2002). ERSEM también ha sido aplicado en una laguna costera conocida como Gialova (Petihakis et al. 1999). En esta laguna, ERSEM fue simplificado reduciendo el número de variables de estado y manteniendo al fitoplancton como el único productor primario. Por otra parte, Blackford (2002) incorporó el módulo opcional de diatomeas bentónicas en ERSEM para aplicarlo en el Mar Adriático. El cual puede o no ser incluido en la simulación.

A diferencia de ERSEM que incluye más de 100 variables de estado, Marinov et al. (2006) aplicaron un modelo tipo ecosistema en una laguna costera conocida como Sacca di Goro. En este modelo se consideran 38 variables de estado, incluyendo los módulos de nutrientes, fitoplancton, zooplancton, *Ulva rigida*, bacterias y almejas. Este modelo fue aplicado para conocer los efectos de la eutrofización en la dinámica de la laguna.

Diversos modelos que explican la dinámica de pastos (Zimmerman et al. 1987; Bocci et al. 1997; Coffaro y Bocci 1997; Zimmerman et al. 1994) y macroalgas (Coffaro y Sfriso 1997; Solidoro et al. 1997; Trancoso et al. 2005) pueden encontrarse en la literatura. Estos estudios tienen una gran variedad de aplicaciones. Por ejemplo, estudios sobre fotosíntesis y características de producción, de limitación por nutrientes y descripción de las variaciones estacionales de biomasa.

Para simular de manera realista la dinámica de nutrientes de BSQ en el presente estudio se incluyeron nuevos módulos de pastos y macroalgas fueron incluidos en ERSEM.

V.2 Módulo de *Zostera marina*

El módulo de *Z. marina* (Tabla 9, anexo) está construido conceptualmente similar al módulo de fitoplancton en ERSEM, y está basado en el modelo para *Z. marina* propuesto por Bocci et al. (1997). Los pastos marinos toman nutrientes desde los sedimentos a través de sus raíces y rizomas, y de la columna de agua a través de las hojas. El módulo de pastos incluye a las hojas como un sub-módulo, el cual está conectado con el sub-modelo pelágico y el sub-módulo rizoma-raíz conectado con el sub-modelo bentónico. Ambos modelos intercambian nutrientes a través del proceso de traslocación (Figura 9).

Las variables de estado incluidas en este módulo son la biomasa de hojas (S1) y la biomasa de raíces (S2). La razón de cambio total de la

biomasa de *Z. marina* (S) está dada por la combinación de cuatro procesos: producción (pS), respiración (rS), exudación (eS) y mortalidad (morS):

$$\frac{dS}{dt} = (pS - rS - eS - morS) \quad (48)$$

La luz y la temperatura controlan la fotosíntesis de pastos. La tasa de producción bruta (pS) es calculada por una tasa máxima de crecimiento (μ_{max}), modificada por los factores de temperatura (f_t) de luz (f_l) y de consumo del nutriente:

$$pS = \mu_{max} * f_t * f_l * f_N \quad (49)$$

La dependencia de la temperatura del agua (T) es común en todas las parametrizaciones de los grupos funcionales y de muchos otros procesos biogeoquímicos en ERSEM. Está es escrita en forma exponencial como sigue:

$$f_t = q_{10}^{0.1*(T-10)} \quad (50)$$

donde q_{10} es el coeficiente de temperatura.

El factor de luz (f_l) es función del coeficiente de extinción (xeps), la profundidad del agua (z) y la radiación diaria total. El total de la radiación fue obtenido por la razón del área superficial (Plo) y la irradiancia a profundidad (Plz). La radiación fotosintéticamente activa (PAR) fue multiplicada por un factor de conversión (fPAR) para calcular la irradiancia superficial.

El coeficiente de extinción de luz fue calculado en función de la extinción del agua que incluye al fitoplancton, al detritus particulado y a la

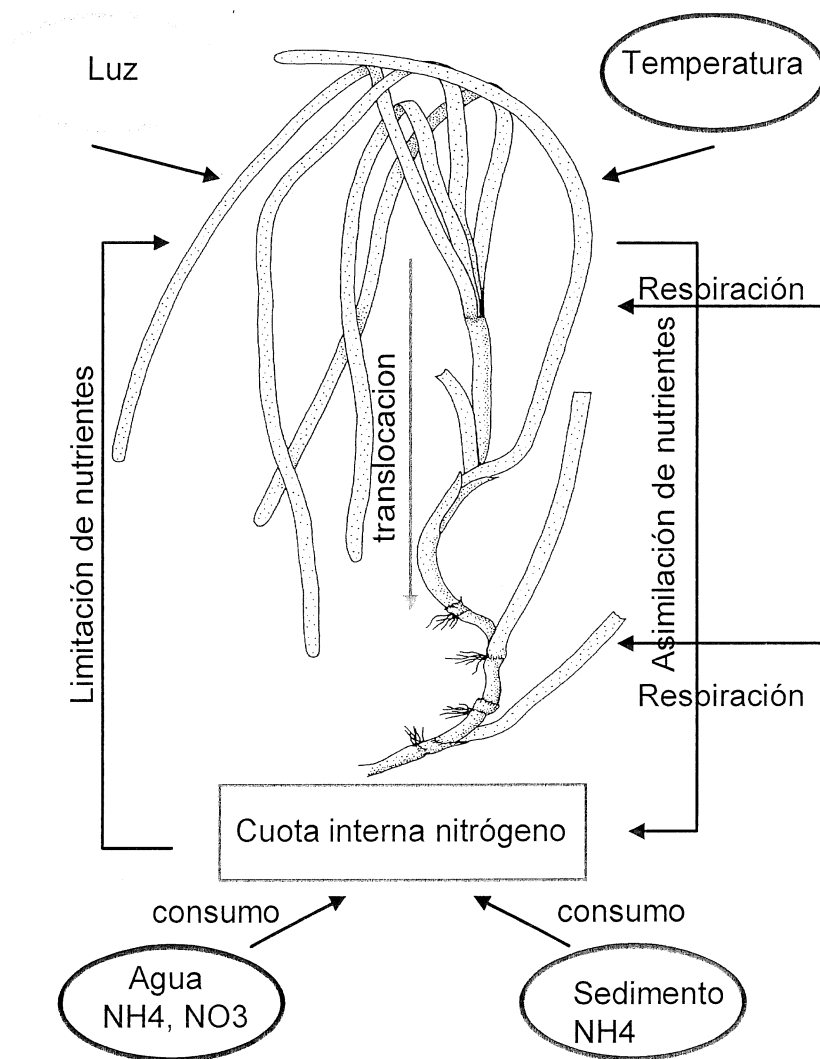


Figura 9. Diagrama de flujo del módulo de *Z. marina*. Se muestran las variables de estado y de forzamiento.

materia orgánica disuelta. P_{ki} es la constante de saturación media de la fotosíntesis.

$$P_{lo} = PAR * fPAR \quad (51)$$

$$P_{lz} = P_{lo} * \exp(-x_{eps} * z) \quad (52)$$

$$f_i = \tanh\left(\frac{P_{lz}}{pK_i}\right) \quad (53)$$

El efecto de autosombreado no está incluido en el modelo. Se supone que la longitud de la planta (típicamente < 0.6 m) es más pequeña que el promedio de la profundidad del agua en BSQ (~ 2 m), lo que permite que las hojas se mantengan erectas y se reduzca el autosombreado.

La tasa de respiración (rS) es función de la suma de respiración activa ($ract$), de la tasa de respiración basal ($rrest$), y de la biomasa de la planta. La tasa de respiración activa es proporcional a pS multiplicado por un coeficiente de respiración (pu_raS). La tasa de respiración basal es función de la temperatura del agua de mar y un coeficiente de respiración (pu_reS).

$$rS = (rrest + ract) * S \quad (54)$$

$$ract = pS * (pu_raS) \quad (55)$$

$$rrest = f * (pu_reS) \quad (56)$$

El proceso de exudación (eS) es función de un coeficiente de exudación (pu_eaS) y de la tasa de producción bruta:

$$eS = pS * (pu_eaS) \quad (57)$$

La mortalidad está definida por un factor de temperatura (f_t), un coeficiente de mortalidad (pu_daS), que está relacionado con el envejecimiento del tejido y la biomasa de pastos marinos:

$$morS = pu_daS * f_t * S \quad (58)$$

Las tasas de producción de la materia orgánica disuelta y particulada en el módulo de *Z. marina* ($fSR1$ y $fSR6$, respectivamente) son función de la tasa de exudación y mortalidad. La materia orgánica producida en este módulo se transfiere a los reservorios de la materia orgánica disuelta ($R1$) y particulada ($R6$) en el sub-modelo pelágico.

$$fSR6 + fSR1 = morS + (eS * S) \quad (59)$$

El modelo considera el crecimiento de *Z. marina* como una función del consumo del nutriente (f_N) que depende de la concentración externa del nutriente y el contenido en la célula, i.e., la cuota interna relativa a un límite superior e inferior de acuerdo a la cinética descrita por Droop (1973). Las hojas pueden consumir tanto nitrato ($N3$) y amonio ($N4$), mientras que las raíces solo toman el amonio, debido a que esta forma de nitrógeno es la que prevalece en el sedimento. La concentración interna de nitrato y amonio $N(3,4)$ y fósforo (P) en *Z. marina* se calcula de acuerdo a las siguientes ecuaciones diferenciales:

$$\frac{dN(3,4)}{dt} = \text{consumo} - \mu_{max} * N(3,4) \quad (60)$$

$$\frac{dP}{dt} = \text{consumo} - \mu_{max} * P \quad (61)$$

$$\text{consumo} = (\text{consumoS1} + \text{consumoS2}) * \text{fbN}(3,4) \quad (62)$$

$$\text{consumoS1} = \text{consumoS1}_{N4} + \text{consumoS1}_{N3} \quad (63)$$

$$\text{consumoS2} = \text{consumoS2}_{N4} \quad (64)$$

En el modelo, las tasas de consumo de nutrientes son proporcionales a la concentración del nutriente en la columna de agua de acuerdo a la cinética de Michaelis-Menten. ConsumoS1_{N4} , consumoS1_{N3} y consumoS2_{N4} son respectivamente, las tasas de consumo de amonio y nitrato por las hojas y la tasa de consumo de amonio por las raíces. KS1_{N4} , KS1_{N3} y KS2_{N4} son los coeficientes de saturación media en la columna de agua (w) y los sedimentos (s), y VmS1_{N4} , VmS1_{N3} y VmS2_{N4} son las tasas de consumo máximo de nutrientes.

$$\text{consumoS1}_{N4} = \text{VmS1}_{N4} \frac{[N4w]}{[N4w] + \text{KS1}_{N4}} \quad (65)$$

$$\text{consumoS1}_{N3} = \text{VmS1}_{N3} \frac{[N3w]}{[N3w] + \text{KS1}_{N3}} \quad (66)$$

$$\text{consumoS2}_{N4} = \text{VmS2}_{N4} \frac{[N4s]}{[N4s] + \text{KS2}_{N4}} \quad (67)$$

El rango de concentración interna de nitrógeno es controlado por un efecto de retroalimentación en las funciones de consumo:

$$\text{fbN}(3,4) = \frac{N(3,4)_{\text{max}} - N(3,4)}{N(3,4)_{\text{max}} - N(3,4)_{\text{min}}} \quad (68)$$

V.3. Módulo de *Ulva spp.*

La implementación del módulo de *Ulva spp.* (Tabla 10, anexo) está construido conceptualmente similar al modelo de *Ulva rigida* realizado por Solidoro et al. (1997). La biomasa de *Ulva spp.* es afectada por los siguientes procesos: producción (pU), respiración (rU), exudación (eU) y mortalidad (morU). La ecuación general para el cálculo de la biomasa (U, expresada en g peso seco m⁻²) que incluye estos procesos es:

$$\frac{dU}{dt} = (pU - rU - eU - morU) \quad (69)$$

La tasa de producción bruta (pU) es función de una tasa de crecimiento máximo (μ_{max} , expresado en tiempo⁻¹), modificada por los factores de temperatura (f_t), luz (f_l) y limitación de nutrientes (f_N):

$$pU = \mu_{max} * f_t * f_l * f_N \quad (70)$$

Las funciones de temperatura e irradiancia son similares a la propuesta en el módulo de *Z. marina*. El factor de limitación de nutriente utiliza la “cinética de Droop” (Droop 1973). Las concentraciones de nitrógeno y fósforo en *Ulva spp.* son calculadas como en el módulo de *Z. marina*:

$$\frac{dN(3,4)}{dt} = consumoU_{N4} + consumoU_{N3} - \mu_{max} * N(3,4) \quad (71)$$

$$\frac{dP}{dt} = consumoU_p - \mu_{max} * P \quad (72)$$

El nitrógeno y fósforo están normalizados por valores de saturación intracelular, que dependen de valores mínimos y máximos:

$$P = \frac{P_{\max} - P}{P_{\max} - P_{\min}} \quad (73)$$

Capítulo VI. Modelado ecológico de la variabilidad estacional y entre años en Bahía San Quintín

VI.1. Introducción

Los procesos biogeoquímicos en sistemas estuarinos son complejos e involucran casi todo tipo de interacciones que se consideran importantes en otros sistemas marinos, ya que debido a la naturaleza somera de los sistemas estuarinos, las interacciones entre los sistemas pelágico y bentónico son mas fuertes.

La modelación de ecosistemas marinos requiere de la integración de los procesos biogeoquímicos, la interacción de las tramas alimenticias y el control de estos procesos mediante la física. Un aspecto crítico del modelado biogeoquímico es la disponibilidad de modelos de circulación con la suficiente resolución temporal y espacial. Por esta razón, el desarrollo de modelos matemáticos para la síntesis e integración de observaciones físicas, biológicas y químicas en sistemas como BSQ representa un gran reto. Uno de los aspectos críticos en el modelado es la incertidumbre asociada a los valores de los parámetros y a los datos de salida. El análisis de sensibilidad puede ayudar a conocer la incertidumbre en los datos de salida para conocer si el modelo reproduce adecuadamente la dinámica del sistema (Cariboni et al. 2007).

Aunque muchos factores pueden influenciar el crecimiento de los pastos, su producción frecuentemente se regula por la irradiancia, la temperatura y la disponibilidad de nutrientes (Lee y Dunton 1999). La

distribución y sobrevivencia están directamente relacionadas con la disponibilidad de luz (Cabello-Pasini et al. 2003). En muchas partes del mundo se han reportado pérdidas de cobertura de pastos como consecuencia de la reducción de luz. Al igual que los pastos, el crecimiento de las macroalgas está controlado por la temperatura, la luz y los nutrientes (Valiela et al. 1997). Sin embargo, en contraste con los pastos, el principal factor que controla la producción de las macroalgas es usualmente la disponibilidad de nitrógeno (Burd y Dunton 2001; Guimaraens et al. 2005). *Ulva spp.* es una especie de crecimiento rápido pero con limitada capacidad de almacenamiento de nutrientes, por lo que se ha sugerido que en zonas de surgencias puede ser limitada por nitrógeno que se presentan en pulsos (Guimaraens et al. 2005). Estudios sobre *Ulva spp.* en otras partes del mundo indican que esta especie se desarrolla tan favorablemente en sistemas eutrofizados, que en ocasiones se considera una plaga (Riccardi y Solidoro 1996). En casos extremos donde la circulación es restringida, la proliferación de *Ulva* ha sido tal que toda la comunidad del sistema es regulada por los ciclos de crecimiento de esta especie (Guimaraens y Coutinho 2000). Por sus altas tasas de asimilación llega a desplazar al fitoplancton en temporadas calidas, y su descomposición posterior puede causar anoxia (Guimaraens y Coutinho 2000).

Las tasas de crecimiento de las poblaciones fitoplanctónicas pueden cambiar significativamente debido a las variaciones en la altura de la columna de agua (transporte vertical), a las diferencias en la turbidez, a las

concentraciones de nutrientes, y al pastoreo (Lucas et al. 1999). Las poblaciones de fitoplancton de tamaño grande (mayormente diatomeas) son más efectivas que las de menor tamaño en utilizar los nutrientes “nuevos”. Durante este periodo, el fitoplancton puede ser capaz de modificar su fisiología para aumentar su consumo de nutrientes y su crecimiento (Wilkerson et al. 2006)

VI.2. Condiciones iniciales y de frontera de la simulación

El periodo de simulación en este estudio corresponde de enero de 2004 a octubre de 2005, el cual incluye dos periodos de intensificación de surgencias de abril a junio de cada año. Debido al carácter unidimensional de GOTM, la mayor parte de las variables son homogéneas en la horizontal, es decir que las variables varían en la vertical. El modelo es forzado por corrientes locales de marea M_2 y S_2 , derivadas de un perfilador de corrientes acústico doppler (ADCP) localizado cerca de la boca de BSQ (Figura 10). Como el largo del eje del canal en la boca de la bahía donde las corrientes fueron medidas está alineado en dirección norte-sur, y la estación de simulación está orientada a -45° del canal principal, las mediciones de velocidad fueron orientadas. El modelo físico fue forzado con observaciones diarias de velocidad, irradiancia, temperatura del aire y presión

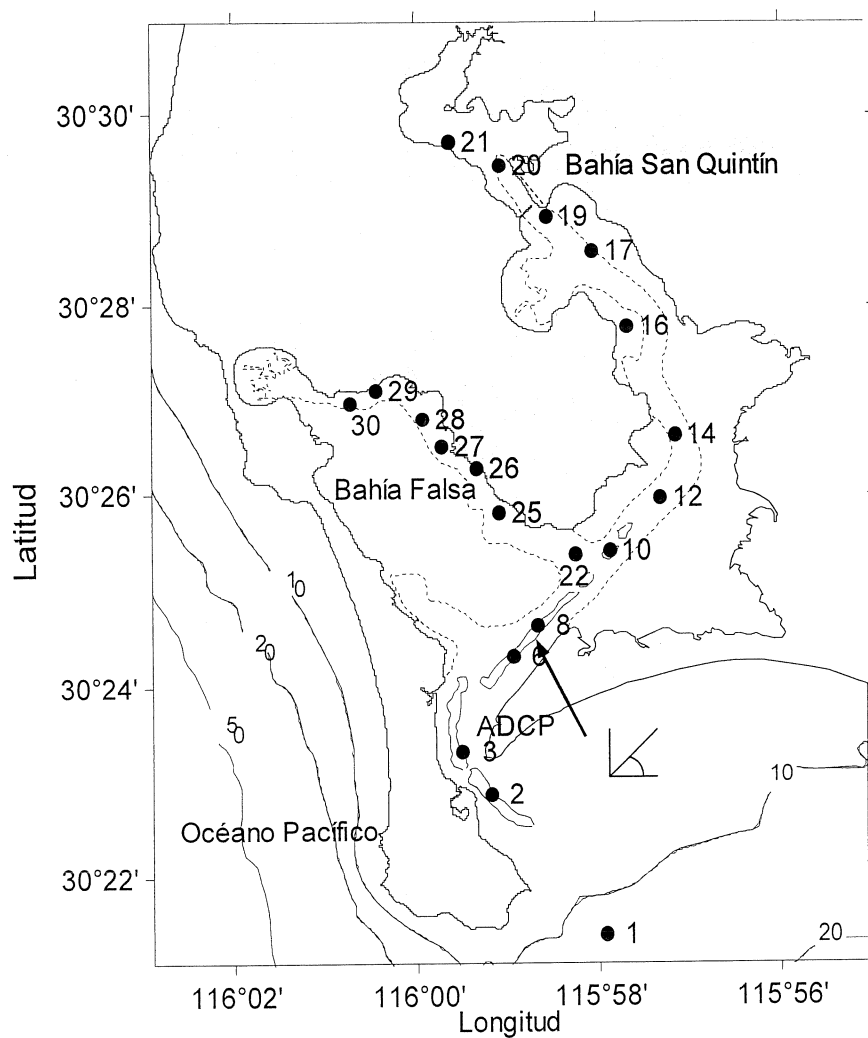


Figura 10. Mapa de BSQ que muestra la estación de simulación (8), las estaciones de muestreo 6 y 10 utilizadas para el cálculo de los gradientes de concentración de nutrientes. La estación 3 se utilizó para el cálculo del gradiente de la concentración de fósforo. El ángulo de -45° indica la orientación del canal en la estación 8, y es el ángulo que se rotó a partir de los datos del ADCP.

atmosférica de una estación meteorológica del año 2004 (Figura 11) y 2005 (datos no mostrados). El modelo fue inicializado con valores de temperatura y salinidad de enero de 2004. Algunos parámetros biogeoquímicos (i.e. tasa de crecimiento y razón C:N de los productores primarios) de ERSEM están basados en observaciones *in situ* de tres campañas de campo, realizadas durante verano de 2003, primavera y verano de 2004 y primavera de 2005, mientras que otros parámetros son valores estándar de ERSEM. Para inicializar el modelo y debido a la falta de datos mensuales de nutrientes en BSQ a lo largo del año, se supone que las concentraciones de nutrientes en invierno son similares a los valores observados en una surgencia con intensidad media (6 μM para nitrato, 4 μM para amonio, 2 μM para fósforo y 15 μM para sílice disuelto). La tasa de crecimiento de *Ulva spp.* se ajustó a las condiciones de simulación (Tablas 9 y 10). La condición inicial para la biomasa de *Z. marina* y *Ulva spp.* fue de 60 g de peso seco m^{-2} . Cabello-Pasini et al. (2003) reportan biomásas de foliares de *Z. marina* de ~ 50 g peso de seco m^{-2} en enero de 1999 y 2000, mientras que Poumian-Tapia e Ibarra-Obando (1999) reportan biomásas de 60 y 30 g de peso seco m^{-2} en enero de 1987 y 1988, respectivamente. Zertuche-González (comunicación personal) reportan que *Ulva spp.* presentó una biomasa de 64 g de peso seco m^{-2} en invierno de 2004 en BSQ.

La estación escogida para las simulaciones está localizada a 2 km de la boca de la bahía (Figura 10).

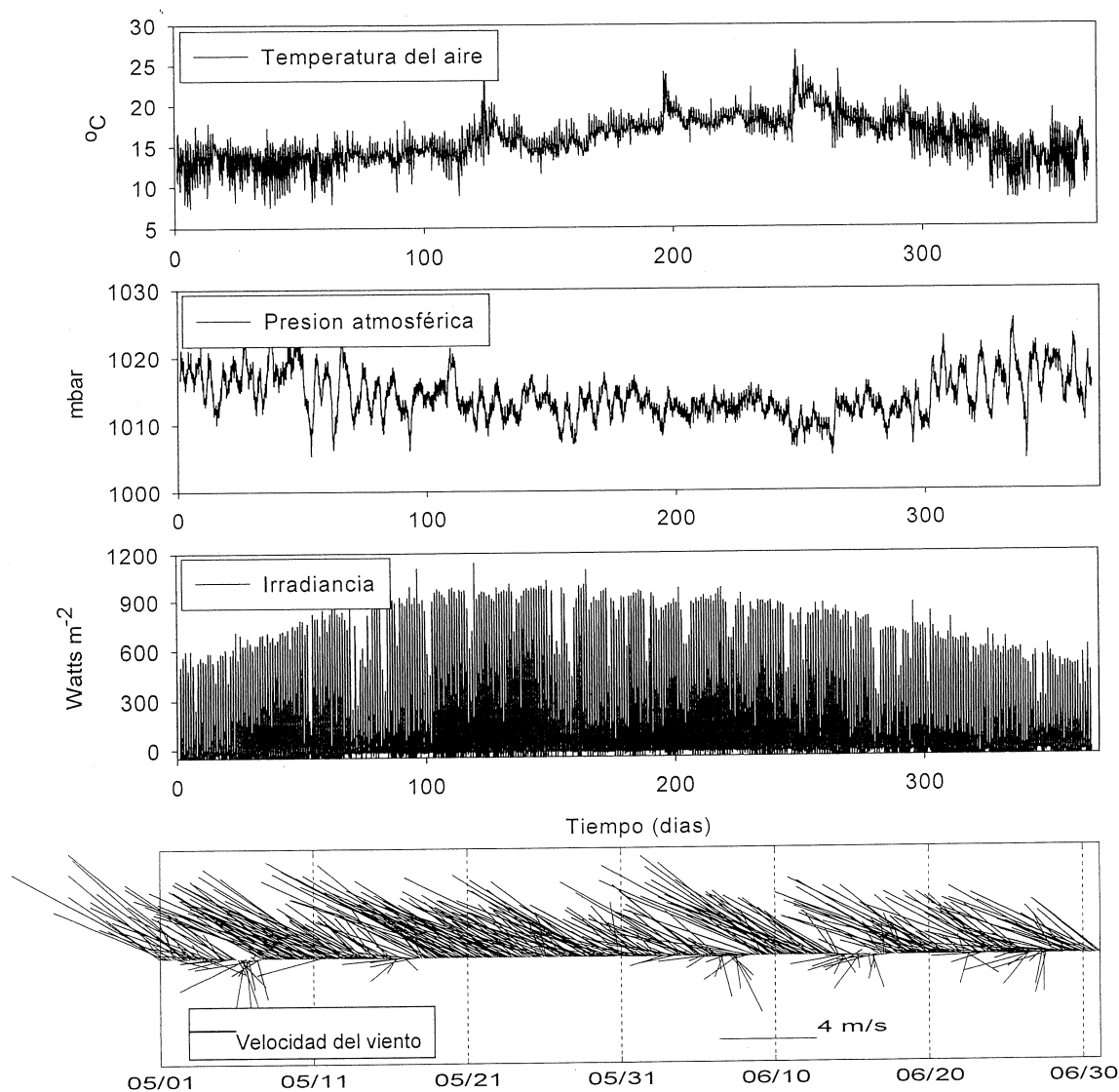


Figura 11. Datos meteorológicos observados durante 2004, utilizados para el forzamiento físico del modelo. Se muestran observaciones diarias para un año de temperatura, presión atmosférica e irradiancia, y observaciones diarias de mayo a julio (periodo de surgencias intensas) para la velocidad del viento.

Los gradientes de concentraciones de nutrientes (Figura 12) fueron calculados de la diferencia de concentraciones de nutrientes de estaciones adyacentes (Figura 10). El periodo de surgencia de primavera de 2005 fue más intenso en comparación con 2004, por lo que los gradientes del nitrato con los cuales fue forzado el modelo son mayores en 2005 (Figura 12). Se supone que los gradientes de nutrientes durante invierno fueron menores debido a la baja actividad biológica. En el siguiente sub-capítulo se explica en detalle las consideraciones sobre la inclusión de la advección de nutrientes.

VI.3. Consideraciones sobre la inclusión de la advección de nutrientes en el modelo

El aporte horizontal de nutrientes desde el océano hacia BSQ es el principal mecanismo de fertilización de esta laguna costera (Lara-Lara et al. 1980; Farfán y Álvarez-Borrego 1983; Camacho-Ibar et al. 2003). Dependiendo de su magnitud, esta advección de nutrientes es un factor que controla en mayor o menor grado la dinámica temporal de la concentración de nutrientes, así como de las biomásas de los productores primarios dentro de la laguna. Por esta razón, uno de los retos mas importantes para la implementación de ERSEM en BSQ durante el presente trabajo fue la simulación de la advección lateral de nutrientes aplicando GOTM, un modelo físico en 1 dimensión (i.e. un modelo que en principio incluye procesos en la vertical). Como se muestra posteriormente, la inclusión de la rutina de advección en GOTM resultó fundamental para lograr una modelación más

realista de los procesos biogeoquímicos en BSQ, comparado con los casos en los que el modelado se realizó sin la inclusión de los aportes laterales.

En el presente capítulo se discuten los resultados de las simulaciones de la dinámica de nutrientes y las biomásas de los productores primarios en una escala estacional. En un escenario ideal es necesario contar con observaciones de campo que permitieran calcular los gradientes horizontales de nutrientes de manera razonablemente continua y a lo largo de todo el periodo de simulación. Sin embargo, no se han generado bases de datos con dicha duración y frecuencia en las observaciones, por lo que fue necesario inferir la tendencia estacional de los gradientes de nutrientes (líneas continuas de la Figura 12) con base en algunas observaciones de campo (Figura 12), y con base en el conocimiento de las tendencias en la dinámica estacional de nutrientes en aguas de plataforma con surgencias (específicamente el caso de la Bahía de Monterey; Pennington y Chavez 2000).

Debido a que la advección lateral de nutrientes representa un forzamiento, se requirió entonces alimentar al modelo con datos de entrada representados por las líneas continuas en la figura 12. La advección en GOTM se incluyó en forma de gradientes de concentración. La estación seleccionada para las simulaciones (estación 8) está localizada a 2 km de la boca de la bahía (Figura 10), y los gradientes de concentración de nutrientes observados fueron calculados de la diferencia de concentraciones de nutrientes observados en las estaciones adyacentes (Figura 10, ver capítulo anterior).

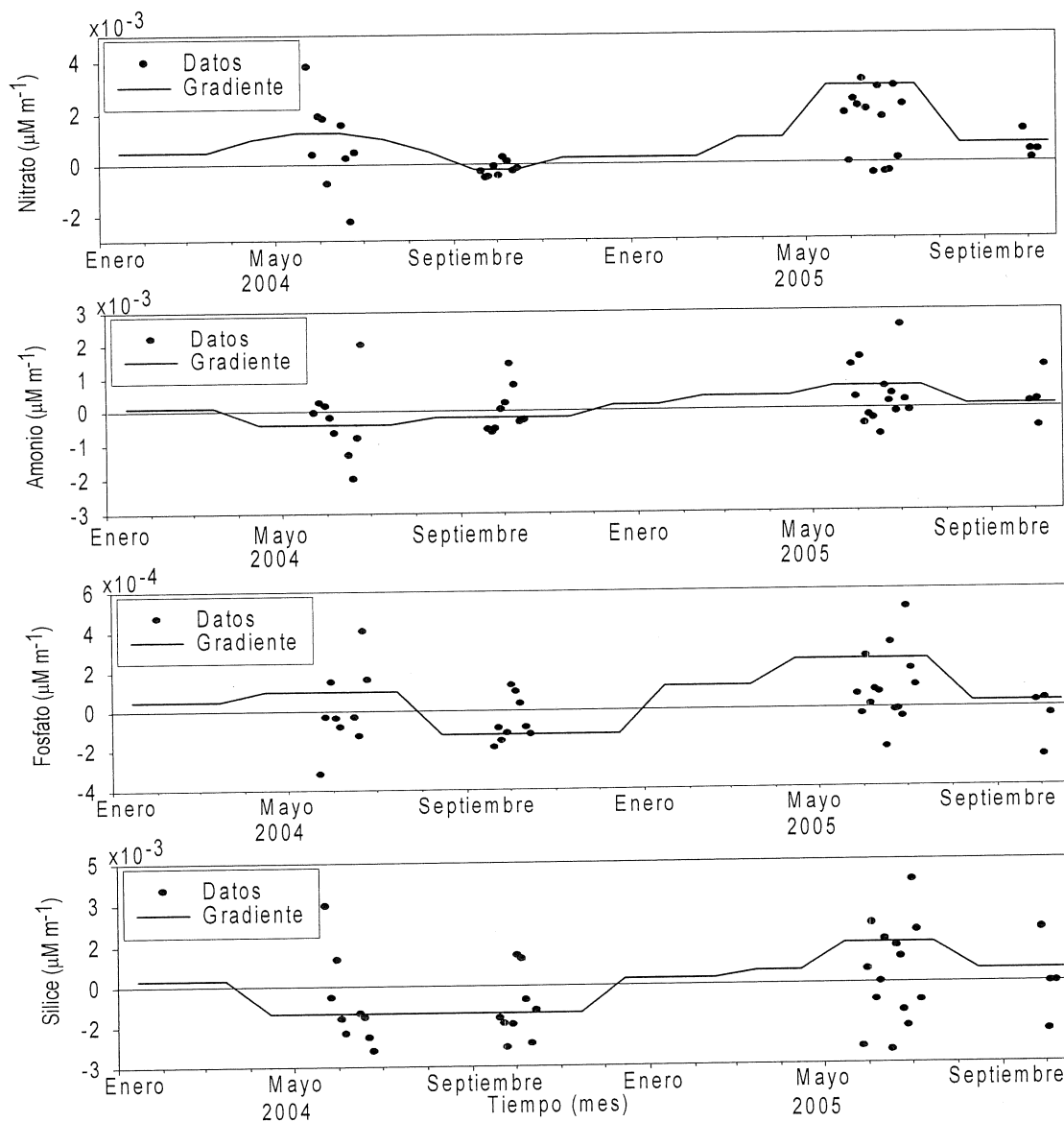


Figura 12. Gradientes de concentración (línea continua) usados para simular la advección estacional de nutrientes a través de GOTM. Los gradientes observados calculados con datos de campo (puntos) muestran un incremento en el gradiente de nitrato (fuerte advección) durante el periodo de intensificación de surgencias (abril a julio).

Debido a la alta dispersión de los datos de campo no fue posible calcular valores de gradientes de concentración de acuerdo a un parámetro estadístico. Esta variabilidad refleja una alta intensidad de los procesos de aporte y consumo de nutrientes en la zona cercana a la entrada de la bahía. La simulación fue realizada suponiendo que los gradientes de concentración (líneas continuas de la figura 12) representan un aporte continuo de nutrientes con una variación de meses. Por lo que, variaciones de menor escala de tiempo (días) no pueden ser simuladas. Los valores de concentración de nutrientes que se utilizaron reflejan una condición donde las surgencias de primavera de 2005 fueron más persistentes en comparación con 2004.

Las concentraciones de nitrato observadas en campo en 2005 en la estación de simulación alcanzan máximos de 14 μM , comparadas con 2004 con concentraciones máximas de $\sim 10 \mu\text{M}$. En ambos periodos los gradientes positivos, significaron un aporte continuo de nitratos a la bahía. Sin embargo, los gradientes de nitrato con los cuales fue forzado el modelo son mayores en 2005 que en 2004 (Figura 12).

Desde el punto de vista del metabolismo neto del ecosistema de BSQ, los gradientes del fosfato durante primavera y principios de verano deberían ser negativos. Resultados de balances de nutrientes inorgánicos indican que la bahía es una fuente neta de fósforo inorgánico disuelto (Camacho-Ibar et al. 2003). Sin embargo, durante el periodo de surgencias del 2005 las concentraciones de fósforo de datos de campo fueron más altas en el océano que en la bahía, por lo que se decidió un gradiente positivo como el caso del

nitrate. During the surges of 2004, the gradient was slightly positive. The fluxes of this nutrient from the bay to the ocean during August are probably balanced by the net import of organic particulate phosphorus from the ocean, principally during the surge period (Camacho-Ibar et al. 2003). In some cases no gradient was observed between stations 6 and 10. In these cases, the absence of gradients was analyzed by the concentrations of the stations that are found at 3 km from the simulation station. In case that it was appreciated that if there were gradients in the zone the data of these stations were used for the calculation of the gradients.

In the case of ammonium, the gradients of 2005 were positive, while in 2004 they were negative because the majority of the ammonium concentrations observed were higher in the bay than in the ocean. Probably during 2004 the ammonium accumulated in BSQ due to the lower persistence of the surges, which allowed a greater manifestation of the intense interaction between the water column and the sediments that provide recycled nitrogen. On the other hand, in the periods in which nitrate is scarce (e.g. September-November) it would be expected that ammonium predominated. However, the ammonium gradients were slightly negative for this period. Probably the primary producers were sustained by an important contribution of recycled nitrogen (ammonium) towards the end of summer.

Los gradientes de sílice disuelto en primavera de 2004 mostraron una tendencia contraria al nitrato. Se esperaba que los gradientes de sílice disuelto fueran similares a los gradientes de nitrato, como se observa en la temporada de surgencias del 2005. Sin embargo, las concentraciones observadas de sílice disuelto fueron mayores en la bahía que en el océano, lo que indica que, al igual que el amonio, hubo una acumulación de sílice disuelto en la bahía durante dicho periodo. Esta acumulación es debida a la predominancia de la disolución de ópalo biogénico (Ragueneau et al. 2000)

Se supone que los gradientes de nutrientes y la actividad biológica durante invierno fueron menores debido principalmente a la mezcla. Durante este periodo se decidió que los cambios de los gradientes fueran menos marcados comparados con los gradientes de la temporada de surgencias y que se incrementaran progresivamente a partir del mes de noviembre. El incremento en los gradientes de nutrientes a partir de febrero se basó en el aumento del índice de surgencia (<http://upwell.pfeg.noaa.gov>) observado a partir de dicho mes para ambos periodos.

VI.4. Análisis de sensibilidad

Para examinar la influencia de los parámetros y procesos sobre las concentraciones de nutrientes y la biomasa de productores primarios se realizó un análisis de sensibilidad. Se escogieron aquellos parámetros que tienen mayor efecto en la salida del modelo y que son particulares del sistema. Los análisis de sensibilidad se realizaron variando la actividad

fotosintéticamente activa (PAR), el factor de limitación de luz, y la tasa máxima de consumo de nitrato ($V_{mS1_{N3}}$ y $V_{mU_{N3}}$). Diferentes autores (e.g. Cariboni et al. 2007, Robson et al. 2008) han aplicado variaciones entre 10 y 30% en los valores de los parámetros y condiciones de frontera para realizar análisis de sensibilidad en modelos de ecosistema. Este intervalo no es necesariamente relacionado con alguna estadística específica (e.g. coeficiente de variación o intervalo de confianza del 95%), pero son valores estándar aplicados en la modelación de ecosistemas. En este trabajo se realizaron simulaciones con variaciones de + 30 y - 30% alrededor del valor estándar de cada parámetro.

La PAR en la presente simulación está en función de la tangente de la irradiancia superficial. Curvas hipotéticas de fotosíntesis-irradiancia calculadas con esta función, demuestran que dado un valor de irradiancia que varía entre 0 y $69 \text{ mol quanta m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ las plantas solo asimilan como máximo el 30% de la luz para realizar la fotosíntesis (Zimmerman et al. 1994). Por otro lado, el factor de limitación de luz depende del coeficiente de extinción de la luz. Zimmerman et al. (1994) midieron valores del coeficiente de extinción (0.5 a 6 m^{-1}) durante un año en el estuario Elkhorn Slough, estos autores mencionan que las plantas tienen un óptimo crecimiento a valores de entre 1 y 2 m^{-1} , que corresponde a ~10 y 20% de la luz para saturación de la fotosíntesis. Valores reportados de la tasa de consumo de nitrato foliar para *Z. marina* y *Ulva spp.* (Short y Mc Roy 1984; Zimmerman et al. 1987; Fujita et al.

1989) tienen una variación de $\sim 20\%$, por lo que se decidió en la simulación variar este parámetro a una tasa mayor.

En el caso de PAR, el valor estándar utilizado en el modelo fue 50 W m^{-2} ($\sim 15 \text{ mol quanta m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ reportado por Cabello-Pasini et al. 2003). Para el factor de limitación de luz, el cual es adimensional, y que depende del coeficiente de extinción de luz ($\sim 1.1 \text{ m}^{-1}$ para BSQ; Cabello-Pasini et al. 2003) y la fracción de luz del día (~ 0.5 , 12 h), el valor estándar usado fue 0.68. El factor de limitación de luz se calculó de acuerdo a la siguiente relación: $\sim 3 \times \text{fracción de luz en el día} / \text{coeficiente de extinción} \times \text{profundidad}$. El valor de la tasa de consumo de nitrato estándar para *Z. marina* ($V_{mS_{N_3}}$) es $0.06 \text{ mg NO}_3 \text{ g peso seco}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Bocci et al. 1997) y el valor estándar para *Ulva spp.* ($V_{mU_{N_3}}$) es $0.7 \text{ mg NO}_3 \text{ g peso seco}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Guimaraens et al. 2005).

VI.5. Resultados y discusión

VI.5.1. Variación estacional y entre años de la concentración de nutrientes incluyendo los módulos de fitoplancton, pastos marinos y macroalgas

La inclusión de advección en GOTM en las simulaciones dió como resultado concentraciones de nutrientes más altas en relación al cero donde no se incluyó la advección (Figura 13). La diferencia entre las simulaciones con y sin incluir advección es particularmente notoria durante los periodos de surgencias, donde el nitrato y el amonio muestran un comportamiento similar a los datos de campo (Figura 13). Aunque el incremento estacional de las concentraciones de nitrato durante ambos periodos de surgencia muestra un

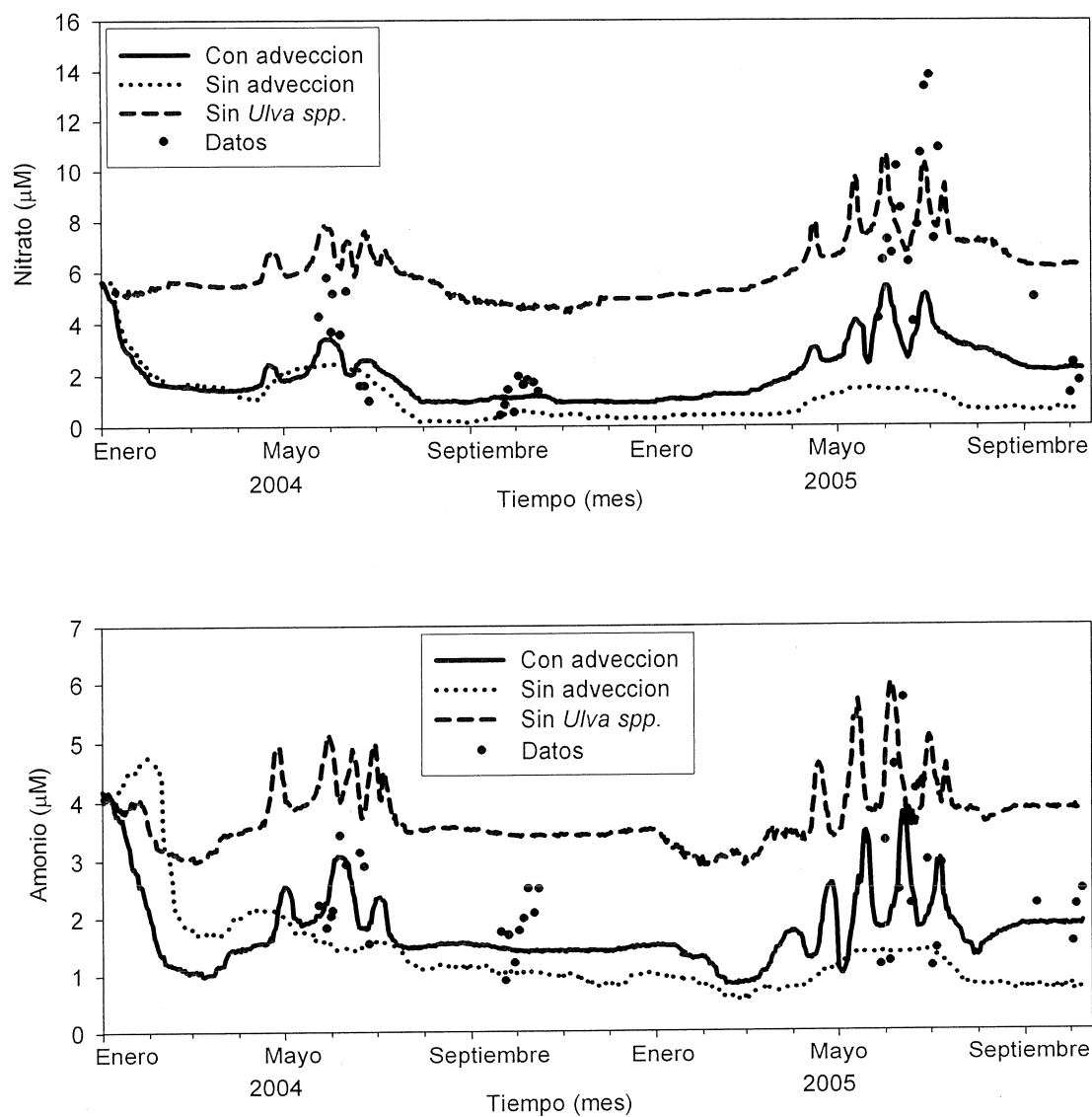


Figura 13. Simulación anual de la concentración de nutrientes, con advección y sin advección. Los puntos indican datos de campo. La advección no se aplicó en el fósforo y sílice disueltos.

incremento en los gradientes de las concentraciones (Figura 12), los picos durante tales periodos son posiblemente causados por las oscilaciones en la biomasa fitoplanctónica (Figura 14).

Al incluir la advección de nutrientes se observa una mejor simulación de las tendencias estacionales de las concentraciones de nutrientes y la biomasa de las macrofitas en BSQ. Durante la estación de surgencias intensa (abril-junio), los gradientes de nutrientes (particularmente los nitratos) incrementan como resultado de las altas concentraciones de nutrientes en el océano debido a la advección de aguas de surgencia (Camacho-Ibar et al. 2007). El incremento de los gradientes horizontales de nitrato en el modelo durante la época intensa de surgencias da como resultado altas concentraciones de nitrato de mayo a julio en 2004 y 2005 (Figura 13). Sin embargo, a pesar del incremento de la concentración del nitrato al incluir la advección, los valores simulados durante los periodos de surgencia están en general por debajo de las concentraciones medidas en campo. Esta diferencia entre los valores observados y modelados es más notoria en el nitrato en 2005, cuando una intensa surgencia en la región aportó altas concentraciones de nitrato (mayor de 14 μM) en el sitio de la simulación. La diferencia se debe en parte al consumo de nitrato por *Ulva spp.*, como lo indica el máximo de concentración de nitrato ($\sim 10.5 \mu\text{M}$) observado en la simulación cuando el módulo de *Ulva spp.* es apagado (Figura 13). Es posible entonces que el consumo de nitrato por *Ulva spp.* esté sobreestimado en el modelo, o que el valor de la cuota celular sea muy bajo, y ocasioné que la macroalga consuma

mas nitrato para su crecimiento. La tasa de consumo utilizada en el modelo es de $0.05 \text{ mmol g peso seco}^{-1} \text{ h}^{-1}$, la cual es similar a la reportada por Fujita et al. (1989) para *Ulva rigida* en Yaquina Head (Oregon) de $0.02 \text{ mmol g peso seco}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Sin embargo este valor es 2 veces mayor al calculado mediante un modelo de cajas por Rodríguez-Cardozo (2004) para la región de la boca de BSQ durante junio de 2002. Por lo tanto, es necesario ajustar la tasa de consumo del nitrato en el modelo. Cabe mencionar que para efectuar este ajuste se requieren de varias simulaciones, que dependen de tener valores medidos para la zona, ya que a pesar de la ubicuidad de los mantos de *Ulva spp.* cerca de la boca, no existen reportes de estudios sistemáticos sobre la biomasa y producción de esta macroalga en BSQ.

La variación estacional de la concentración del nitrato y amonio en BSQ, mostró diferentes respuestas al incluir *Z. marina* y *Ulva spp.* en el modelo. Cuando el módulo de *Z. marina* no se considera, resulta en un aumento en la concentración del nitrato en la columna de agua de $\sim 2 \text{ } \mu\text{M}$, mientras que cuando no se considera el módulo de *Ulva spp.* el incremento es de $\sim 4 \text{ } \mu\text{M}$ (Figura 14). Posiblemente, *Ulva spp.* refleja la fuerte dependencia a la disponibilidad de nitrato (Valiela et al. 1997) al haber un aumento mayor de nitrato en la columna de agua, mientras que *Z. marina* presenta un consumo de nitrato por las hojas, y es capaz de consumir amonio por medio de las raíces (Zimmerman et al. 1987). En contraste con el nitrato, la concentración de amonio aumenta $\sim 1.5 \text{ } \mu\text{M}$ en ambos casos (Figura 14), y es ligeramente mayor el incremento cuando no se considera el módulo de *Ulva spp.*, lo cual

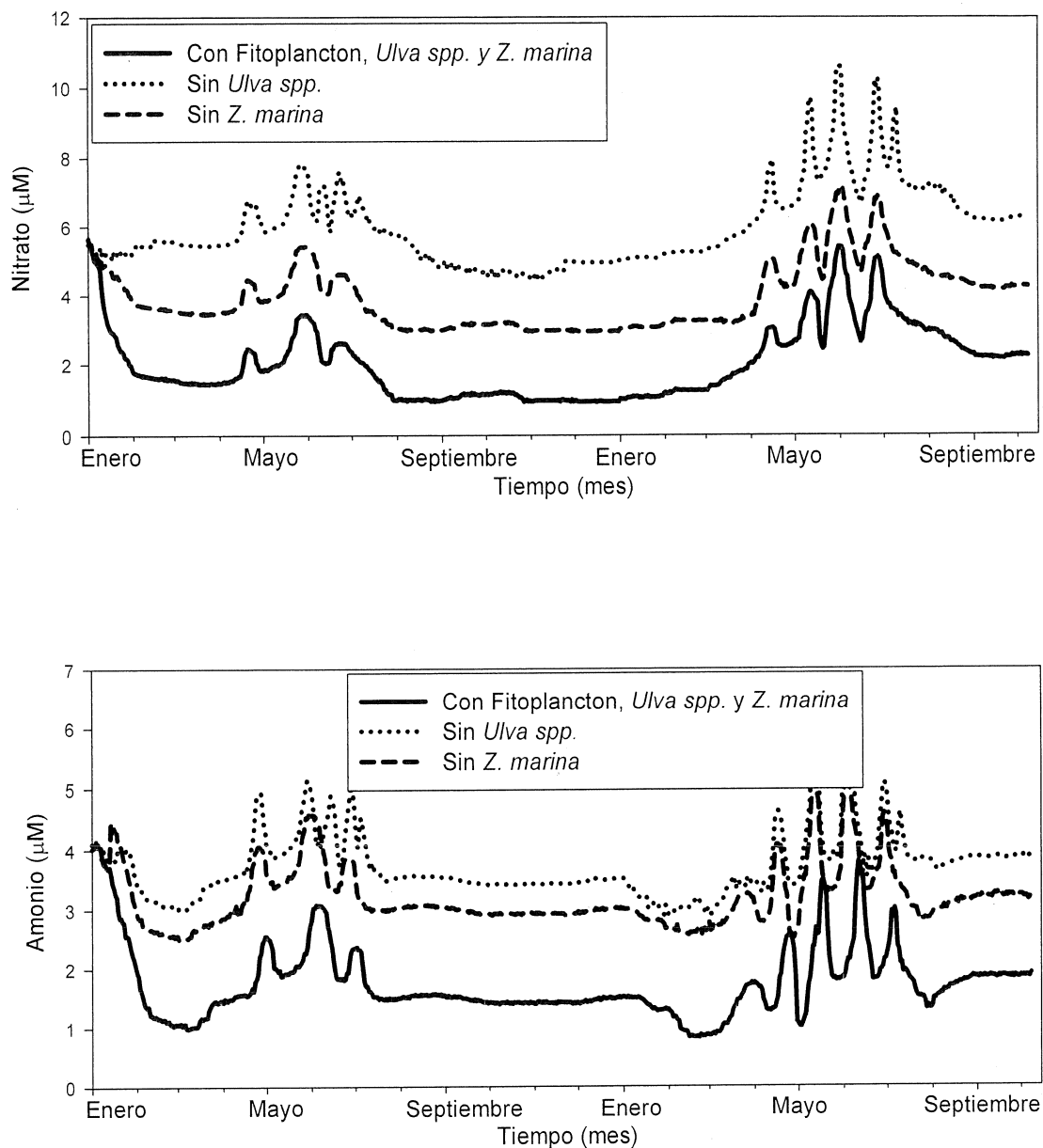


Figura 14. Simulación de la variación anual de la concentración de nutrientes (nitrato y amonio), incluyendo todos los productores primarios, y sin incluir *Z. marina* y *Ulva spp.* No se aplicó advección del fósforo y sílice disuelto.

refleja la preferencia de ambos productores primarios por el nitrato en la columna de agua.

Por otra parte cuando no se considera el módulo del fitoplancton (Figura 15) las concentraciones de nitrato y amonio aumentan ~ 2 y $1 \mu\text{M}$, respectivamente. Sin embargo, se puede observar que la variación temporal de la concentración de ambos nutrientes se suaviza cuando se incluyen los tres productores primarios, es decir, no se observan los picos o pulsos de estos nutrientes durante la época intensa de surgencias en 2004 y 2005. Este comportamiento refleja la fuerte dependencia del fitoplancton a la disponibilidad de los nitratos abastecidos en BSQ por las surgencias.

Las concentraciones de fósforo y sílice disuelto fueron más altas cuando se incluyó la advección en las simulaciones. Al igual que los resultados de las simulaciones de los nitratos y el amonio, la diferencia entre las simulaciones de estos nutrientes con y sin incluir advección son particularmente mas notorias durante los periodos de surgencias (Figura 16). Aunque el incremento estacional de las concentraciones de sílice disuelto durante ambos periodos de surgencia muestra un incremento en los gradientes de las concentraciones (Figura 12), los picos durante tales periodos son posiblemente causados por las oscilaciones en la biomasa fitoplanctónica, específicamente de diatomeas (Figura 17). Así, el incremento de los gradientes horizontales de fósforo y sílice disuelto en el modelo durante la época intensa de surgencias da como resultado altas concentraciones de fósforo y sílice disuelto de mayo a julio en 2004 y 2005 (Figura 16). Sin

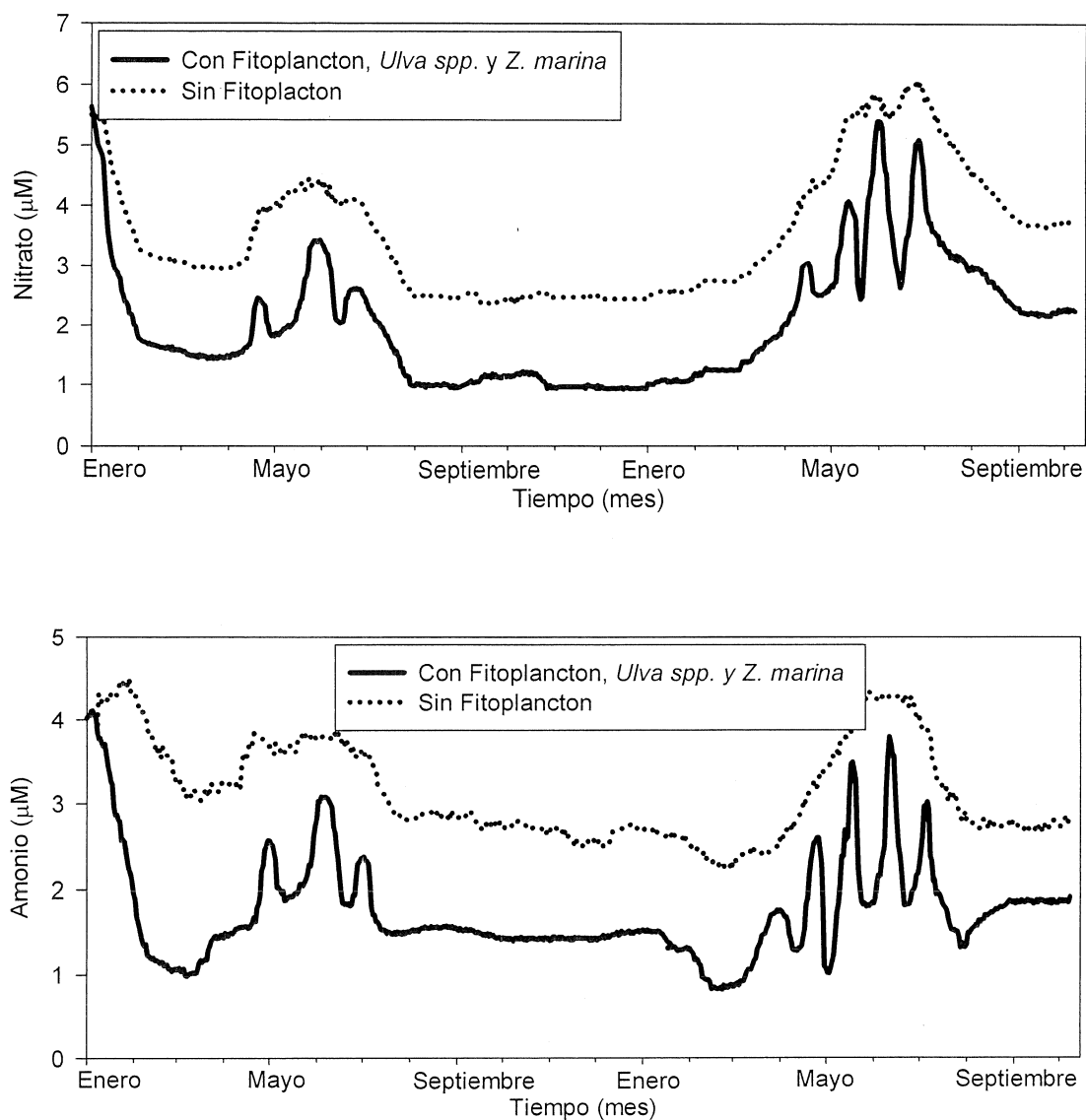


Figura 15. Comparación de la variación anual de la concentración de nutrientes (nitrato y amonio) con y sin incluir al fitoplancton en las simulaciones. No se aplicó advección del fósforo y sílice disuelto.

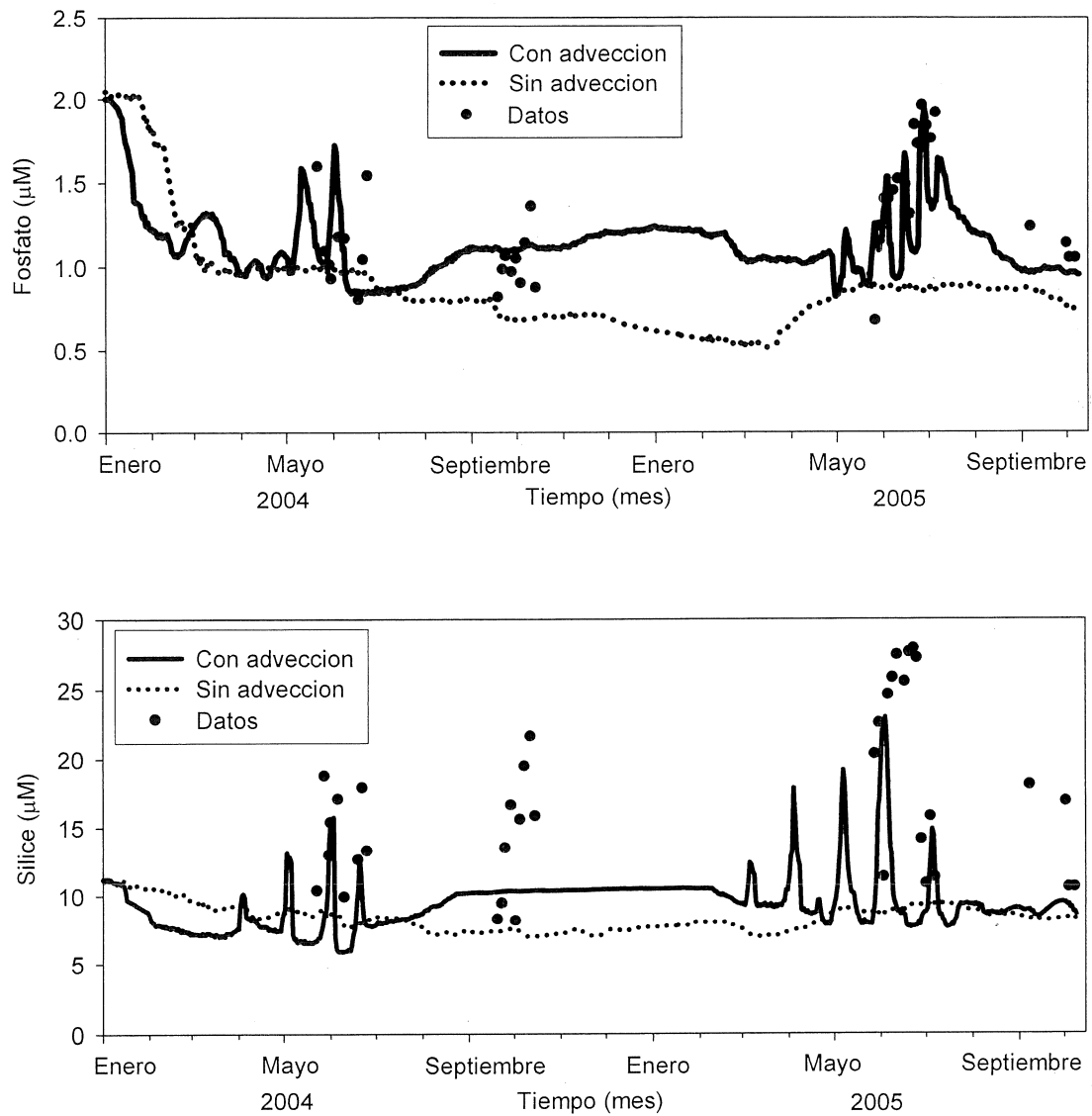


Figura 16. Simulación de la variación anual de la concentración de fósforo y sílice disuelto con advección y sin advección. Los puntos indican los datos de campo. En este caso no se incluye la advección de amonio y nitratos.

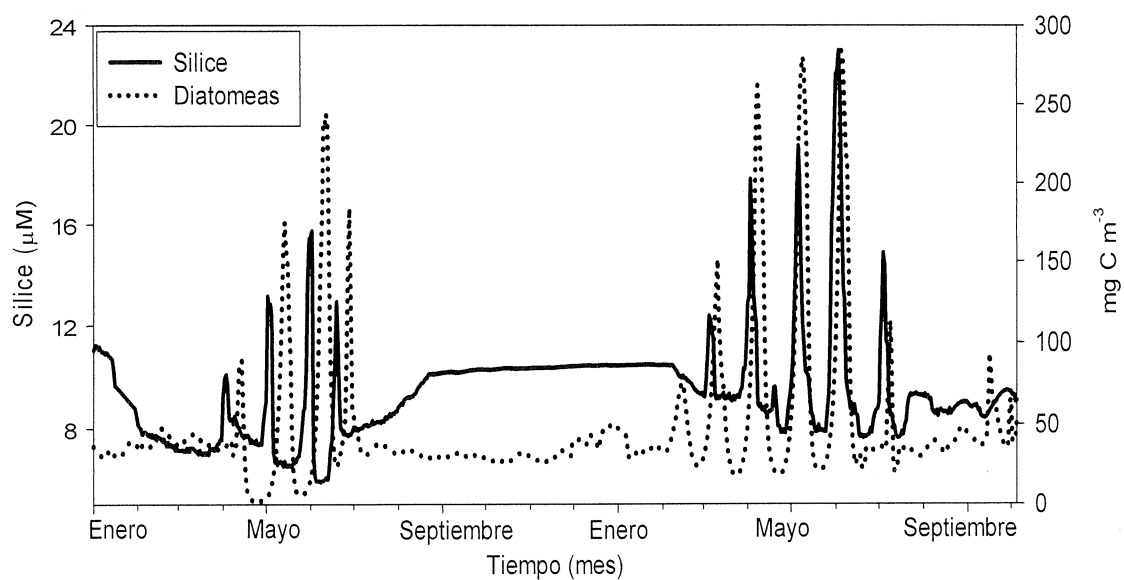


Figura 17. Resultados de la simulación de la concentración de sílice disuelto en μM y biomasa de diatomeas en mg C m^{-3} . Se incluye la advección de sílice disuelto.

embargo, durante los meses de invierno aunque la concentración de sílice fue mayor de $10\ \mu\text{M}$, la biomasa de diatomeas disminuyó, lo que refleja la influencia de otros factores sobre el crecimiento del fitoplancton. Cabe mencionar que durante invierno se tiene una mayor incertidumbre de las concentraciones de sílice debido a la falta de datos de campo. En 2005 se observa una mayor diferencia entre los valores observados y modelados en la concentración de sílice disuelto, debido a que una fuerte surgencia en la región promovió altas concentraciones de sílice disuelto (mayor de $20\ \mu\text{M}$). Durante todo el periodo se observaron concentraciones de sílice disuelto mayores a $5\ \mu\text{M}$. Lo que indica que, al igual que el amonio, hubo una acumulación de sílice disuelto en la bahía. Esta acumulación puede ser debida a la predominancia de la disolución de ópalo biogénico, proceso que se incluye en la modelación en ERSEM del sílice disuelto.

La concentración mínima de sílice disuelto observada en BSQ es mayor que el mínimo para otros sitios de estudio, como es el caso de la Bahía Bodega, California, en donde se observan concentraciones menores de $0.4\ \mu\text{M}$ de sílice disuelto en verano cuando no hay un aporte nuevo de nutrientes y que puede llegar a ser un nutriente limitante para el crecimiento de las diatomeas (Wilkerson et al. 2006). Posiblemente en BSQ el sílice disuelto no sería un nutriente limitante ya que se observa un aporte continuo de este nutriente.

La variación en la concentración de fósforo entre invierno y la época intensa de surgencias fue de $\sim 0.5\ \mu\text{M}$ (Figura 16), una diferencia menor

comparada con las diferencias que se observan de los otros nutrientes (Figura 13). Esta variación puede reflejar que dentro de BSQ hay otras fuentes de fósforo inorgánico disuelto y no solo lo que proviene del océano adyacente por las surgencias. BSQ ha sido reconocido por varios autores (Álvarez-Borrego y Chee-Barragán 1976) como una fuente de fósforo inorgánico, el cual se ha encontrado se incrementa desde la boca hacia los brazos internos de la bahía. Camacho-Ibar et al. (2003) mencionan que el sistema es una fuente neta de fósforo disuelto y que este exceso de fósforo puede reflejar una dominancia de la liberación de este nutriente por la oxidación de materia orgánica sobre el consumo por productores primarios. En otras palabras, aunque la concentración del fósforo está influenciada por las interacciones no-biológicas (i.e. absorción, co-precipitación), las interacciones biológicas que modifican la magnitud en las concentraciones en BSQ son más importantes.

VI.5.2. Variación estacional y entre años de la biomasa incluidos los módulos de fitoplancton, pastos marinos y macroalgas

Se observan altas biomásas de *Z. marina*, *Ulva spp.* y diatomeas cuando se incluye la advección en GOTM, los cuales son valores mas realistas (Figura 18). Cuando no se incluye la advección, la biomasa foliar de *Z. marina* es máxima durante verano - otoño ~ 100 g peso seco m^{-2} en ambos años, mientras que cuando la advección se considera, se obtienen máximos de 110 y 150 g peso seco m^{-2} fueron obtenidos para 2004 y 2005, respectivamente. Ibarra-Obando et al. (2007) reportan un promedio anual de

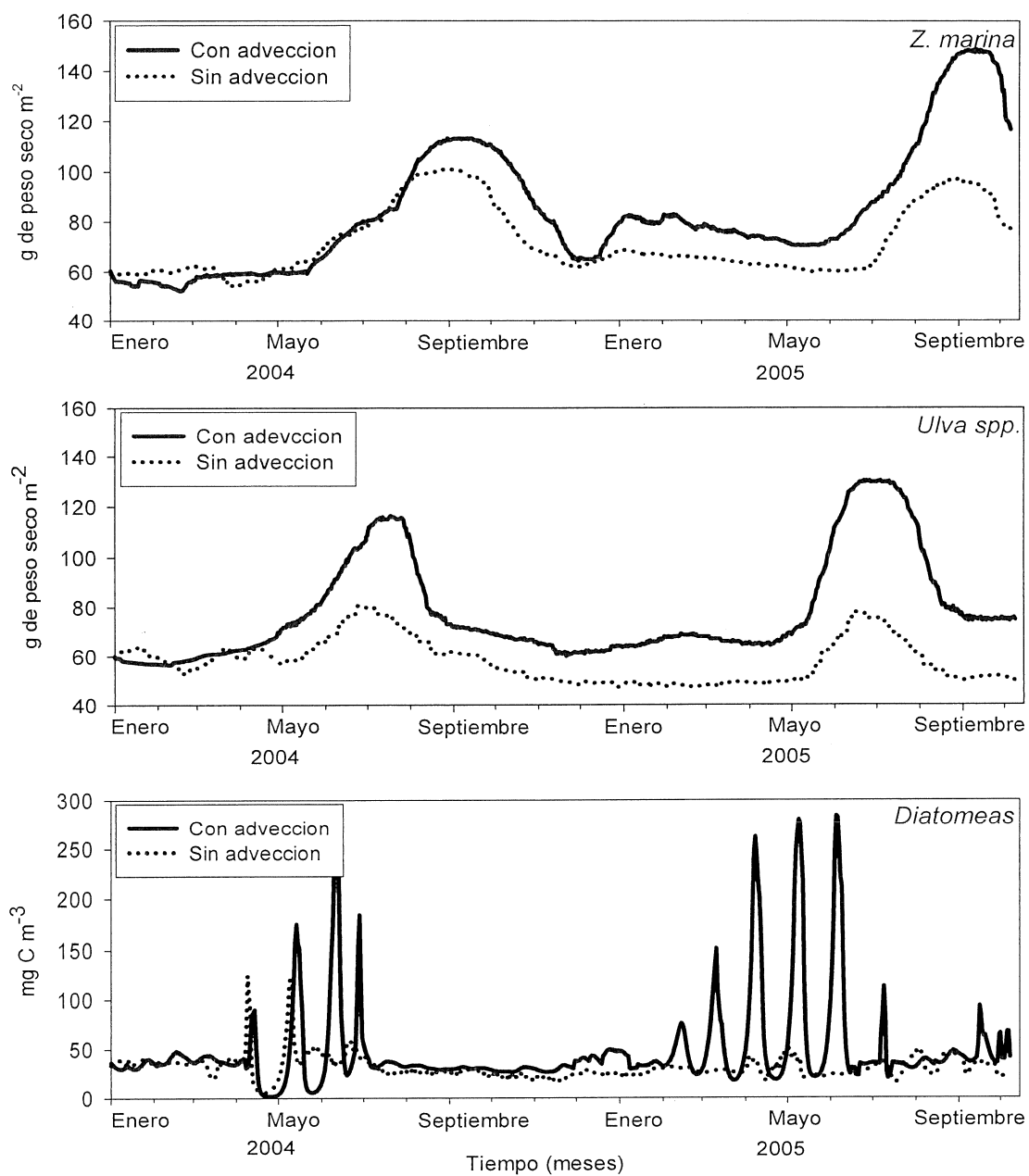


Figura 18. Resultados del modelo de la biomasa foliar de *Z. marina*, *Ulva spp.* y diatomeas, con y sin incluir advección de nutrientes (nitratos, amonio, fósforo y sílice disuelto).

biomasa foliar en BSQ de 75 g peso seco m^{-2} , con un rango anual máximo de ~ 80 a ~ 350 g peso seco m^{-2} , y un máximo promedio en verano-otoño de ~ 150 g peso seco m^{-2} . En el caso de *Ulva spp.* cuando no se incluye la advección, el máximo de biomasa ocurre a principios de verano y es similar en 2004 y 2005, con un valor de ~ 80 g peso seco m^{-2} . Cuando la advección si se considera, los máximos son de 120 y 130 g peso seco m^{-2} , respectivamente. Zertuche-González (comunicación personal) reportan biomasa de *Ulva spp.* de ~ 350 g peso seco m^{-2} cerca de la estación de simulación en BSQ durante primavera y verano del 2004 y 2005, y ~ 65 g peso seco m^{-2} a finales del invierno de 2005. Dado que la biomasa de *Ulva spp.* reportada por estos autores está referenciada a mantos (i.e. sitio con 100% de cobertura por esta macrofita), es factible que los valores estén sobre-estimados en el sitio de simulación donde coexisten *Ulva spp.* y *Z. marina*. Por otra parte, cuando no se incluye la advección los florecimientos de diatomeas están ausentes en las simulaciones, mientras que varios florecimientos aparecen con particular intensidad en mayo y junio cuando si se considera la advección. Los máximos de biomasa de diatomeas de 250 - 300 mg C m^{-3} son consistentes con biomasa de ~ 240 mg C m^{-3} estimadas de mediciones de clorofila en junio-julio. (~ 4 mg Chl a m^{-3}) reportadas por Millan-Núñez et al. (1982).

La diferencia en la tendencia estacional en la biomasa entre ambas macrofitas refleja la diferente respuesta a varios factores que controlan su producción. *Ulva spp.* alcanzó su biomasa máxima durante junio - julio y *Z.*

marina en septiembre - octubre. En el caso de los pastos, su producción está regulada por la irradiancia, la temperatura y la disponibilidad de nutrientes (Dennison y Alberte 1982; Trancoso et al. 2005), siendo usualmente la disponibilidad de luz el factor mas importante (Zimmerman et al. 1987; Cabello-Pasini et al. 2003). En contraste, la producción de *Ulva spp.* es tá regulada por el consumo de nitrógeno que se encuentra disponible en la columna de agua. (Burd y Dunton 2001; Guimaraens et al. 2005).

La evolución estacional de la biomasa foliar de *Z. marina* en las simulaciones muestra un máximo de 150 g peso seco m^{-2} a finales de verano y principios de otoño, cuando la temperatura del agua de mar es máxima, y disminuye a ~ 70 g peso seco m^{-2} en invierno y principios de primavera. El rápido incremento de la biomasa ocurre en junio-julio (Figura 18) cuando la irradiancia es máxima (Figura 11). Este patrón es similar al descrito para *Z. marina* en BSQ (Poumian-Tapia e Ibarra-Obando 1999; Cabello-Pasini et al. 2003; Ibarra-Obando et al. 2007). La diferencia entre años en las simulaciones de este trabajo, con altas biomásas observadas en 2005, no se debe a la diferencia en la irradiancia, sino probablemente es debida al incremento en la disponibilidad de nitrato. Ibarra-Obando et al. (2007) especulan que la alta variabilidad interanual de la biomasa foliar de *Z. marina* que se observa en BSQ, está asociada con las variaciones en la disponibilidad de nutrientes.

La biomasa foliar de *Z. marina* presentó diferencias entre años en invierno. Se observa una biomasa de 60 g peso seco m^{-2} y de 80 g peso seco

m^{-2} en invierno de 2004 y 2005, respectivamente. Es posible que la diferencia sea debida a que durante el 2005 se tuvieron menos días nublados que con respecto al invierno del 2004, por lo que los pastos tuvieron un mayor crecimiento.

Los resultados de las simulaciones de ERSEM-GOTM muestran un ciclo estacional de la biomasa de *Ulva spp.*, con valores que incrementan en mayo, hasta un máximo de $130 \text{ g peso seco m}^{-2}$ en junio-julio, y un decremento rápido de 50% de septiembre a abril, en respuesta a una baja disponibilidad de nitrato (Figura 18). Durante este tiempo, el crecimiento de *Ulva spp.* está probablemente limitado por factores ambientales tales como la luz y la temperatura. La máxima variación de la biomasa de *Ulva spp.* en el modelo, es inducida por concentraciones altas de nitrato, que van de acuerdo con las observaciones realizadas por Zertuche-González (comunicación personal) quienes reportan altas densidades de *Ulva spp.* y altas concentraciones de nitrógeno en el tejido de las plantas en junio de 2005 comparado con mayo de 2004.

Los florecimientos de los tres grupos fitoplanctónicos (diatomeas, flagelados y nanoplancton) aparecen con particular intensidad en mayo y junio cuando se incluye la advección. Se observan máximos de biomasa de flagelados de $180 - 220 \text{ mg C m}^{-3}$ y de nanoplacton de $150 - 200 \text{ mg C m}^{-3}$ (Figura 19). Las variaciones físicas y químicas en las zonas de surgencias influyen en la composición y sucesión fitoplanctónica. Las células de tamaño grande y el nanoplancton de la comunidad fitoplanctónica son más efectivas

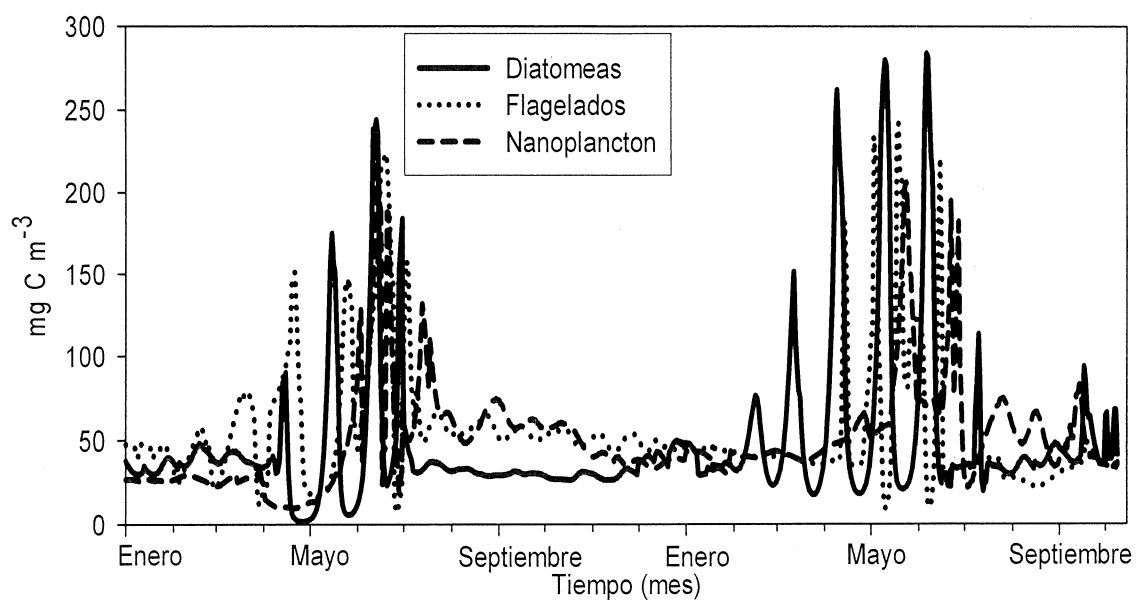


Figura 19. Resultados del modelo de la biomasa de los grupos fitoplanctónicos (diatomeas, flagelados y nanoplancton), incluyendo advección de nutrientes (nitrato, amonio, fósforo y sílice disuelto).

que las clases de menor tamaño en utilizar los nutrientes recién surgidos. Esto sugiere que, al inicio de la surgencia cuando el nitrógeno nuevo entra a la zona eufótica, las diatomeas son las especies dominantes. Conforme se agotan los nutrientes otras comunidades fitoplanctónicas como los flagelados comienzan a ser dominantes (Wilkerson et al. 2006). En los resultados del modelo se observa una sucesión fitoplanctónica, en donde ocurren primero los florecimientos de las diatomeas y después los flagelados y el nanoplancton (Figura 19).

Los resultados de la biomasa anual de los diferentes productores primarios en el sistema de BSQ refleja la influencia de diferentes factores (i.e. luz, temperatura y nutrientes), como se observa en las figuras 18 y 19. La limitación por nutrientes (nitrato) es mas alta en la presencia de *Ulva spp.* porque el consumo por esta macroalga representa un importante hundimiento de nutrientes en el sistema, ya que incorpora los nitratos a biomasa. Esto se puede observar cuando no se considera el módulo de *Z. marina* (Figura 20), la biomasa máxima de *Ulva spp.* aumenta de 120 g peso seco m⁻² a 160 g peso seco m⁻² en 2004 y de 130 g peso seco m⁻² a 180 g peso seco m⁻² en 2005. En el caso cuando no se considera el módulo de *Ulva spp.* (Figura 21), aunque habría una mayor disponibilidad de nitratos, la biomasa foliar de *Z. marina* aumenta en menor proporción (~ 20 g peso seco m⁻²), lo que indica que *Z. marina* está limitada por otros factores. Touchette y Burkholder (2000) mencionan que un enriquecimiento o mayor disponibilidad de nutrientes puede estimular el crecimiento de *Z. marina* cuando el sedimento

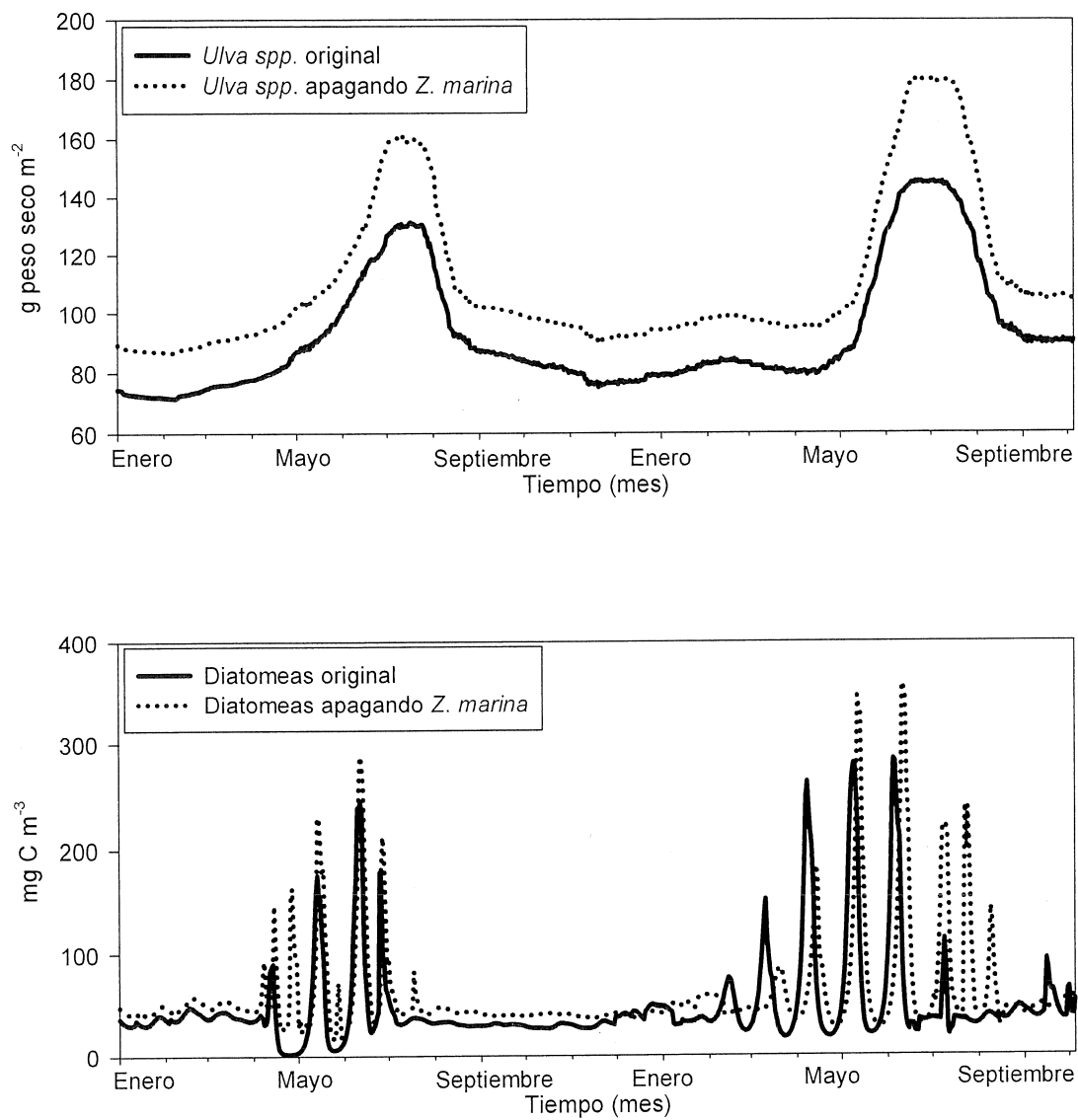


Figura 20. Comparación de la variación anual de la biomasa de *Ulva spp.* y diatomeas apagando el módulo de *Z. marina*. Incluyendo advección de nutrientes (nitratos, amonio, fósforo y sílice disuelto).

es la fuente, mas que la columna de agua. Es decir, un exceso de nitrógeno en la columna de agua podría inhibir el crecimiento de los pastos marinos, no solo como un efecto indirecto de la estimulación de un mayor crecimiento de macroalgas asociado con la reducción de la luz, sino también como un efecto fisiológico. *Z. marina* puede ser inhibida cuando las concentraciones de nitrato en la columna de agua son mayores que $7 \mu\text{M}$ (Touchette y Burkholder 2000).

El incremento en biomasa del fitoplancton al no considerar el módulo de *Ulva spp.*, fue mayor que el incremento cuando no se considera *Z. marina* (Figuras 20 y 21). Se observan máximos de biomasa de diatomeas de $400 - 500 \text{ mg C m}^{-3}$ durante los periodos de intensa surgencia, así como la aparición de otros florecimientos durante junio y julio de 2005. El incremento de la biomasa cuando no se considera *Z. marina* fue de $\sim 15\%$ (Figura 20), mientras que cuando no se considera *Ulva spp.* fue de $\sim 50\%$ (Figura 21). Este incremento posiblemente refleja la no limitación por nutrientes en la columna de agua, ya que *Ulva spp.* tiene la misma estacionalidad que el fitoplancton y tiene una alta capacidad de tomar los nutrientes, por lo que podría limitar la disponibilidad de los nutrientes para las diatomeas. Por otra parte *Z. marina* tiene su máximo crecimiento dos meses después del máximo del fitoplancton, por lo que su consumo máximo de nutrientes, ocurre en una época del año diferente. En un estudio realizado por Trancoso et al. (2005) en la Ría de Aveiro, Portugal, utilizaron un modelo para conocer la influencia de las macroalgas bentónicas en la dinámica del sistema, particularmente en términos de

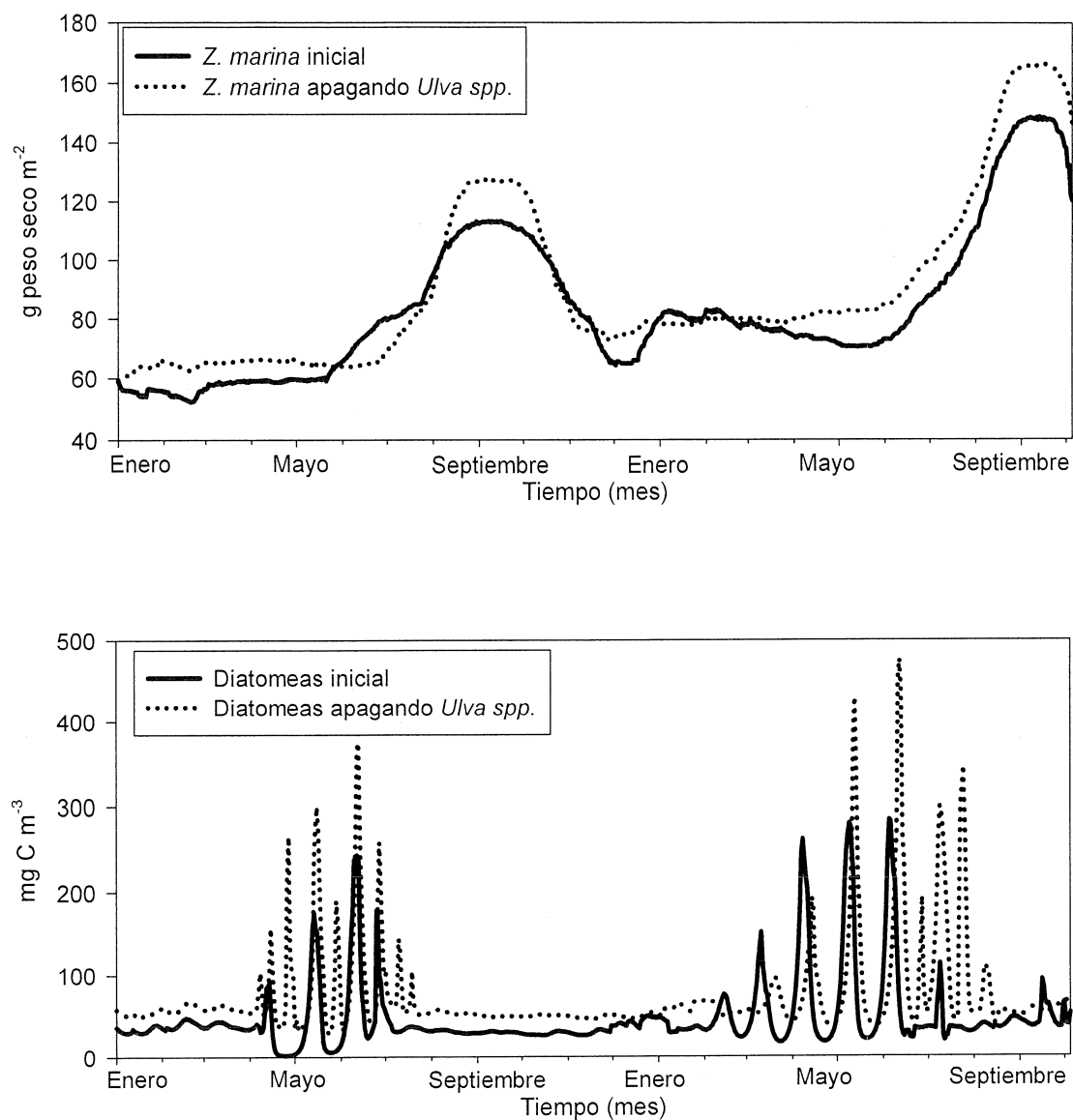


Figura 21. Comparación de la variación anual de la biomasa foliar de *Z. marina* y diatomeas apagando el módulo de *Ulva* spp. Se incluye la advección de nutrientes (nitratos, amonio, fósforo y sílice disuelto).

concentración de nutrientes y fitoplancton. Estos autores mencionan que las macroalgas tiene un control significativo en la producción primaria del estuario, ya que la presencia de esta macrofita ocasiona que la biomasa fitoplanctónica disminuya de manera importante, ya que la macroalga permanece por un largo periodo dentro del estuario ocasionando un mayor consumo de nutrientes.

Debido a que el fósforo no sería un nutriente limitante en BSQ de acuerdo a los resultados del modelo, se realizó una simulación con la concentración del fósforo en exceso, es decir, se duplicaron los gradientes de concentración del fósforo. A pesar de que esta simulación sería una condición no real para BSQ, bajo este escenario la pregunta a contestar es: ¿Cuál es la respuesta de los productores primarios a este exceso de fósforo?

La biomasa foliar de *Z. marina* no muestra un incremento notable en las simulaciones con un exceso de fósforo en la columna de agua. Esto puede ser debido a que los pastos marinos presentan una mayor afinidad para tomar el fósforo a través de sus raíces (Touchette y Burkholder 2000). Sin embargo, la importancia de tomar el fósforo ya sea por sus hojas o raíces puede variar considerablemente, dependiendo de la disponibilidad de fósforo en el medio. Se ha reportado que *Z. marina* asimila el fósforo requerido para su crecimiento a través de sus hojas, y libera el fósforo tomado del sedimento solo cuando este es limitante (Touchette y Burkholder 2000, ver referencias).

Para simular de manera más realista la dinámica de la biomasa de *Z. marina*, se pueden incluir otros factores que no son considerados en la

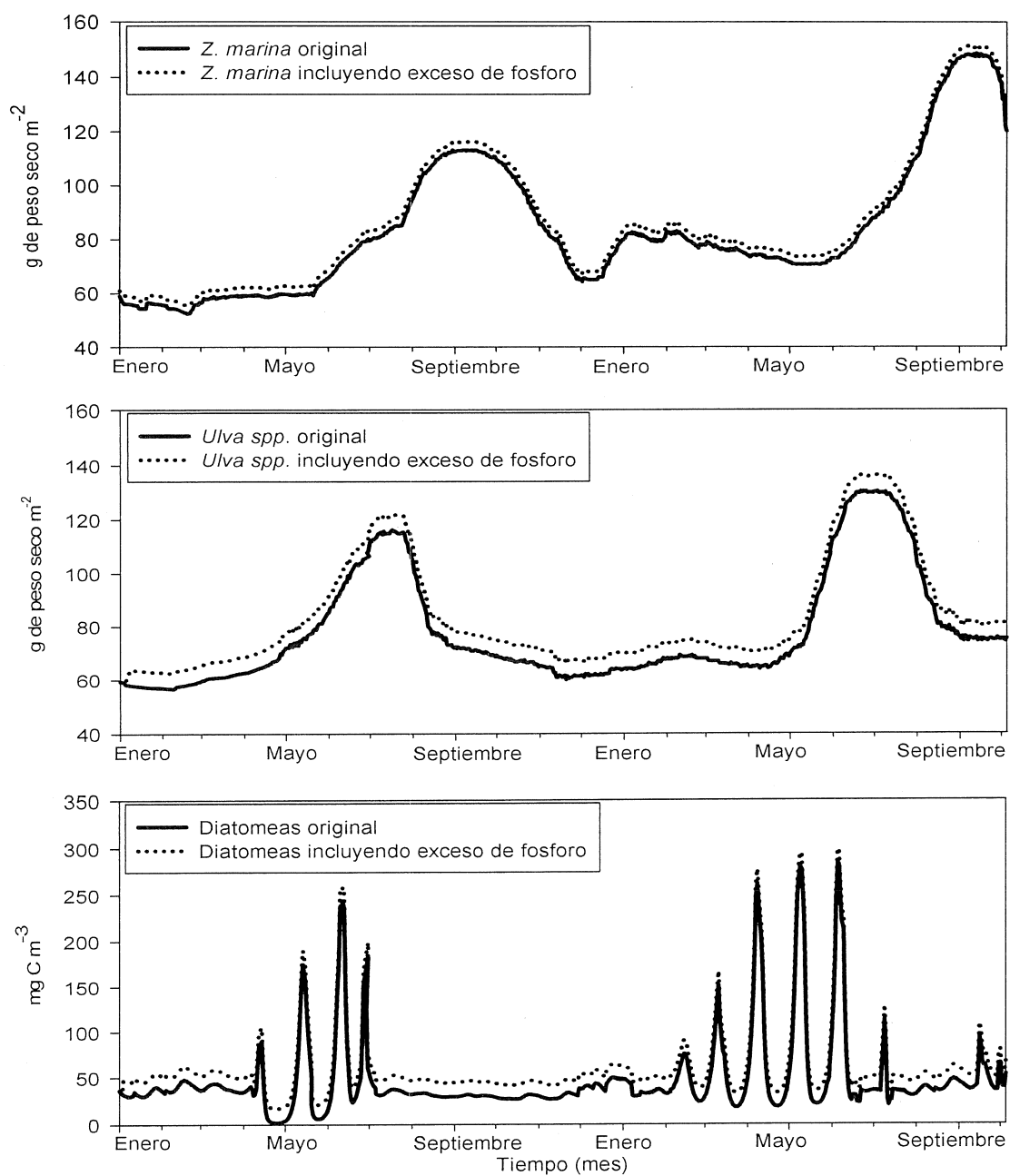


Figura 22. Resultados de la variación anual de la biomasa foliar de *Z. marina*, *Ulva spp.* y diatomeas incluyendo una mayor concentración de fósforo. No se aplicó la advección de nitratos, amonio y sílice disuelto.

simulación. Un ejemplo es la caída de las hojas, en donde los pastos pierden importantes cantidades de nutrientes a través de la exportación masiva del detritus de las hojas por medio de la acción del oleaje y las corrientes, o como sitios importantes de enterramiento de carbono orgánico, que representaría un aporte significativo de nutrientes. Gacia et al. (2002) mencionan que las praderas de pastos de *P. oceanica* al este de España, son importantes sitios de enterramiento de carbono orgánico (depositación de $198 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$), derivado de seston (72%) y del detritus de *P. oceánica* (28%). Otro factor importante a considerar es el pastoreo. Los herbívoros ingieren las hojas de los pastos y solo una menor parte de los nutrientes contenidos en las hojas pueden ser incorporados dentro de su biomasa. La mayoría de los nutrientes son liberados a través de las heces en el reservorio del detritus, indicando que el principal papel de los herbívoros es la transferencia de nitrógeno y fósforo de la planta al ciclo microbiano.

Por otra parte, la respuesta de la biomasa de *Ulva spp.* y de las diatomeas a un exceso de fósforo presentaron un incremento de $\sim 5 \text{ g}$ de peso seco m^{-2} y de $\sim 15 \text{ mg C m}^{-3}$, respectivamente (Figura 22). Rees (2003) realizó un estudio para conocer las diferencias en la cinética de consumo de nutrientes en las macroalgas y el fitoplancton. Este autor menciona que las macroalgas presentan una menor afinidad en el consumo de fósforo con respecto a otros nutrientes, mientras que el fitoplancton presenta un mayor consumo por el fósforo que con respecto a las macroalgas. Lo anterior sugiere que el incremento en biomasa por parte de las diatomeas en la

presente simulación, estén indicando una sub-estimación de la tasa de consumo de fósforo.

En un estudio realizado por Zertuche-González (comunicación personal) mencionan que no pueden concluir acerca de que el fósforo sea un nutriente limitante para *Ulva spp.* en BSQ, ya que la alta razón N:P (28 a 44) y bajo contenido de fósforo en el tejido (0.1 a 0.17%) encontrados en su estudio puede sugerir limitación por fósforo. Sin embargo, el contenido de fósforo en el tejido de *Ulva spp.* fue alrededor del valor de concentración crítico (0.1%) reportado por Lapointe et al. (2005) para *Ulva lactuca* en aguas enriquecidas de nutrientes fuera de la costa de Florida. La concentración de nutrientes disueltos y la razón N:P en el tejido de los datos obtenidos en este estudio sugieren que los cambios en la razón N:P son parcialmente debidos a un fuerte aporte de nitratos observado en 2005 causado por la surgencia y no por un agotamiento o disminución del fósforo. Por lo tanto al existir un exceso de fósforo disuelto en la columna de agua, *Ulva spp.*, a pesar de su baja capacidad de almacenamiento del nutriente, lo asimila de forma diferente para su crecimiento, puesto que no se ve reflejado en un aumento de su biomasa.

VI.5.3 Variación estacional del Zooplancton y del bacterioplancton

Los florecimientos fitoplanctónicos (diatomeas), del zooplancton (macrozooplancton + microzooplancton) y el bacterioplancton, aparecen con particular intensidad en mayo y junio de 2004 y 2005. Se observan máximos biomasa de diatomeas de 240 - 280 mg C m⁻³, de zooplancton de 100 - 150

mg C m⁻³ y de bacterias de 150 - 100 mg C m⁻³ (Figura 23). Estos máximos de biomasa pueden estar relacionados con las surgencias que ocurren en BSQ que influyen la composición y sucesión de estos tres grupos funcionales. En las simulaciones el zooplancton respondió rápidamente a los florecimientos fitoplanctónicos; a un máximo de biomasa de diatomeas le sigue un máximo de zooplancton (Figura 23), ya que el zooplancton remueve gran cantidad del fitoplancton, así como de bacterias y protozoarios (Olivieri y Chavez 2000). En la figura 23 se puede observar el control del zooplancton sobre el fitoplancton, ya que al no considerar el grupo funcional del zooplancton, el fitoplancton aumenta en un 20 % de su biomasa. Olivieri y Chavez (2000) mencionan que si una presa es ingerida por el zooplancton, aproximadamente el 70% es asimilada y la otra parte es excretada como amonio.

Para una mejor simulación, así como una validación de los datos de salida del modelo se requiere de mediciones de campo de la biomasa del zooplancton, así como de los parámetros que se incluyen en la ecuación que describe la tasa de cambio de la biomasa del zooplancton (ec. 7), por ejemplo la tasa de excreción, el coeficiente de asimilación, la tasa de mortalidad y la tasa de depredación. Wei et al. (2004) aplicaron un modelo para explicar la dinámica del fitoplancton en el mar de Bohai, China, en el que incluyen análisis de sensibilidad de varios parámetros y factores que influyen en la biomasa del zooplancton.

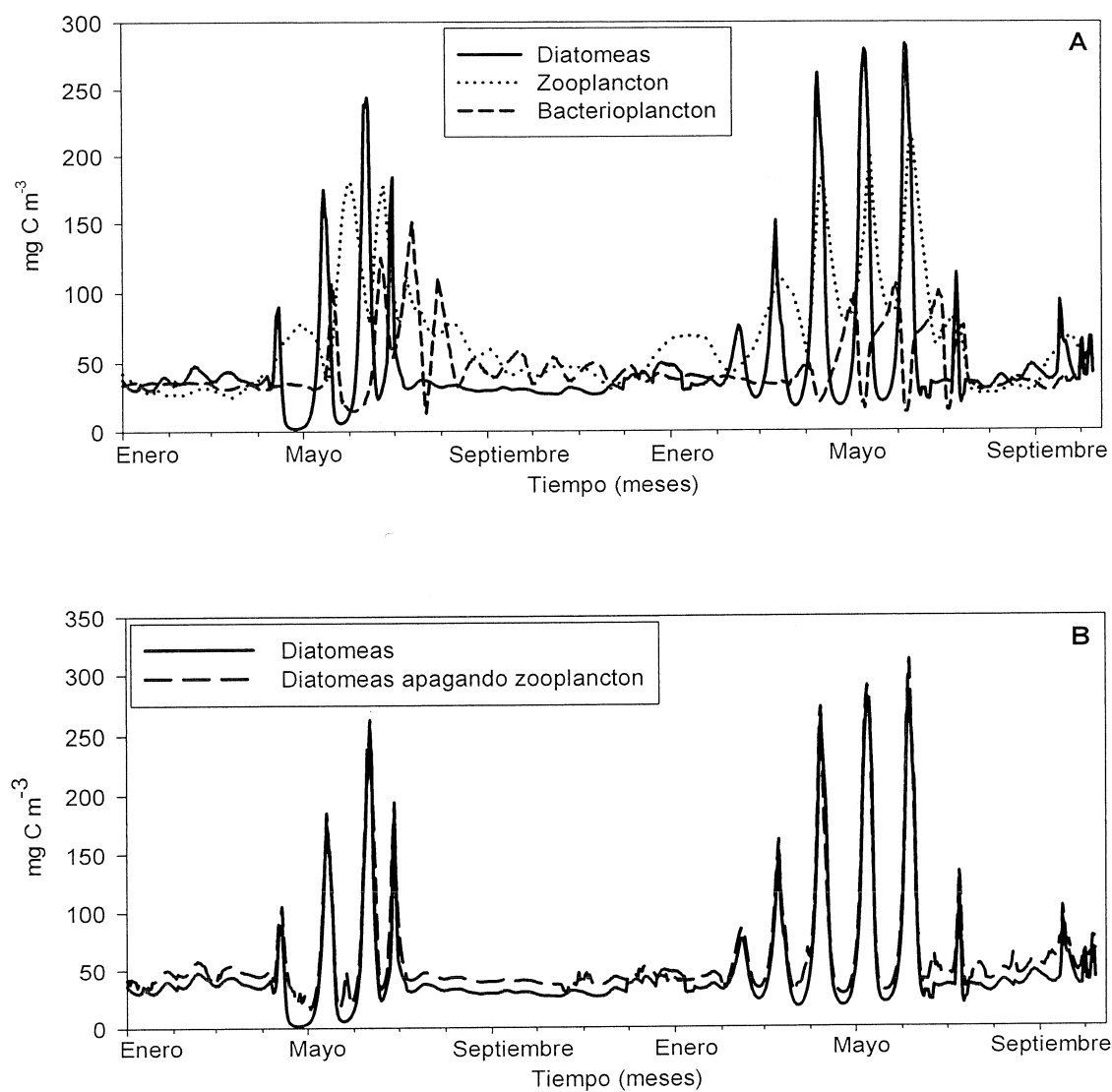


Figura 23. (A) Biomasa anual de diatomeas, zooplancton y bacterioplancton en mg C m⁻³ con advección de nutrientes (nitratos, amonio, fósforo y sílice disuelto). (B) Biomasa de diatomeas apagando el grupo funcional del zooplancton con advección de nutrientes.

Estos autores concluyen que la biomasa fitoplanctónica disminuyó en un 20% cuando se aumento la tasa de depredación del zooplancton en un 50%.

Estudios en BSQ (Aveytua-Alcazar 2004) mostraron que la producción bacteriana presenta cambios temporales y espaciales con valores bajos en septiembre y valores altos en marzo. Los valores máximos ocurren cerca de la boca de la bahía y los valores más bajos en Bahía Falsa, zonas que presentan el menor tiempo de residencia del agua y por lo tanto la mayor influencia oceánica. Los resultados de la simulación (Figura 23) sugieren que las bacterias presentan valores mínimos de biomasa en invierno (40 mg C m^{-3}), mientras que durante la primavera responden rápidamente a los florecimientos del fitoplancton y del zooplancton. Se puede observar un desfase en el tiempo de la biomasa bacteriana, posiblemente relacionada con la producción de materia orgánica disuelta de la contribución de estos organismos. Cabe hacer notar que se puede observar una variabilidad en la biomasa bacteriana con máximos en el 2004 (150 mg C m^{-3}), mientras que la biomasa fitoplanctónica y zooplanctónica alcanzan su biomasa máxima en el 2005. Esto sugiere que posiblemente el parámetro de la tasa de asimilación de la materia orgánica incluida en la ecuación que describe la razón de cambio de la biomasa bacteriana, tiene que ajustarse en el modelo de acuerdo a las condiciones de la bahía, ya que esta tasa depende de la cantidad de sustrato orgánico disponible en el medio.

VI.5.4. Análisis de sensibilidad en los parámetros de radiación fotosintéticamente activa, factor del coeficiente de atenuación y la tasa de consumo de nitrato

En el presente trabajo la biomasa de *Z. marina* fue sensitiva a los parámetros relacionados con la luz (PAR y factor de limitación de luz) y *Ulva spp* a las variaciones en el consumo máximo de nitrato. Se sugiere que en BSQ la temperatura del agua tiene un control menor en las variaciones estacionales de la biomasa de *Z. marina* y *Ulva spp*. Kaldy y Lee (2007) reportan *Z. marina* tiene un crecimiento óptimo a una temperatura entre 15 y 20 °C y mencionan que la temperatura no es un factor importante que controle la variación estacional de la biomasa de *Z. marina* en la bahía de Yakima, Oregon, un sistema estuarino influenciado por las surgencias costeras de la corriente de California: Este rango de temperatura se observa cerca de la boca dentro de BSQ (datos no mostrados), por lo que es posible que en BSQ la temperatura tenga un menor control en la biomasa de *Z. marina* que con respecto a los otros factores.

En el análisis de sensibilidad, las variaciones de $\pm 30\%$ en PAR produce cambios tanto en la biomasa foliar de *Z. marina* como en la biomasa de *Ulva spp*. Estos cambios son mas notorios en la biomasa de *Z. marina* con incrementos de $\sim 20 - 25$ g peso seco m^{-2} . *Ulva spp*. también responde a las variaciones de PAR, aunque los cambios (< 10 g peso seco m^{-2}) son mas pequeños que los de *Z. marina* (Figura 24). La alta sensibilidad de *Z. marina* a los cambios de luz es evidente al variar el factor de limitación de luz (Figura

25), mientras que la biomasa foliar de *Z. marina* cambia de $\sim 15 - 20$ g peso seco m^{-2} con una variación de $\pm 30\%$ en el factor de limitación de luz (la biomasa incrementa cuando la extinción de la luz disminuye). *Ulva spp.* por otro lado tiene cambios en biomasa de ~ 10 g peso seco m^{-2} (Figura 25).

Es importante entender y predecir a través de la modelación el efecto de los cambios de la disponibilidad de luz sobre las comunidades de *Z. marina* en el ecosistema de BSQ. La variación anual de la biomasa foliar y fotosíntesis de *Z. marina* en tres lagunas costeras a lo largo de la costa de Baja California, BSQ incluido, fueron relacionadas con diferencias en la irradiancia, temperatura y claridad del agua por Cabello-Pasini et al. (2003). En general se observó un incremento en los niveles de irradiancia y en la variación anual de la temperatura en las lagunas al sur de BSQ. La poca disponibilidad de luz en BSQ causa diferencias latitudinales en la distribución espacial de *Z. marina*, con un incremento en las biomásas de las praderas intermareales en esta laguna (Cabello-Pasini et al. 2003) que están fuertemente relacionadas con la penetración y extinción de la luz (Duarte et al. 2007). Esta distribución ocasiona que las praderas de pastos en BSQ sean particularmente sensitivas a los cambios en la calidad del agua, tanto naturales como inducidos por el hombre. Ward et al. (2003) reportan un 34% de pérdida en la cobertura de pastos del sub-mareal entre dos muestreos que abarcan un periodo de 13 años, aparentemente ocasionada por el incremento en la turbidez del agua. Sin embargo debido a que *Z. marina* presenta una alta variabilidad interanual en su biomasa (Ibarra-Obando et al. 2007),

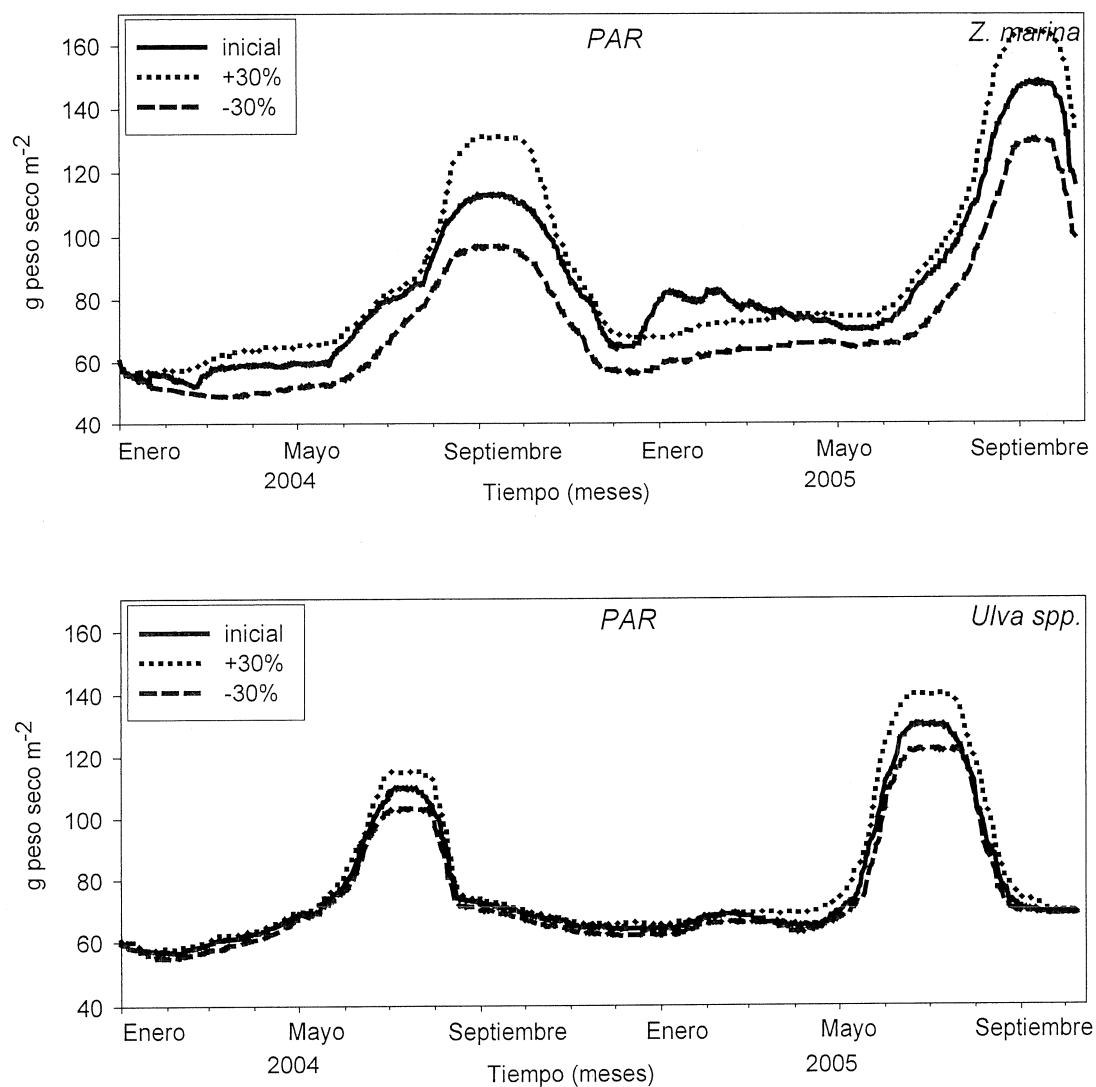


Figura 24. Resultados obtenidos del análisis de sensibilidad variando PAR, por $\pm 30\%$ alrededor de su valor nominal, en los módulos de *Z. marina* y *Ulva spp.*

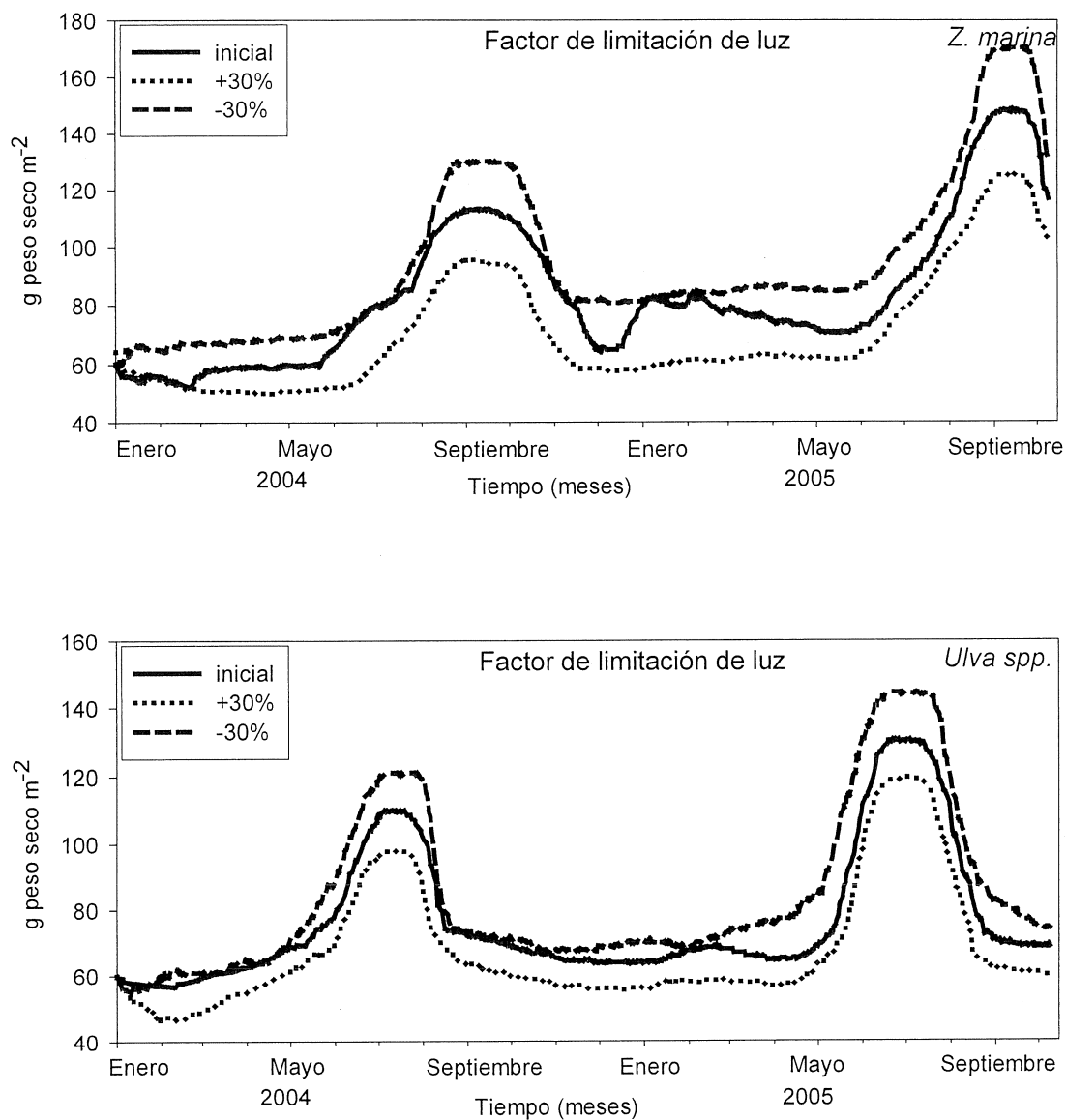


Figura 25. Resultados obtenidos del análisis de sensibilidad variando el factor de limitación de luz, por $\pm 30\%$ alrededor de su valor nominal, en los módulos de *Z. marina* y *Ulva spp.*

es posible que la pérdida de cobertura que reportan Ward et al. (2003) sea solo una diferencia interanual y no una tendencia de pérdida de cobertura de largo plazo.

Por otra parte debido a que las áreas urbanas y el turismo ha incrementado alrededor de la bahía, problemas relacionados con la claridad del agua son una amenaza para las comunidades de *Z. marina*. El transporte de sedimento de áreas erosionadas del continente a aguas costeras, pueden indirectamente dañar a los pastos bloqueando el paso de la luz que necesita para crecer. Los florecimientos algales son resultado del exceso de nutrientes liberados hacia las aguas costeras, el aumento de los florecimientos causan una disminución en el porcentaje de la luz que está disponible para la fotosíntesis de los pastos.

En contraste con los pastos, la simulación de la biomasa de *Ulva spp.* es menos sensitiva a la disponibilidad de luz y más sensitiva a la disponibilidad de nitrógeno que es frecuentemente el caso en sistemas influenciados por surgencias (Guimaraens et al. 2005). La variación de 30% en la tasa máxima de consumo de nitrato muestra un incremento de ~ 10 g peso seco m^{-2} en la biomasa de hojas de *Z. marina* y una variación de $\sim 25 - 35$ g peso seco m^{-2} para *Ulva spp.* (Figura 26). Aunque el nitrógeno se considera generalmente el nutriente más limitante de *Z. marina*, los pastos pueden tomar nitrógeno especialmente amonio) y fósforo del sedimento y de la columna de agua (mayormente nitrato) (Kaldy y Lee 2007).

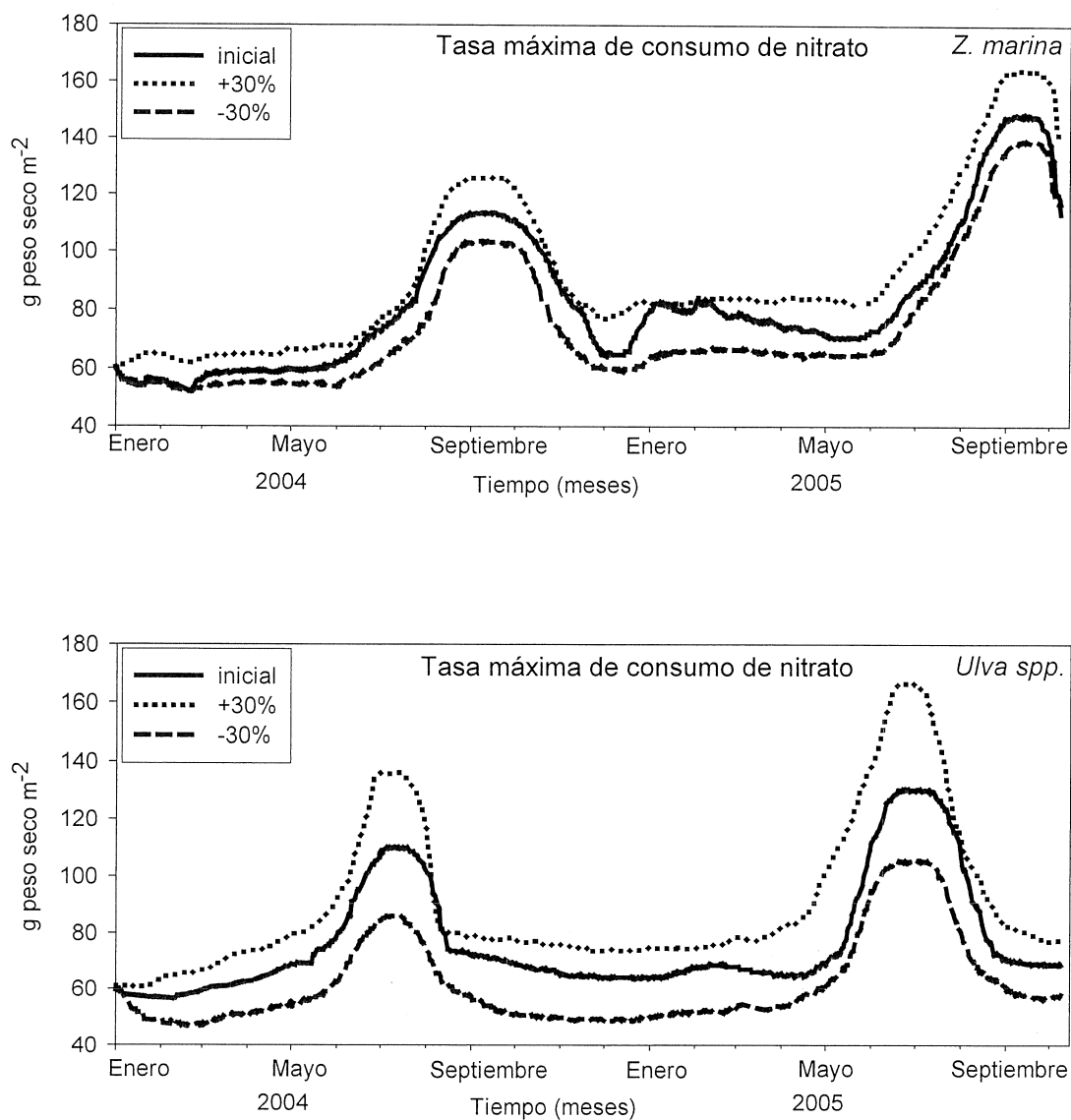


Figura 26. Resultados obtenidos del análisis de sensibilidad variando la tasa de consumo máximo de nitrato, por $\pm 30\%$ alrededor de su valor nominal, en los módulos de *Z. marina* y *Ulva spp.*

La importancia relativa del consumo de nitrógeno por las hojas versus raíces, depende en parte de las concentraciones de nutrientes en la columna de agua. En BSQ las concentraciones de amonio intersticial son típicamente $> 200 \mu\text{M}$ (datos no publicados). Un valor por debajo de esta concentración sugeriría una limitación de nitrógeno para su crecimiento (Lee y Dunton 1999, ver referencias). Sin embargo, los análisis de sensibilidad realizados en este estudio apoyan la sugerencia previa de que la variabilidad entre años de la biomasa foliar de *Z. marina* está asociada con las variaciones en el consumo y disponibilidad del nitrato como se sugiere para BSQ (Ibarra-Obando et al. 2007). La alta sensibilidad en la biomasa de *Ulva spp.* en el consumo de nitrato en las simulaciones para BSQ (i.e cambios en la biomasa de *Ulva spp.* de $\sim 30\%$ con una variación de 30% en la tasa de consumo máxima, mientras que para *Z. marina* solo varía $\sim 10\%$), y es consistente con los resultados de modelos de macroalgas para otros sistemas costeros (Guimaraens et al. 2005, Trancoso et al. 2005).

Resultados de un modelo de macroalgas en una laguna costera muestran que la disponibilidad de nitrógeno fue el factor limitante más importante en su crecimiento (Trancoso et al. 2005), como se observa en el presente estudio, ya que las concentraciones de nitrato en la columna de agua incrementan $\sim 4 \mu\text{M}$ (Figura 13) cuando no se considera a *Ulva spp.*

La alta sensibilidad de *Ulva spp.* al consumo de nitrógeno es consistente con la distribución espacial del stock de carbono de *Ulva spp.* dentro de BSQ. Se observan altas densidades y grandes mantos cerca de la

boca de la laguna, donde la influencia del aporte de nitrato desde el océano es mayor con respecto a los brazos internos (Camacho-Ibar et al. 2007).

VI.6. Conclusiones

Los resultados muestran que la advección de nutrientes incluida en GOTM mejora la simulación estacional de las concentraciones de nutrientes, y de la biomasa de *Ulva spp.* y *Z. marina* en BSQ, un ecosistema costero influenciado por surgencias.

Al igual que los resultados de las simulaciones de los nitratos y el amonio, las concentraciones de fósforo y sílice disuelto fueron más altas cuando se incluyó la advección en las simulaciones, particularmente mas notorias durante los periodos de surgencias.

La adición de los módulos de *Z. marina* y *Ulva spp.* en ERSEM, un modelo complejo tipo ecosistema, permite simular la tendencia estacional de la biomasa de estas macrofitas. Sin embargo se requieren datos de campo para validar las magnitudes de estas biomasa, las cuales pueden mostrar intensas variaciones interanuales.

Para simular de manera más realista la dinámica de la biomasa de *Z. marina*, es necesario incluir en el modulo de *Z. marina* factores tales como la pérdida de las hojas debido a la acción del oleaje, pastoreo etc. Existen otros factores ambientales como la luz, temperatura y la edad del tejido de la planta que pueden influenciar la absorción de fósforo. Los factores ambientales están considerados en el modelo ERSEM, así como la edad del tejido en el

proceso de la mortalidad. Sin embargo, se requieren realizar análisis de sensibilidad para entender su efecto sobre la biomasa de *Z. marina* a un exceso de fósforo en la columna de agua.

La disponibilidad del nitrógeno nuevo (nitratos) parece ser uno de los factores principales que determinan la variación estacional de *Ulva spp.* que fue mas sensitiva a las tasas máximas de consumo de nitrato. Sin embargo, se requiere una calibración de las tasas máximas de nitrato para una mejor simulación de la variación estacional de la biomasa de *Ulva spp.* en BSQ.

El fitoplancton presentó una estacionalidad parecida a la de *Ulva spp.*, posiblemente reflejando la fuerte dependencia a la disponibilidad del nitrato y que influyen la composición y sucesión de otros grupos funcionales, como son el zooplancton que respondió rápidamente a los florecimientos fitoplanctónicos.

Capítulo VII. Balance dinámico del nitrógeno

VII.1. Introducción

Aunque probablemente BSQ sea la laguna costera mas estudiada del noreste de la península de Baja California en términos de flujos biogeoquímicos entre el sistema y el mar (Lara-Lara et al. 1980; Farfán y Álvarez-Borrego 1983; Camacho-Ibar et al. 2003), se conoce muy poco sobre el destino del nitrógeno (N) a través de los diferentes componentes bióticos. Se puede inferir que la bahía se fertiliza con aguas marinas frías y ricas en nutrientes inorgánicos, producto de los eventos de surgencias. En BSQ las aguas de surgencia que se presentan en el océano adyacente aportan N nuevo (nitrato), que se consume rápidamente y promueve la alta productividad y biomasa de pastos marinos y macroalgas dentro de la bahía (Camacho-Ibar et al. 2007). Dado que estos productores primarios son componentes importantes que conforman el ecosistema de BSQ, resulta entonces importante conocer de manera cuantitativa el ciclo del N, ya que es el elemento que posiblemente determina tanto la distribución espacial como la abundancia de dichas macrofitas.

Independientemente de su fuente, el N importado se redistribuye en diferentes compartimientos en el interior de la bahía mediante una variedad de procesos que son difíciles de cuantificar de manera simultánea. Sin embargo, mediante la aplicación de modelos complejos tipo ecosistema como

ERSEM, es posible la obtención de balances que permiten tener “fotografías instantáneas” de los ciclos de los elementos en los ecosistemas.

El nitrógeno inorgánico es incorporado por los productores primarios pelágicos, una parte llega al sedimento, ya sea a través de la sedimentación de las células algales por vía el pastoreo o por la depositación de los pellets fecales y organismos muertos. Una vez en el sedimento el nitrógeno orgánico puede ser enterrado permanentemente o descomponerse con la liberación de nutrientes como amonio y urea. El nitrógeno inorgánico es incorporado por los productores primarios bentónicos y como sustrato para los procesos microbianos (Risgaard-Petersen 2004). La presencia del macrobentos contribuye al transporte vertical de la materia orgánica particulada. Este transporte es importante en la distribución vertical del detritus, así como para la actividad microbiana en las capas del sedimento (Ebenhoh et al. 1995).

Los productos de la remineralización del nitrógeno pueden ser liberados del sedimento a la columna de agua, a través de procesos microbianos que determinan la forma en la cual el nitrógeno es liberado y por lo tanto el grado de remineralización del nitrógeno para que sea utilizado por la nueva producción primaria. La degradación o remineralización de este material depende de su naturaleza. Por ejemplo, las hojas de los pastos contienen celulosa y constituyentes fenólicos que no son fácilmente degradados por los organismos bentónicos, por lo que mucho de este material es acumulado en los sedimentos (Pedersen et al. 1999). En contraste, el material aportado por las macroalgas, contiene compuestos lábiles (Lomstein

et al. 2006) que son utilizados mas fácilmente por las bacterias (Pedersen et al. 1999).

El crecimiento de las macrofitas, tales como los pastos pueden afectar significativamente el ciclo del nitrógeno en los sedimentos (Caffrey y Kemp 1992). La alta productividad bacteriana puede contribuir a tasas altas de amonificación, nitrificación, desnitrificación, y reducción de nitrato en sedimentos con vegetación. La nitrificación es la conversión aeróbica de amonio a nitrato, la forma mas oxidada del N y la desnitrificación es la conversión anaeróbica del nitrato a nitrógeno gas. La amonificación que ocurre en praderas de pastos de regiones tropicales y templadas puede aportar amonio en exceso que requiere la planta para su crecimiento. La nitrificación aumenta en las praderas de pastos, probablemente como resultado de la liberación de oxígeno liberado por las raíces de las plantas (Caffrey y Kemp 1992). Los pastos marinos pueden incorporar el nitrógeno inorgánico a través de sus hojas y raíces. Aunque las raíces de los pastos están expuestas a altas concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto un orden de magnitud más grande que las concentraciones en columna de agua, las hojas pueden ser un stock importante de la toma de N (Iizumi y Hattori 1982).

VII.2. Condiciones iniciales para el cálculo del balance del nitrógeno en BSQ

La producción primaria y el intenso reciclamiento de la biomasa vegetal producida en el interior de BSQ se sostienen por aportes de nutrientes, así como la importación de materia orgánica desde el mar adyacente. Los nutrientes aportados hacia la laguna son, a su vez, abastecidos por los eventos de surgencias (Camacho-Ibar et al. 2003). Es de esperar entonces que las variaciones en las condiciones oceánicas se vean reflejadas en los procesos biogeoquímicos dentro de BSQ. Para conocer el destino del N en BSQ, se realizó un balance de masas dinámico que incluyó los diferentes grupos funcionales y reservorios que integran la trama alimenticia en los sistemas pelágico y bentónico del modelo ERSEM (Figura 28).

De acuerdo con la formulación del modelo ERSEM, el tamaño total del stock de N para el ecosistema de BSQ está dado por las siguientes ecuaciones generales:

$$\text{Nitrógeno total} = T_{benn} + T_{peln} \quad (74)$$

$$T_{peln} = NN_n + RR_n + PP_n + ZZ_n + BB_n + S1_n + Us_n \quad (75)$$

$$T_{benn} = QQ_n + KK_n + HH_n + YY_n + S2_n \quad (76)$$

donde cada término representa un stock de N. T_{benn} y T_{peln} representan los sistemas bentónico y pelágico, respectivamente. NN_n es el nitrógeno inorgánico disuelto en la columna de agua ($N_3 + N_4$), RR_n la materia orgánica disuelta y particulada, PP_n el fitoplancton, ZZ_n el zooplancton, BB_n las bacterias, $S1_n$ son las hojas de los pastos marinos y Us_n son las macroalgas.

En el sistema bentónico, QQ_n es la materia orgánica particulada, KK_n el nitrógeno inorgánico (N_4), HH_n el N almacenado en las bacterias, YY_n el N en el macrobentos y S_2 el N contenido en las raíces de los pastos.

Una manera de comprobar que el balance de N que se obtiene mediante la simulación alcanza el equilibrio es comparando la variación temporal del total de N del stock pelágico y bentónico (Figura 27). La simulación se inicializó y se mantuvo con un flujo constante de $1 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ aportado desde el océano (flujo obtenido a partir del gradiente promedio de la concentración de nitratos para primavera de 2004), y se iteró durante todo el año. El contenido total de N en el sistema bentónico tarda aproximadamente 2 meses en llegar al equilibrio, mientras que el stock de N en el sistema pelágico llega al equilibrio aproximadamente en 1 mes (Figura 27). Se puede observar que el balance de N alcanza el equilibrio, ya que los stocks de N se mantienen constantes con el tiempo. El tamaño del stock de N en el sistema bentónico fue de $600 \text{ mmol N m}^{-2}$ y del sistema pelágico de $250 \text{ mmol N m}^{-2}$ (Figura 27).

El océano abastece a BSQ con nitrato, el cual tan pronto entra a la bahía, se remueve de la columna de agua casi totalmente por los productores primarios. Estos productores primarios presentan diferente dinámica estacional e interanual (Figura 18) controlada por diversos factores (e.g. irradiancia, consumo de N) como se discutió en el capítulo anterior.

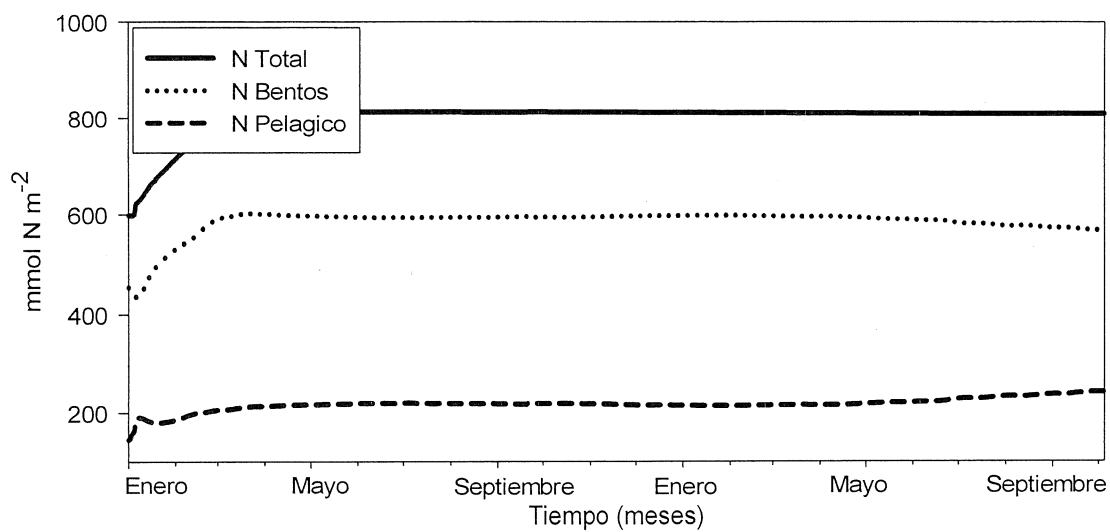


Figura 27. Tamaño del stock pelágico, bentónico y total de N en BSQ para las condiciones encontradas en la estación 8. La simulación está realizada con el aporte de nitrato y amonio calculado para el periodo de primavera de 2004.

En el presente capítulo se discute el destino del N bajo las condiciones de la primavera de 2004, para un periodo de 52 días de simulación (del 13 de mayo al 4 de julio), con particular énfasis en los procesos de incorporación de N por los productores primarios. Cabe hacer notar que el balance dinámico del N obtenido en este ejercicio se realizó con base en las condiciones oceanográficas observadas en la región cercana a la boca (estación 8, Figura 10) durante los meses de mayo-junio de 2004, el cual es un periodo de alta intensidad de surgencias.

VII.3. Resultados y discusión

VII.3.1 Stocks y flujos de nitrógeno en la columna de agua

Las macroalgas así como el fitoplancton tienen un crecimiento rápido y suelen estar limitadas por la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua, particularmente el N (Valiela et al. 1997). Por lo tanto, el stock de N de los productores primarios está influenciado por la incorporación de N disponible en la columna de agua, así como en el sedimento en el caso de los pastos marinos.

De entre los productores primarios evaluados en la simulación, el fitoplancton representa el stock más pequeño de N en la región cercana a la boca en BSQ. El tamaño del stock fitoplanctónico fue de $5.7 \pm 1.5 \text{ mmol N m}^{-2}$ y representa $\sim 3\%$ del stock vegetal total. El stock de *Ulva spp.* fue de $128 \pm 13 \text{ mmol N m}^{-2}$, equivalente al 57% del stock vegetal total, mientras que *Z. marina* representa el 40% del stock vegetal (Figura 28). Los stocks de N

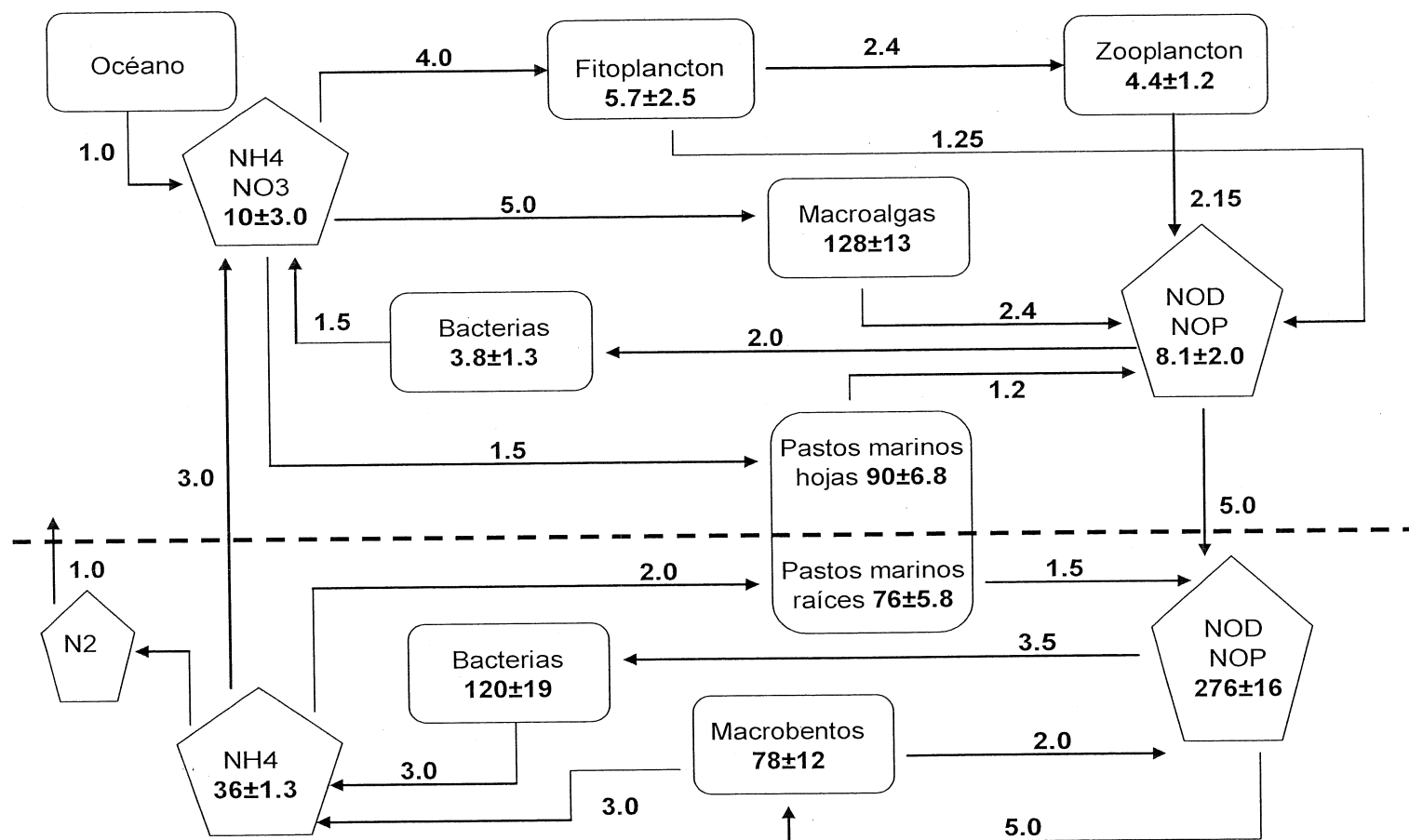


Figura 28. Diagrama conceptual del ciclo del N en la estación de simulación del 13 de mayo al 4 de julio. Los stocks están en mmol N m^{-2} y los flujos en $\text{mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

calculados en este estudio son similares a los calculados a partir de los datos reportados por Camacho-Ibar et al. (2007). Estos autores reportaron los stocks de carbono de *Z. marina*, *Ulva spp.* y fitoplancton en la temporada de surgencias intensas (mayo – junio) y en verano (septiembre – octubre) de 2004. Suponiendo una razón C:N de 304:20 para *Z. marina*, de 336:35 para *Ulva spp.* y de 106:16 (Atkinson y Smith 1983) para el fitoplancton, el stock de N calculado con los datos de Camacho-Ibar et al. (2007) en hojas de *Z. marina* fue de 123 mmol N m⁻², para *Ulva spp.* de 180 mmol N m⁻² y para el fitoplancton de 4.7 mmol N m⁻². El stock más grande de N fue el del compartimiento de *Ulva spp.* durante la primavera de 2004 en la estación de simulación, lo cual refleja que en dicho periodo esta macroalga se encuentra en la etapa de mayor crecimiento, por lo que el N esta siendo incorporado a biomasa.

Cabe hacer notar que el stock de N fitoplanctónico es aparentemente pequeño en contraste con el stock en las macrofitas en la estación de simulación. Camacho-Ibar et al. (2007) mencionan que en sitios con presencia de pastos, pero con mayor profundidad, la contribución del fitoplancton al stock de carbono total en productores primarios parece cobrar mayor relevancia. A pesar de aportar un stock relativamente pequeño, el fitoplancton presenta razones fotosíntesis/biomasa altas en comparación con las macrofitas, por lo que su contribución a la productividad primaria neta a nivel de ecosistema debe ser del mismo orden de magnitud que la de las macrofitas (Kaldy et al. 2002). Por esta razón, a pesar de las diferencias en el

tamaño de los stocks, la tasa de consumo de N por *Ulva spp.* calculada en el balance fue de $5.0 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, valor similar a la tasa de consumo por el fitoplancton de $4.0 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Figura 28). Olivieri y Chavez (2000) reportaron tasas de incorporación de N por el fitoplancton que varían de $\sim 6.0 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ hasta $\sim 30 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en la época de surgencias para la Bahía de Monterey, California. Lara-Lara et al. (1980) reportaron tasas de productividad primaria de 8 y $76 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, equivalentes a variaciones en las tasas de incorporación de N de entre 1.2 y $12 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Estas observaciones confirman que el valor calculado en la simulación está dentro del rango de lo esperado y también confirman la variabilidad dinámica fitoplanctónica durante los eventos de surgencias.

En el caso de las macroalgas, utilizando el valor medio de $\sim 20 \text{ mmol (g peso seco)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ de las razones de consumo de nitratos por *Ulva rigida* reportados por Fujita et al. (1989) para Yaquina Head (Oregon), se calculó una razón de consumo para *Ulva spp.* en BSQ de $8 \text{ mmol NO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Por otro lado, usando las tasas de incorporación de N reportadas por Coffaro y Sfriso (1997), las tasas de incorporación de N para los mantos de *Ulva spp.* de la región de la boca de BSQ serían del orden de $4.4 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

En general, el consumo de N por las macroalgas puede ser mucho más bajo que el consumo por el fitoplancton, debido a que las macroalgas tienen bajo contenido proteico y su tasa máxima de crecimiento es considerablemente más baja que la del fitoplancton. Esto implica que existe un bajo consumo de N por unidad de biomasa por las macroalgas. Sin

embargo, a nivel ecosistema, puede haber mas biomasa de macroalgas y el consumo de N puede ser mayor para las macroalgas que con respecto al fitoplancton (Rees 2003).

Z. marina presentó una mayor tasa de consumo de N por las raíces de $2.0 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, comparada con la tasa de consumo por la hojas de $1.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Figura 28). Esto puede reflejar que el contenido de N en el agua intersticial es la fuente principal para el crecimiento de *Z. marina*. Romero et al. (2006) reportan tasas de consumo de nitrato por las hojas de *Z. marina* de 0.50 a $1.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y de amonio por las raíces de 0.4 a $1.4 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Ibarra-Obando et al. (1997) calcularon tasas de productividad primaria de 23 y $40 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ durante los meses de mayo a julio de 1987 en una pradera localizada en Bahía Falsa (el brazo oeste de BSQ). Estas equivalen a tasas de incorporación de N foliar de aproximadamente entre 1 y $2 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (suponiendo una razón C:N de 15 ; Fourqurean et al. 1997). Entonces, la tasa de consumo del N calculada en la simulación es muy similar a lo que se ha reportado por otros estudios para *Z. marina*. Cabe aclarar que esta tasa de consumo tiene una amplia variación entre las diferentes especies de pastos marinos, así como de las diferentes regiones, por lo que es una variable importante en la parametrización del modulo de *Z. marina*.

Al hacer un balance entre la tasa de consumo y la perdida de N por las hojas de *Z. marina* en BSQ se observa una diferencia de $0.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, es decir que el proceso de consumo fue mayor que la perdida de N. La diferencia entre el consumo y pérdida del N puede reflejar distintas etapas del

crecimiento de la planta y condiciones naturales del ecosistema. Risgaard-Petersen y Ditlev (2000) realizaron mediciones anuales de la tasa de consumo y pérdida de nitrógeno en praderas de *Z. marina* en Dinamarca. Durante los meses de abril-mayo la planta comienza a crecer y hay un aumento en el consumo de N ($8 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), tres veces mayor que las pérdidas de N ($2.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), pero cuando alcanza su máxima biomasa, las pérdidas ($13 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) de N fueron mayores que el consumo ($10 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) de N, mientras que durante los meses de invierno ambas tasas fueron similares ($2.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

Con el balance del N se determinan los flujos netos internos, es decir, el balance refleja la diferencia entre los procesos de consumo y los procesos de pérdida de N en cada compartimiento. Los balances del stock de N de cada productor primario en la estación de simulación, muestran un balance positivo, es decir que las entradas fueron mayores que las salidas. Por ejemplo, en el caso del stock de N fitoplanctónico, el consumo de N fue de $4.0 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ mientras que las salidas fueron de $2.4 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ por vía del pastoreo y $1.3 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ vía la mortalidad y/o la exudación. La diferencia de $0.3 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Figura 28), equivale a una retención de $\sim 8 \%$ del N. También se observa un incremento diario en la biomasa de *Ulva spp.* de $\sim 2\%$ y de *Z. marina* de $\sim 0.5 \%$ en la estación de simulación (Figura 29). *Z. marina* presentó el menor aumento en biomasa con respecto al fitoplancton y *Ulva spp.*, que sugiere que no es la época en que esta planta tiene su máximo crecimiento y que existen otros factores ambientales que controlan su

crecimiento. El máximo crecimiento de *Z. marina* ocurre durante agosto – septiembre (Ibarra-Obando et al. 1997). Por lo tanto, la biomasa acumulada que se observa específicamente en las macrofitas, representa un reservorio o sumidero de N, ya que el tiempo de renovación de este N es más lento que en el plancton.

En diversos estudios de modelos aplicados en la parte pelágica de sistemas costeros se incluye al grupo funcional del zooplancton como uno de los principales factores de pérdida y mortalidad del fitoplancton a través del pastoreo. Olivieri y Chavez (2000) reportan una tasa de consumo de la biomasa fitoplanctónica de $1.32 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ a una profundidad de 5 m para la Bahía de Monterey, California. Kelly-Gerreyn et al. (2004) reportaron tasas de pastoreo de 1 y $2 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ para la zona oceánica y costera en una región del mar de Irlanda. Chapelle et al. (2000) reportan tasas de consumo de $2 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ por el microzooplancton en la laguna Thau, al oeste del Mediterráneo. En el presente trabajo, la tasa de consumo calculada ($2.4 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) está dentro del rango de lo reportado por estos estudios. Sin embargo, debido a que no se tienen mediciones de la dinámica zooplanctónica para BSQ, es recomendable realizar mediciones para contar con una mejor parametrización de las tasas de consumo.

Los microheterótrofos se incluyen generalmente en los modelos de la dinámica planctónica y de nutrientes en ecosistemas costeros (Olivieri y Chavez 2000; Allen et al. 2002).

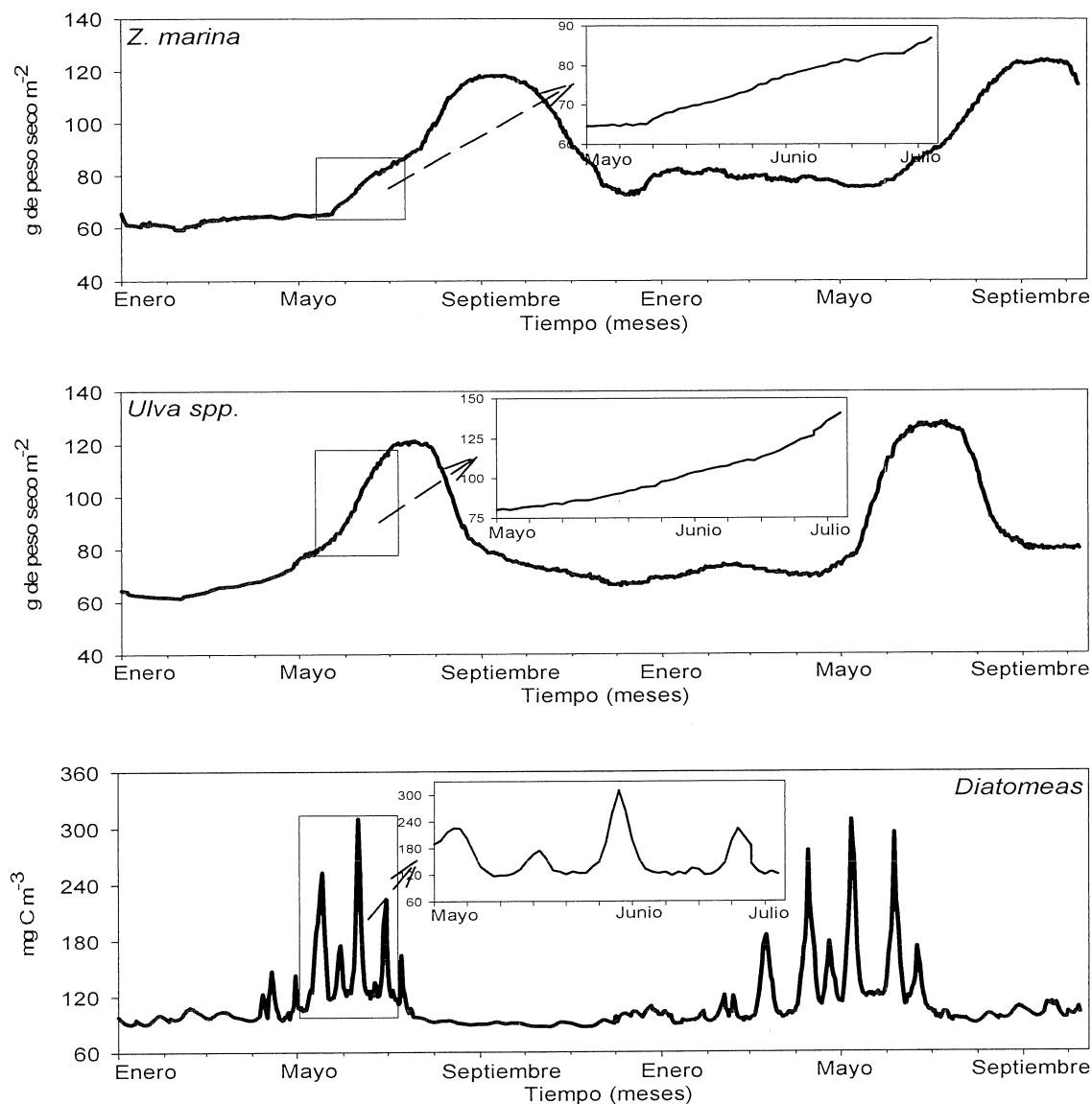


Figura 29. Resultados de la variación anual de la biomasa de *Z. marina*, *Ulva spp.* y diatomeas con una aporte constante de nitratos y amonio en la estación de simulación. El balance dinámico del N se realizó del 13 de mayo al 4 de julio de 2004, por lo que se incluye una ampliación de la biomasa de cada productor primario.

En ERSEM, el crecimiento bacteriano se controla por la disponibilidad del COD y por el pastoreo de protozoarios. En este trabajo la tasa de incorporación calculada de NOD por las bacterias fue de $2 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Figura 28). Con datos de un estudio en BSQ (Aveytua-Alcazar 2002), se calcularon valores promedio de incorporación de NOD de $6 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en marzo y de $2 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en septiembre, en una región cercana a la boca de BSQ. Olivieri y Chavez (2000) simularon la tasa de consumo del NOD por las bacterias y encontraron que el valor promedio de mayo a junio fue de $\sim 0.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en la bahía de Monterrey, California. Estos contrastes sugieren que la tasa obtenida con el balance en este estudio es razonable.

El stock de NOD y NOP en el sistema pelágico y bentónico en la estación de simulación está caracterizado por varias fuentes y procesos de consumo. Para conocer su variación estacional se realizó una simulación de estas variables con advección de nutrientes durante enero de 2004 a agosto de 2005 (Figura 30). Esta simulación es útil para poder explicar el stock de NOD y NOP en el balance de N para primavera de 2004. La concentración de NOP y NOD en la columna de agua presentó dos máximos, de 12 y $14 \mu\text{M}$, de junio a agosto de 2004 y 2005, respectivamente, mientras que la concentración de NOP y NOD en el sedimento aumentó progresivamente hasta llegar a un máximo de $\sim 120 \mu\text{M}$ de junio a agosto de 2005. Las variaciones de las concentraciones de nitrógeno orgánico pueden estar reflejando diferentes fuentes y tasas de descomposición del N.

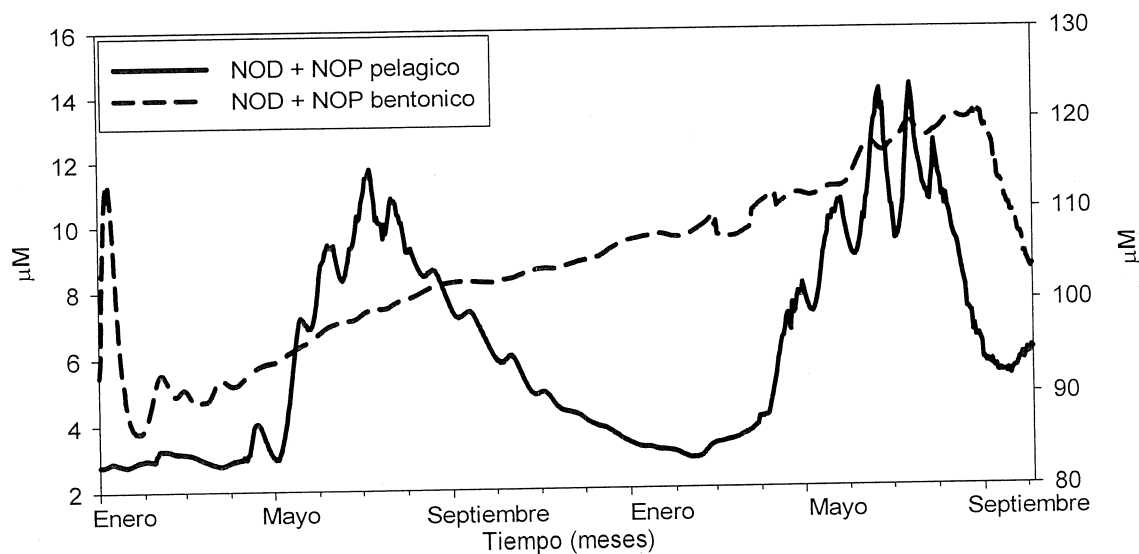


Figura 30. Variación anual de la concentración de nitrógeno orgánico disuelto (NOD) y nitrógeno orgánico particulado (NOP) en el sistema pelágico y bentónico. La simulación incluye advección de nutrientes (nitrato, amonio, fósforo y sílice disuelto).

Es posible que durante la primavera y principios de verano ocurra un aumento del metabolismo bentónico (producción bacteriana), en respuesta de una eventual contribución de detritus rico en N derivado de los florecimientos fitoplanctónicos (Figura 18). *Ulva spp.* tiene su máximo crecimiento a principios de verano, sus hojas son rápidamente mineralizadas y provee una contribución orgánica a los sedimentos que serían ricos en N. Rodríguez-Cardozo (2004) reportó que BSQ es un exportador neto de NOD y calculó para la región de BSQ cercana a la boca una concentración promedio de NOD de 13 μM para junio de 2002 y un promedio de 5 μM para septiembre de 2003.

Los resultados del balance dinámico del N muestran que el tamaño del stock de NOD y NOP fue de $8 \pm 2.6 \text{ mmol N m}^{-2}$ en la estación de simulación (Figura 28) para primavera del 2004. El valor promedio de NOD reportado por Rodríguez-Cardozo (2004) para la zona de la boca es equivalente a 26 mmol N m^{-2} , valor tres veces superior al calculado para la primavera del 2004 con la simulación en este estudio. Debido a que el reservorio de nitrógeno orgánico en el balance es la suma del N disuelto y particulado, la diferencia sería mayor si consideramos al NOP en el balance. Esto sugiere que la concentración simulada en este compartimiento está subestimada.

Los flujos de entrada al stock de NOD y NOP en la columna de agua son de origen fitoplanctónico de $1.25 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, de origen zooplanctónico de $2.2 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, del producido por *Ulva spp.* de $2.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y de las hojas de *Z. marina* de $1.2 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Posiblemente las tasas de

exudación de los productores primarios estén subestimadas para BSQ, ya que es uno de los principales procesos, así como la lixiviación en la producción de NOD. Las tasas de exudación que se utilizaron en el caso de *Ulva spp.* fueron tomadas de Trancoso et al. (2005). Estos autores simularon la dinámica estacional de las macroalgas en una laguna costera somera al oeste de Portugal. La tasa de exudación para *Z. marina* se tomaron de las calculadas para el pasto *Zostera noltii* en la laguna Thau, en el Mediterráneo (Plus et al. 2003) y las propuestas por Bocci et al. (1997) para *Z. marina*.

La tasa de producción de nitrógeno orgánico fue mayor en *Ulva spp.* que con respecto al fitoplancton y *Z. marina*. Esto puede estar relacionado con la etapa de máximo crecimiento en la que se encuentra *Ulva spp.* (Figura 28) en la zona de estudio, ya que las macroalgas liberan grandes cantidades de materia orgánica disuelta (Valiela et al. 1997, ver referencias), debido a la fijación de carbono para su crecimiento.

Por otra parte, otra de las fuentes al compartimiento del nitrógeno orgánico es el NOP, debido a la descomposición de los tejidos de los organismos y por la depredación. El detritus de las macrofitas es una de las principales fuentes en ecosistemas someros al stock de N (Valiela et al. 1997). Se ha reportado que *Z. marina* contribuye en un 60% al stock total de NOP (Plus et al. 2003, ver referencias). En la presente simulación se incluye la tasa de mortalidad en la parametrización de los módulos de *Z. marina* y *Ulva spp.* El valor calculado de la tasa de mortalidad está definido por los procesos de la mortalidad debido a la temperatura y al proceso normal de

senescencia. Posiblemente la tasa de mortalidad de estas macrofitas está subestimada, ya que se utilizaron valores para otras regiones de estudio (Plus et al. 2003; Trancoso et al. 2005) debido a que no se tienen datos para BSQ. Otros aspectos importantes a considerar en el valor de la tasa de mortalidad son los procesos de mortalidad por el estrés físico (acción del oleaje) y el consumo por herbívoros (Mateo et al. 2006), que son procesos que no están incluidos en la simulación. Plus et al. (2003) mencionan que el proceso de mortalidad y el desprendimiento de las hojas de los pastos por la acción del oleaje fueron importantes en el aporte de detritus al total de stock de NOP en la laguna Thau, Mediterráneo.

VII.3.2 Stocks y flujos de nitrógeno en el sedimento

El tamaño del stock de las raíces de pastos marinos fue de 76 ± 6 mmol N m⁻² en la estación de simulación (Figura 28), equivalente al 45% del N total de *Z. marina*. Poumian-Tapia e Ibarra-Obando (1999) reportan una biomasa equivalente a 66 mmol N m⁻² de las raíces de *Z. marina* para BSQ de mayo a junio de 1987, equivalente al 37% del N total de *Z. marina*. Cabe mencionar que la biomasa de las raíces está caracterizada por no presentar una alta variabilidad con el tiempo comparada con las hojas (Ibarra-Obando et al. 2007). El stock de N en las raíces fue menor comparado con el stock de N en las hojas en la estación de simulación, posiblemente porque los pastos marinos presentan normalmente mayor biomasa en las hojas cuando en el sedimento hay una mayor disponibilidad de N (Lee y Dunton et al. 1999). En

otras palabras, generalmente la biomasa de las hojas de los pastos puede ser mayor por un factor de hasta 10 veces. Aunque esto no es una regla, refleja la importancia de la biomasa foliar respecto a las raíces, como una estrategia de los pastos a optimizar la toma de nutrientes (Romero et al. 2006).

Para entender el papel de los organismos bentónicos en el ciclo del N, es necesario considerar: (1) sus necesidades básicas nutricionales, (2) sus fuentes de alimento y (3) sus estrategias de alimentación. En ERSEM, estas características están consideradas en una matriz de alimentación, ponderadas de acuerdo al tipo de organismo. Sin embargo, para realizar una simulación de una manera más simplista en el presente balance se consideró a todos los organismos bentónicos dentro de un mismo reservorio. El tamaño del stock del macrobentos fue de $78 \pm 12 \text{ mmol N m}^{-2}$ en la estación cercana a la boca de la bahía (Figura 28). Este reservorio temporal de N está modificado por las fuentes potenciales de alimento incluyendo microalgas bentónicas (no consideradas en el modelo), detritus sedimentado de varias fuentes, los pellets fecales y el microfitobentos (bacterias y protozoarios). Posiblemente si el detritus es refractario (e.g. material de pastos marinos), es descompuesto por la actividad bacteriana y entonces los productos transformados pueden ser utilizados por los depósito-alimentadores. Las microalgas bentónicas pueden ser un grupo funcional importante a considerar en este reservorio, ya que como son producidas en el sedimento pueden afectar la actividad del pastoreo de los filtroalimentadores.

Es importante evaluar el tamaño del stock de la biomasa bacteriana, ya que un incremento de su biomasa puede causar una retención significativa de N y un mayor aporte de material lábil proveniente de la columna de agua. El tamaño del stock de N de las bacterias en el sedimento fue de $120 \pm 19 \text{ mmol N m}^{-2}$ durante primavera de 2004 (Figura 28). De entre los stocks evaluados, las bacterias del sedimento representan uno de los stocks más grandes de N en la estación de simulación. Blackford (1997) realizó un análisis de la dinámica bentónica utilizando ERSEM en sedimentos del Mar del Norte y reporta una biomasa bacteriana de 70 mmol N m^{-2} en los primeros 5 mm. En la misma región Van Duyl y Kop. (1994) midieron una biomasa bacteriana que varió de 20 a $200 \text{ mmol N m}^{-2}$ en los primeros 63 mm en sedimentos del Mar del Norte. Por otra parte, Petihakis et al. (2000) realizaron un balance anual de carbono utilizando ERSEM y reportaron una biomasa bacteriana de 3 g C m^{-2} , que equivale a $\sim 700 \text{ mmol N m}^{-2}$ en los sedimentos de una laguna costera al oeste del Mediterráneo. Entonces, aunque las bacterias del sedimento pueden estar caracterizadas por un amplio rango de valores de biomasa, el stock de la biomasa bacteriana calculada en la estación de simulación de BSQ está dentro del rango de lo reportado por estos estudios, por lo que posiblemente estos microorganismos son responsables de una retención significativa de N y son una fuente de N en la estación de simulación.

El tamaño del stock de amonio en el sedimento fue de $36 \pm 24 \text{ mmol N m}^{-2}$ (Figura 28). Esto indica que el stock total de N sedimentario, alrededor

del 6% se encuentra en forma fácilmente biodisponible para los productores primarios, ya sea vía la asimilación directa a través de las raíces de los pastos o indirecta a través de los flujos difusivos y advectivos hacia la columna de agua. Aunque no existen reportes previos sobre el stock de amonio en los sedimentos en BSQ, el valor calculado mediante la simulación con ERSEM es parecido al stock estimado de $\sim 14 \text{ mmol N m}^{-2}$ para la Bahía Corpus Christi, un sitio con presencia de pastos marinos (Lee y Dunton 1999). Los stocks de amonio antes calculados son equivalentes a una concentración de amonio en agua intersticial de $200 \text{ }\mu\text{M}$ para BSQ y de $174 \text{ }\mu\text{M}$ para Bahía Corpus Christi.

La tasa de consumo de amonio por las raíces de los pastos fue de $2 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Lee y Dunton (1999) realizaron varios experimentos para cuantificar el balance de N en pastos en la localidad de Laguna Madre en el Golfo de México, y reportaron que el pasto *Thalassia testudinum* incorpora el amonio a una tasa de $5.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ por sus raíces. La diferencia entre el valor observado en este estudio y los reportados por Lee y Dunton (1999) puede deberse entre otros a diferencias interespecíficas, al hecho que el periodo aquí simulado no corresponde al periodo de máximo crecimiento de *Z. marina* en BSQ, a una sobrestimación de las tasas de asimilación en el estudio de Lee y Dunton (ver discusión de dichos autores), o a que los valores obtenidos en este estudio están subestimados. De acuerdo con Lee y Dunton (1999), las tasas de incorporación de N por las raíces de los pastos dependen de la capacidad de consumo por las raíces de las plantas, de las tasas de remineralización de la materia orgánica en sedimentos circundantes a las

raíces, así como las tasas de difusión del NID hacia la superficie de las raíces. Uno de los factores que no se han considerado en el módulo de *Z. marina* implementado en el presente estudio es la intensidad de la difusión hacia las raíces.

El tamaño del stock de NOD y NOP en el sedimento ($276 \pm 16 \text{ mmol N m}^{-2}$) fue 30 veces mayor que el stock de NOD y NOP en la columna de agua. El stock de nitrógeno orgánico sedimentario recibe un aporte desde la columna de agua de $5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Dicho aporte de material detrítico posiblemente está mayormente compuesto de tejido de las macroalgas, así como material fitoplanctónico. Ambos materiales son mayormente lábiles comparados con el material detrítico que proviene de los pastos marinos.

Por otra parte, para los 52 días de simulación se calculó una razón C:N de 12:1 para las fracciones particulada y disuelta en el sedimento (i.e. COD+COP/NOD+NOP). Esta razón es similar a valores de la razón C:N de 11:1 medidos en macroalgas cercanas a la boca de BSQ (datos no publicados), indicando que las macroalgas son posiblemente la principal fuente del detritus orgánico depositado en la superficie del sedimento. Lomstein et al. (2006) realizaron un estudio sobre la descomposición de *Ulva lactuca* bajo diferentes condiciones en laboratorio y mencionan que durante la descomposición de *U. lactuca* (11 - 30 días) solo el 4% del N contenido en su hoja es liberado hacia la columna de agua, mientras que el 12% fue incorporado dentro de la biomasa bacteriana. Por lo tanto, durante la

primavera y principios de verano, *Ulva spp.* puede jugar un papel importante como fuente y hundimiento de N en la región cercana a la boca de BSQ.

Otros flujos de entrada al stock de NOP+NOD en el sedimento en la estación de simulación son por la exudación de NOD y la muerte de las raíces de *Z. marina* ($1.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), y por el detritus generado por excreción y/o muerte del macrobentos ($2 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Además, el macrobentos juega un papel importante como consumidor de NOP ($5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), así como generador de amonio ($3 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). De manera general, el balance del stock de N en el macrobentos está en equilibrio, es decir, no se observa una acumulación de N. Por el contrario, en el stock de las bacterias bentónicas se observa un balance positivo, donde la tasa de consumo del nitrógeno orgánico fue de $3.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y la tasa de producción de amonio fue de $3 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Figura 28), lo que representa un incremento diario de $\sim 0.5 \%$ del N acumulado como biomasa.

Al igual que el reservorio de N bacteriano, las raíces de los pastos mostraron un balance positivo, ya que la diferencia entre la entrada y salida de N a este compartimiento fue de $0.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Figura 28), equivalente a una retención de $\sim 1\%$ del N presente como biomasa. Debido a que los resultados de la simulación de la biomasa de *Z. marina* muestran que no hay un crecimiento en las raíces pero si un ligero crecimiento en las hojas, sugiere que el N retenido por las raíces está siendo traslocado hacia las hojas. Iizumi y Hattori (1982) calculan que cerca del 55% del N requerido para el

crecimiento de *Z. marina* durante primavera, fue aportado por las raíces y una fracción fue traslocada hacia las hojas.

La tasa de desnitrificación estimada con el balance fue de $1 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en la estación de simulación (Figura 28). Este valor es menor comparado con datos estimados por Camacho-Ibar et al. (2003) para la región cercana a la boca de BSQ. Dichos autores utilizaron un modelo de balance de masas (el modelo de LOICZ) y reportan tasas de desnitrificación aparente de $\sim 7 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Dichas tasas, sin embargo, pueden estar sobrestimadas ya que los autores no incluyeron el NOD en los balances, y se ha observado que BSQ es una fuente de dicha especie de N (Rodríguez Cardozo 2004). Utilizando datos de NID y NOD para un periodo con surgencias en mayo-junio de 2004, calculé valores de desnitrificación aparente promedio de 5.5 y $3.2 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ sin incluir e incluyendo el NOD en los balances respectivamente. Cabe mencionar que la tasa de desnitrificación calculada en la simulación está dentro del intervalo de valores reportados para diferentes sedimentos costeros; la mayoría de los valores varían de 0 a $6 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Seitzinger 1988).

La tasa de desnitrificación en sedimentos de ambientes costeros depende de diversos factores incluyendo la temperatura, el aporte de nitratos, la disponibilidad de la materia orgánica lábil y la concentración de oxígeno (Kemp et al. 1990, Caffrey et al. 2003). Estos factores también afectan la tasa de desnitrificación simulada con el submodelo bentónico. Es difícil determinar el efecto de la temperatura en la tasa de desnitrificación calculada con el

modelo, ya que esta variable afecta simultáneamente varios procesos (i.e. nitrificación, concentración de oxígeno).

La desnitrificación en ecosistemas costeros someros como BSQ es un proceso eminentemente bentónico que depende de la disponibilidad de nitrato y ocurre bajo condiciones subóxicas/anóxicas (Hensen y Zabel 2000). El nitrato puede ser abastecido desde la columna de agua o desde el sedimento vía el proceso de nitrificación (Hensen y Zabel 2000). En este último caso, se dice que la nitrificación y la desnitrificación están acopladas (Seitzinger 1988).

El perfil de nitrato en los sedimentos de la estación de simulación (Figura 31) obtenido con el modelo muestra un máximo subsuperficial ((1.5 cm) de concentración. Este máximo subsuperficial es resultado de la intensificación del proceso de nitrificación y coincide con la zona donde el oxígeno disuelto es baja, pero aun suficiente para que predomine dicho proceso (Figura 31). La tasa de nitrificación calculada con la simulación es de $\sim 1.4 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y es ligeramente superior que la tasa de desnitrificación ($\sim 1.0 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Esta diferencia indica que aproximadamente el 70% del nitrato producido por la nitrificación es consumido por la desnitrificación, y para mantener un estado casi estacionario el nitrato restante debe transportarse hacia la columna de agua. El grado de acoplamiento entre los procesos de nitrificación y desnitrificación en el modelo aplicado en BSQ es razonable cuando se compara con la aplicación previa de ERSEM en sedimentos de plataforma continental y con observaciones de campo en ecosistemas costeros someros. Ruardij y van Raaphorst (1995) aplicaron

ERSEM para estudiar la dinámica estacional en los flujos de nutrientes entre los sedimentos y la columna de agua en el Mar del Norte y calcularon una razón 1 a 1 entre la nitrificación y la desnitrificación. Sin embargo, estos procesos no siempre están perfectamente acoplados, y el consumo por la desnitrificación, del nitrato producido por la nitrificación, puede variar entre 0 y 100% (Jenkins y Kemp 1984; Kim et al. 1997; Caffrey et al. 2003). Por ejemplo, Jenkins y Kemp (1984) observaron un acoplamiento de casi el 100% entre la nitrificación y desnitrificación en sedimentos del estuario del Río Patuxent (en la Bahía de Chesapeake), mientras Caffrey et al. (2003) observaron un intervalo de valores de ~ 25% en una zona con circulación muy restringida, hasta valores de 50% o mas en sitios con bajo tiempo de residencia del agua en el estuario Elkhorn Slough en California.

Por otra parte, en diversos estudios se menciona que en sitios de praderas de *Z. marina*, se tienen tasas altas de desnitrificación, debido a que el oxígeno es transportado a través de las hojas hacia los rizomas, lo que estimula el proceso de nitrificación (Seitzinger 1988). Sin embargo, Ditlev et al. (1999) realizaron mediciones de tasas de nitrificación-desnitrificación en la rizosfera de varias macrofitas, entre ellas *Z. marina*, del estuario Limfjorden

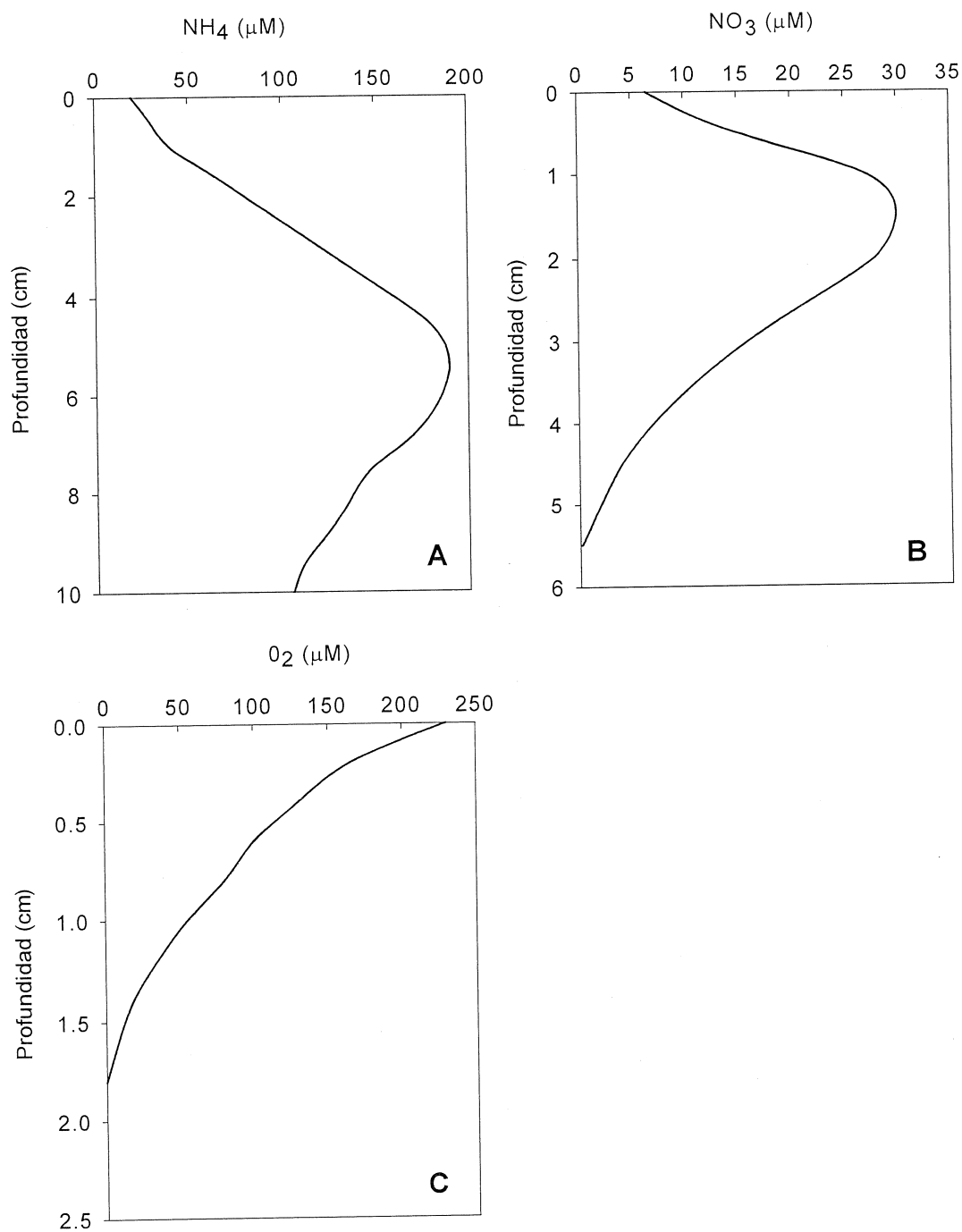


Figura 31. Perfiles de concentración de nutrientes y oxígeno en sedimentos de la estación de simulación. (A) amonio, (B) nitrato y (C) oxígeno.

(Dinamarca), y reportaron una baja capacidad de *Z. marina* de oxidar el sedimento, porque excreta poco oxígeno a través de sus raíces y concluyen que *Z. marina* no estimula el acoplamiento de la nitrificación-desnitrificación. La tasa de desnitrificación máxima en la rizosfera de *Z. marina* reportada por Ditlev et al. (1999) fue del orden de $0.12 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. En el presente estudio, el módulo de *Z. marina* no incluye el bombeo de oxígeno de los pastos hacia el sedimento, por lo que la tasa de desnitrificación calculada para la estación de simulación no es estimulada por la presencia de esta macrofita.

Comparado con los estudios de pastos, hay poca información de la influencia de las macroalgas sobre las tasas de desnitrificación (MacGlathery et al. 2004, Trimmer et al. 2000). Trimmer et al. (2000) realizaron un estudio en la costa sur de Inglaterra, y encontraron que tanto la nitrificación y la desnitrificación fueron bajas en los sedimentos con mantos de macroalgas, debido a las altas concentraciones de sulfuros que inhiben la nitrificación. Tal como las microalgas bentónicas, se reporta que las macroalgas pueden competir con las bacterias por el amonio y nitrato. Tyler et al. (2003) mencionan que las macroalgas pueden ser un hundimiento importante de nitrógeno inorgánico a través del año, y al mismo tiempo una fuente neta de nitrógeno orgánico, ya sea como urea y aminoácidos que son liberados por las macroalgas. En el submodelo bentónico, *Ulva spp.* puede promover la desnitrificación estimulando la nitrificación por la acumulación del amonio resultante de la degradación aeróbica de la materia orgánica, sin embargo, si el aporte de detritus de esta macroalga es intenso, la nitrificación (y en

consecuencia la desnitrificación) se puede inhibir por la disminución del espesor de la capa óxica.

La tasa de mineralización bentónica calculada en el balance fue de 3 mmol N m⁻² d⁻¹ en la estación de simulación. En el modelo, el detritus particulado lábil que se encuentra en el sedimento de BSQ principalmente está compuesto de material algal, específicamente diatomeas y macroalgas. En el modelo se considera que, del grupo funcional fitoplanctónico, solo las diatomeas llegan al sedimento. Una fracción del detritus generado por la senescencia de *Ulva spp.* y las hojas de *Z. marina* en el submodelo pelágico también es transportada hacia el sedimento. Del stock de NOP lábil obtenido del balance, aproximadamente 10% corresponde a *Z. marina*, 50% corresponde a *Ulva spp.*, 30% a diatomeas y el 10% restante a material de organismos bentónicos. Entonces, el aporte de materia orgánica por la macroalga hacia los sedimentos de la estación de simulación contribuye de manera importante a la tasa de remineralización calculada. Cabe aclarar, que a pesar de la baja biomasa fitoplanctónica, también la contribución de las diatomeas a la tasa de remineralización es importante ya que el flujo de partículas hacia el sedimento no solo es función de las biomásas de los productores primarios, sino también de las tasas de producción primaria. La tasa de remineralización bentónica de N en BSQ calculada con el modelo se encuentra dentro del intervalo reportado para varios ecosistemas estuarinos someros incluyendo: Elkhorn Slough, California (1.4 – 5.6 mmol N m⁻² d⁻¹, Caffrey et al. 2003); South Bay, San Francisco (0.4 – 12.3 mmol N m⁻² d⁻¹,

Caffrey 1995) y aguas costeras de Dinamarca ($3.6 - 10.6 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, Blackburn y Henriksen 1983).

En un balance de las entradas y salidas del NID en el sistema pelágico, se observa una diferencia de $-5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, ya que la suma de las entradas de NID fue de $5.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y la suma de las salidas fue de $10.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Resultados de la simulación de la concentración de NID en el sistema pelágico (10 mmol N m^{-2}) muestran que el NID se agota a una tasa de $\sim 5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en los 52 días de simulación. Esto refleja que el NID bajo las condiciones descritas se agota para ser transferido a biomasa viva de los productores primarios.

El modelo aplicado en el presente estudio no incluye el proceso de fijación de N. En algunos ecosistemas de pastos, particularmente los ecosistemas tropicales, la fijación de N puede ser un proceso importante y contribuir hasta el 50% del N requerido por los pastos (O'Donohue et al. 1991). Sin embargo, aparentemente el proceso de fijación de N no es significativo en BSQ, ya que las tasas de fijación de N reportadas para praderas de *Z. marina* en ecosistemas templados son del orden de 0.1 a 0.5 $\text{mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Welsh 2000; McGlathery et al. 2004). Sin embargo, puede haber una fijación adicional asociada con las cianobacterias y epifitas que crecen sobre los tallos y hojas de las plantas (Howarth et al. 1988), por lo tanto que es importante considerar este proceso en futuras aplicaciones de este modelo, tanto para BSQ como para otros sistemas costeros someros.

VII.4. Conclusiones

La aplicación del modelo dinámico ERSEM permitió obtener una “fotografía instantánea” del balance del ciclo del N en la región cercana a la boca de la bahía, incluyendo la distribución del N entre los diferentes compartimientos y sus flujos entre los mismos.

En los resultados de la simulación se observa un aporte total (desde el océano y desde los sedimentos) de NID a la columna de agua de $\sim 4 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y una acumulación de N en los productores primarios pelágicos de $\sim 4.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. El aporte de N oceánico es de $\sim 1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, lo que indica que en el modelo la producción nueva sostiene aproximadamente 25% de la producción primaria total durante el periodo de intensificación de las surgencias. Debido a que el modelo únicamente se forzó con aportes oceánicos de nitrato, la producción nueva estaría subestimada ya que BSQ importa no solamente N disuelto sino también N particulado de origen fitoplanctónico. Una simulación más realista de la dinámica del N en BSQ requerirá implementar en el modelo la advección horizontal de material fitoplanctónico.

Ulva spp. representa el stock de N dominante durante el periodo de simulación. Además, debido a que el periodo de simulación corresponde a la etapa de máximo crecimiento, esta macrofita juega un papel importante en los balances de N en la columna de agua cerca de la boca de la bahía,

reteniendo aproximadamente 50% del total de los $5.25 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de la biomasa viva pelágica

Aunque *Z. marina* representa un stock importante en la biomasa total de productores primarios en el ecosistema simulado (las hojas y los pastos aportan 55% de la biomasa total de $300 \text{ mmol N m}^{-2}$), su papel en los flujos de N en el sistema pelágico es relativamente menor, aun si se compara con el fitoplancton cuyo stock representa únicamente el 2% del stock total en productores primarios. Este contraste entre pastos y fitoplancton se debe por un lado a que la simulación se efectuó para un periodo en el que, mientras los pastos aún no alcanzan sus tasas máximas de producción primaria, la productividad del fitoplancton se estimula por la disponibilidad de N nuevo. Por otro lado, a pesar de aportar un stock relativamente pequeño, el fitoplancton marino suele presentar razones fotosíntesis/biomasa (razones P/B) altas en comparación con las macrofitas, por lo que su contribución a la producción primaria (y consecuentemente el flujo de nutrientes) a nivel ecosistema puede ser del mismo orden de magnitud que la contribución de las macrofitas (Kaldy et al. 2002).

El reservorio que incluye al NOD y al NOP en el sistema pelágico en la estación de simulación está subestimado ($\sim 50\%$), por lo que este compartimiento se debe de mejorar en el modelo. Posiblemente podría mejorarse al menos parcialmente el “deficit” de NOD en los valores observados si se tomara en cuenta los aportes desde de NOD desde los brazos internos. Rodríguez Cardozo (2004) reportó que en los brazos internos

hay una producción neta de NOD y parte de ese material se transporta por advección hacia la boca. Con respecto al NOP la simulación podría mejorarse calibrando las tasas de mortalidad tanto de pastos marinos como de las macroalgas, ya que estas macrofitas aportan entre un 50 y 60% de detritus en los sedimentos.

Un tema que no es abordado con frecuencia en la literatura es el papel de las bacterias como reservorio de N en los sedimentos. Las bacterias resultaron ser un depósito muy notorio en la simulación. Un resultado del presente estudio es que las bacterias no solo remineralizan sino inmovilizan temporalmente el N.

Por otro lado, el stock para el amonio bentónico es muy alto cuando se considera el stock total de N bentónico. Esto indica que el N es muy móvil (el amonio está “listo” para fugarse a la columna de agua). Esto debe contrastar con el fósforo, el cual tiene una fuerte probabilidad de ser secuestrado por los oxihidróxidos de Fe y eventualmente sepultarse para salir del ciclo. Igualmente el carbono suele sepultarse (al igual que el fósforo el sepultamiento es su salida del ciclo), mientras que el N, proporcionalmente, se sepulta poco y su salida importante del ciclo es la desnitrificación.

Como todos los módulos de ERSEM, el sub-modelo bentónico no funciona como un sistema aislado, es decir que está acoplado con otros subsistemas. Entonces la biomasa del macrobentos está en función del aporte de detritus de la columna de agua. Posiblemente la magnitud de este compartimiento sea máxima, ya que se tiene un aporte considerable de

detritus, mayormente de las macroalgas. El stock de N del macrobentos fue de 78 mmol N m^{-2} , el cual está dentro del rango de lo reportado por otros estudios. Por ejemplo, Ebenhoh et al. (1995) calcularon un stock máximo de $\sim 97 \text{ mmol N m}^{-2}$ durante primavera y verano.

Capítulo VIII. Modelado del aporte de nutrientes a una laguna costera durante una época de surgencias

VIII.1. Introducción

Los estuarios y lagunas han sido reconocidos como zonas donde los procesos biológicos incrementan debido al intercambio de materiales que provienen del continente y el océano. Los factores físicos median muchos de estos procesos. Por ejemplo, la circulación controla la distribución, la producción y el transporte de sustancias biogénicas y antropogénicas (Roegner y Shank 2001).

La marea, el viento y la flotabilidad son los principales procesos físicos para el intercambio del agua y los constituyentes entre cuerpos costeros y el océano adyacente (Dronkers 1988). En cuerpos costeros donde la dinámica está controlada por las corrientes de marea, los intercambios de materiales con el océano surgen debido a la distribución espacial de las corrientes y de las propiedades transportadas. El intercambio mareal entre la bahía y el océano frecuentemente es resultado del bombeo de marea causado por una asimetría entre el flujo y reflujo de las mareas (Chadwick y Largier 1999).

En una zona donde las surgencias costeras enriquecen con nutrientes los niveles superiores del océano, el transporte de las aguas nuevas favorece el enriquecimiento de la laguna con nutrientes durante cada ciclo de marea (Flores-Vidal 2006). BSQ se encuentra localizada en la costa del Pacífico

mexicano donde se presentan surgencias, por lo que es de esperar que las variaciones en las condiciones oceánicas se vean reflejadas en los procesos biogeoquímicos dentro de esta laguna costera (Camacho-Ibar et al. 2007).

Con la ayuda de la modelación, se puede conocer más acerca de la dinámica física y biogeoquímica de cuerpos costeros como BSQ, en donde las surgencias costeras determinan la variabilidad en el intercambio de materiales entre la bahía y el océano. Un aspecto crítico del modelado en sistemas estuarinos es la disponibilidad de modelos de circulación con la resolución espacial y temporal relevante para los procesos biogeoquímicos, razón por la cual el desarrollo de modelos matemáticos para la síntesis e integración de observaciones físicas, biológicas y químicas en sistemas estuarinos representa un gran reto.

La aplicación de un modelo en un ecosistema consiste principalmente en la conceptualización del sistema (i.e. antecedentes o historia natural) del planteamiento de las ecuaciones, de la parametrización y de la validación. Para evaluar la capacidad de un modelo en reproducir o predecir correctamente las observaciones de las condiciones de campo se requiere de la validación. No existe un método estándar para la validación de los modelos. Sin embargo, se pueden utilizar diversas técnicas estadísticas para evaluar el desempeño de las simulaciones con base en las observaciones de campo (Allen et al. 2007). Estas técnicas requieren de conocer la naturaleza de los datos de campo, de los parámetros del modelo y de las condiciones de frontera.

En la validación de un modelo hay varias fuentes de incertidumbre. Por ejemplo, existen errores debidos a la toma o medición de los datos de campo. También, la resolución temporal del modelo puede ser fuente de errores, ya que esta puede afectar la habilidad de un modelo para reproducir las pequeñas variaciones tales como los florecimientos fitoplanctónicos. Otras fuentes de incertidumbre son las relacionadas con los valores de los parámetros y las ecuaciones que representan los procesos de cada grupo funcional (Robson et al. 2008). La incertidumbre en los modelos frecuentemente incrementa con su complejidad ya que en consecuencia se incrementan la cantidad de parámetros y ecuaciones. Por ejemplo, ERSEM es un modelo complejo que involucra más de 100 variables de estado. Sin embargo, se ha demostrado que este modelo, en su versión original (i.e. para aguas de plataforma), presenta una incertidumbre razonable (Allen et al. 2007).

En el presente capítulo se presentan los resultados de la implementación del modelo físico-biológico acoplado ERSEM-GOTM para describir la dinámica de los procesos biogeoquímicos y físicos al interior de BSQ en una escala día a día. Así mismo, se presenta la validación de dicho modelo determinando la respuesta de la laguna al aporte de nitratos, su relación con el fitoplancton, así como la influencia de los forzamientos de la marea y las surgencias.

VIII.2. Condiciones iniciales de la simulación

BSQ es una laguna costera donde el transporte horizontal de agua, nutrientes, materia orgánica particulada y clorofila es importante en el control de los procesos biogeoquímicos. Por esta razón, para considerar el aporte de nutrientes nuevos desde el océano, en la simulación se incorporó la advección de nutrientes que resulta de la combinación de los gradientes horizontales de nutrientes y las corrientes locales, dado que el modelo no considera la advección horizontal de momento.

La validación de los datos de corrientes en la estación de simulación se realizó con el supuesto que las corrientes medidas con un perfilador acústico de velocidades en una estación situada en la entrada a la laguna son similares a las de la estación de simulación, como se mencionó en el capítulo IV del presente trabajo.

Para conocer la dinámica de las propiedades biogeoquímicas en la BSQ a lo largo del ciclo de mareas vivas y muertas, tanto en presencia como en ausencia de eventos de surgencia, se alimentó el modelo GOTM con datos diarios de temperatura y salinidad para las estaciones 3 y 10 (Fig. 10), con los cuales el modelo calcula los gradientes de dichas propiedades. Por otro lado, se alimentó GOTM con los gradientes diarios de concentración de nitratos y de clorofila a (Chl a), con datos diarios, a partir de los cuales el modelo interpola para generar una serie de tiempo de datos horarios. Los resultados del modelo se compararon con datos de campo incluyendo la velocidad de la

corriente a lo largo del canal (componente V), la temperatura, la concentración de nitratos y la Chl a, tomados cada hora del 16 de junio al 7 de julio de 2005. La concentración de nitratos fue obtenida por medio de un analizador de nutrientes in situ ECOLAB (Multi-Channel In situ Chemical Analyzer) con una resolución de $0.5 \mu\text{M}$, la concentración de Chl a fue obtenida con un fluorómetro modelo SCUFA (Self-Contained Underwater Fluorescent Apparatus) con una resolución de $0.1 \mu\text{g l}^{-1}$ y la temperatura se determinó con un sensor de marca VEMCO (resolución de $0.1 ^\circ\text{C}$). Los instrumentos fueron instalados en una estación dentro del canal de entrada de la bahía próximos al ADCP (Figura 10).

VIII.3. Consideraciones para el cálculo de los gradientes diarios de nitratos y clorofila

Para obtener los gradientes diarios de nitratos con los que se alimentó el modelo, se utilizaron los datos medidos en muestras recolectadas a partir de muestreos cuasi-sinópticos en las estaciones 3 y 10 (Fig. 10). De los 21 días del periodo de simulación únicamente se ocuparon las estaciones en 8 ocasiones, los otros 13 datos de obtuvieron a partir de la relación nitratos-temperatura observada para junio-julio de 2005 en la estación de la estación 3 (Fig. 32).

La relación nitratos-temperatura se ha descrito en varios estudios en aguas de las costas de California (Strickland et al. 1969; Zentara y Kamykowsky 1977; Zimmerman y Kremer 1984; Zimmerman y Robertson

1985). De manera general, en estos estudios se observa una relación con el nitrato cuando la temperatura está entre 11 y 15 °C. El cambio de la pendiente de esta relación es causado por la advección de diferentes parcelas de agua. El uso de la relación nitratos-temperatura para calcular las concentraciones de nitratos a partir de datos de temperatura en la región cercana a la boca dentro de BSQ es una aproximación razonable, ya que dicha relación es lineal cuando se presentan eventos de surgencias. Si bien la pendiente negativa refleja el consumo biológico, la linealidad en la relación indica que en esta zona de la laguna dominan los aportes de nitratos por surgencias y la mezcla inducida por las mareas. Debido a que la relación nitratos-temperatura es función de la intensidad de la mezcla; se observó una diferencia en dicha relación entre mareas vivas y mareas muertas (Fig. 32). Las pendientes calculadas de la relación nitratos-temperatura fueron significativamente diferentes con una $F(2,365; \alpha=0.05) = 44877$, $p < 0.000$. Durante mareas vivas la concentración de nitrato disminuye linealmente (y el coeficiente de determinación es más alto) desde 15 μM en agua de 12 °C, hasta 1-2 μM a temperaturas cercanas a 18 °C. Durante mareas muertas la relación es más dispersa y la pendiente es menor que durante mareas vivas, lo que indica que un tiempo de residencia mayor hace mas evidentes los procesos biológicos (Fig. 32).

De forma similar que para los gradientes de nutrientes, se realizó el cálculo para los gradientes de Chl a. Sin embargo, debido a que se cuenta

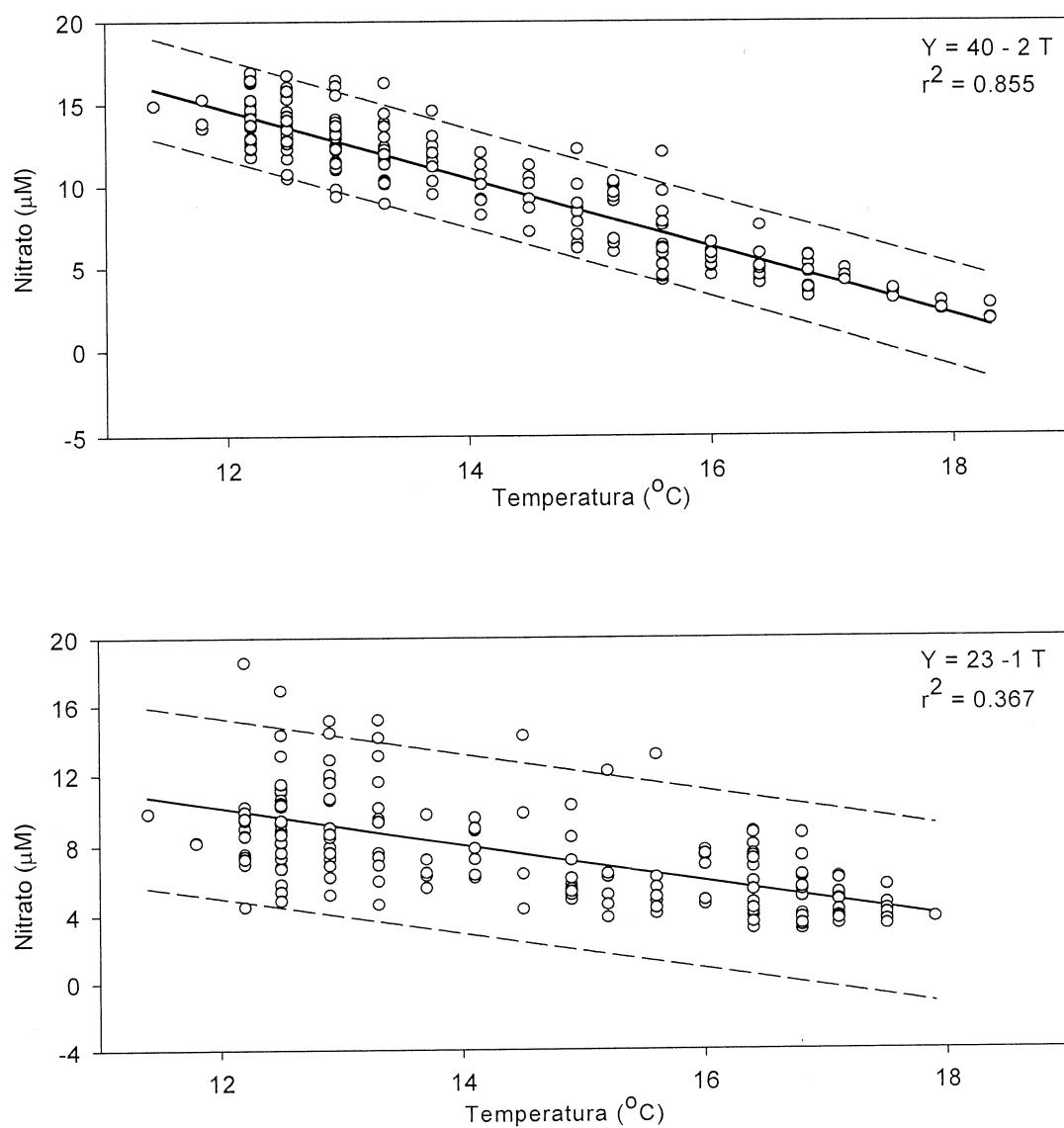


Figura 32. Relación temperatura vs nitrato de datos de campo durante mayo-julio del 2005 bajo diferentes condiciones de marea en presencia de surgencias. La línea continúa representa la regresión lineal, y las líneas discontinúas el intervalo de confianza.

con pocas mediciones de campo de Chl a, se aplicaron dos métodos para calcular los valores de los gradientes. Para calcular los valores de Chl a en la estación 3 se graficaron datos diarios de temperatura vs Chl a en primavera de 2004 y 2005 (Figura 33). Se puede observar una relación lineal entre la Chl a y la temperatura ($r^2 = 0.52$). La mayor parte de los datos presentaron concentraciones de $\sim 1 \text{ mg m}^{-3}$ cuando la temperatura varió entre 13 y 14 °C, y se observaron los máximos mayores que 3 mg m^{-3} alrededor de los 16 °C. A temperaturas mayores que 16 °C ya no se observó una relación entre la temperatura y la concentración de Chl a.

Cabe mencionar que los datos de campo de Chl a y temperatura incluídos en la figura 32 reflejan diferentes condiciones (i.e. intensidad) de los eventos de surgencias presentados en la primavera de 2004 y 2005. Por ejemplo, en el muestreo del 2004 se detectó un evento de surgencia, evidenciado por una temperatura mínima de 13.5 °C y altas concentraciones de nitrato (un máximo de $15 \text{ } \mu\text{M}$), seguido de un periodo de relajación aproximadamente de 7 días. Posiblemente este periodo de relajación permitió la utilización de los nutrientes nuevos por el fitoplancton y su acumulación hasta alcanzar altas concentraciones de Chl a ($\sim 3.8 \text{ mg m}^{-3}$). En contraste, durante la campaña de muestreo de primavera-verano de 2005, las surgencias fueron intensas y persistentes, con concentraciones de nitratos tan altas como $\sim 18 \text{ } \mu\text{M}$ y temperaturas de $\sim 12.5 \text{ } ^\circ\text{C}$. Sin embargo, aunque se observaron mayores

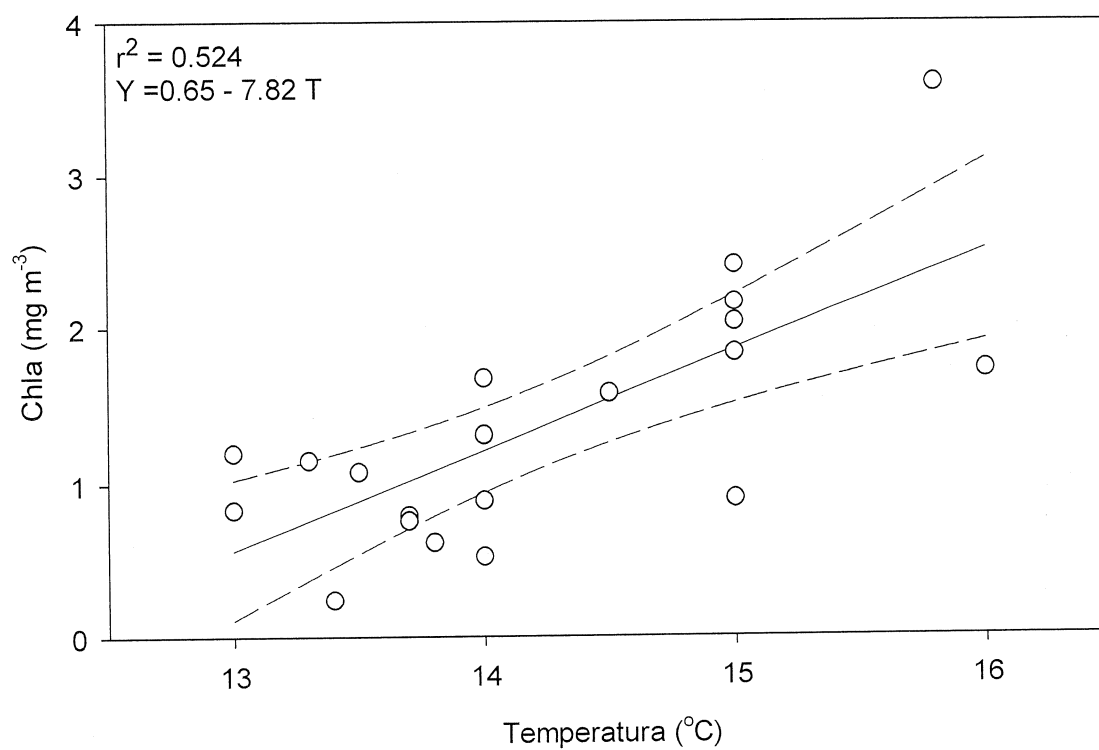


Figura 33. Relación temperatura vs Chl a de datos de campo tomados durante primavera de 2004 y 2005. La línea continúa representa la curva de regresión lineal y las líneas discontinúas el intervalo de confianza.

concentraciones de nitratos en 2005 respecto al 2004, las concentraciones de Chl a fueron menores, al menos durante el evento de surgencia. Durante el 2005 el periodo de relajación de los vientos fue menor, es decir, hubo un aporte constante de nutrientes a la bahía, por lo que posiblemente el fitoplancton tuvo menor tiempo de acumularse en la entrada a BSQ. Wilkerson et al. (2006) mencionan que el fitoplancton que se desarrolla en la costa oeste de California responde a los diferentes pulsos de surgencias, con una acumulación de biomasa óptima cuando la duración de los vientos fue mayor de 3 días, seguido de 3 a 7 días de un periodo de relajación.

Por otra parte, debido a que se requería obtener los valores de los gradientes de Chl a hacia el interior de BSQ, y que la relación temperatura vs Chl a no se mantiene en las estaciones internas, se graficaron las concentraciones medidas en campo de Chl a de las estaciones 3 y 10 (Figura 34). Datos de junio 2002 y mayo del 2004, muestran que concentración de Chl a en la estación 3 suele ser mayor que la concentración en la estación 10 (datos no mostrados). Sin embargo, los datos de Chl a de 2005 usados para esta simulación fueron estadísticamente diferentes a un nivel de confianza de 90% ($F(14,14, \alpha=0.10) = 2.62, p>0.09$) mas no a un nivel de confianza de 95%. Para 2005 se observa una menor variación de los datos de Chl a ($0.5 - 2 \text{ mg m}^{-3}$) en la estación 10 con respecto a los datos de la estación 3 ($0.2 \text{ a } 3.8 \text{ mg m}^{-3}$), por lo que se escogió el valor promedio de $\sim 1 \text{ mg m}^{-3}$ en la estación 10 para calcular los gradientes de Chl a. Los gradientes diarios de Chl a se muestran en la figura 35.

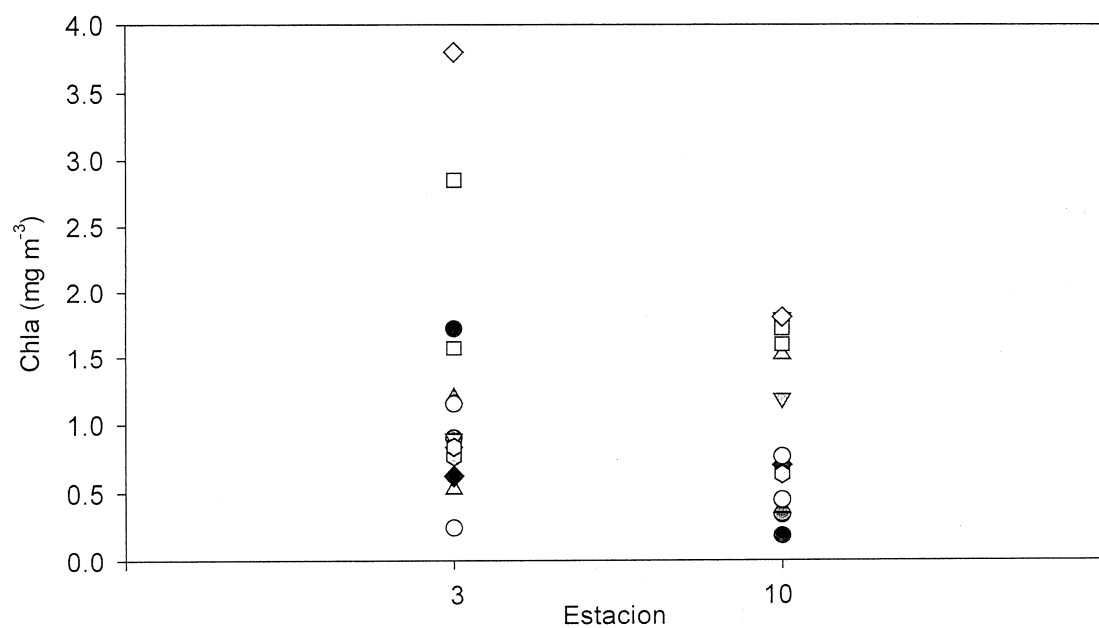


Figura 34. Datos de campo de concentración de Chl a durante mayo-julio del 2005. Los datos corresponden a las estaciones 3 y 10, para el cálculo de los gradientes de Chl a para la advección horizontal.

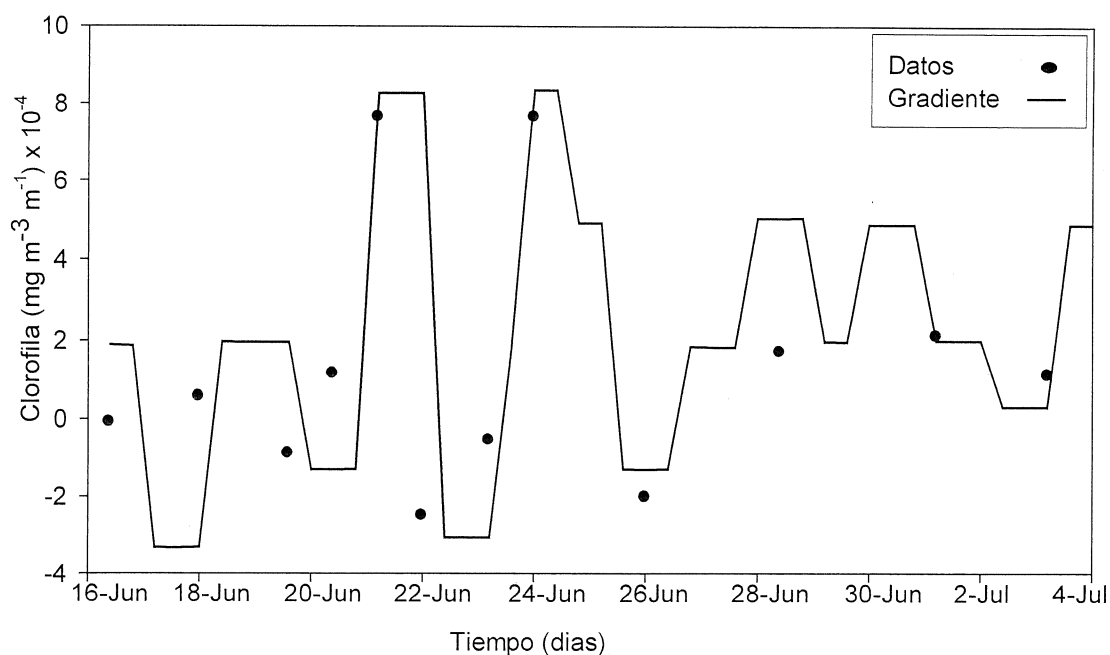


Figura 35. Valores de los gradientes de concentración de Chl a (línea continua) usados para simular la advección diaria de clorofila en 2005. Los gradientes observados calculados con datos de campo (puntos) muestran un incremento en el gradiente de Chl a después del periodo de intensificación de surgencias.

VIII.4. Resultados y discusión

VIII.4.1. Validación durante el periodo junio-julio de 2005

En el capítulo IV se presentan diferentes simulaciones para explicar la dinámica de los nutrientes en BSQ en una escala temporal anual, con pasos en tiempo de 1 día. Con esta escala temporal en la simulación se pueden apreciar las variaciones estacionales en el aporte de nutrientes a la bahía, así como la respuesta en el crecimiento de los productores primarios, incluyendo *Z. marina* y *Ulva spp.*, dos grupos funcionales no considerados en el modelo original. Sin embargo, para conocer la influencia de los forzamientos de la marea y las surgencias que controlan la calidad del agua de la laguna, se realizaron simulaciones con una variación temporal corta (horaria). Además, se aplicaron varias pruebas de validación de datos, parte fundamental en la aplicación del modelo ERSEM-GOTM en BSQ.

Cabe mencionar que en la validación de los datos es importante considerar la calidad de los datos de campo, que son la base para alimentar los modelos, así como las funciones de forzamiento del modelo (fronteras abiertas) que pueden incorporar errores o una mayor variación en la simulación. Por ejemplo, el crecimiento del fitoplancton depende de la combinación de la irradiancia, la turbulencia y la disponibilidad de nutrientes. Estos forzamientos están incluidos en la simulación, ya sea como forzamientos meteorológicos (Figura 11) o en el caso de la disponibilidad de nutrientes como gradientes horizontales de la concentración de los mismos.

Para realizar las simulaciones se escogieron las variables de la concentración de nitrato, la concentración de Chl a, la temperatura y la velocidad de las corrientes (componente a lo largo del canal principal) (Figura 36 y 37). La simulación fue realizada cada hora del 16 de junio al 7 de julio de 2005. Cabe mencionar que la simulación de Chl a se comparó con datos de campo tomados cada hora únicamente del 16 al 30 de junio.

Los resultados de la simulación de la concentración de nitratos mostraron una tendencia similar con respecto a los datos observados (Figura 36). Al inicio de la simulación (~ las primeras 50 horas) de la concentración de nitratos se observan valores aproximadamente del doble de la concentración observada en campo (Figura 35). Esta diferencia se debe a que el modelo falla en reproducir las condiciones de frontera. Debido a que en días anteriores al inicio del muestreo se presentó una surgencia (datos no mostrados), seguida de un periodo de relajación de los vientos que coincide con una marea muerta (inicio del muestreo), se observa una concentración baja de nitratos ($\sim 4 \mu\text{M}$) con respecto al resto de los datos en la serie, reflejando un mayor tiempo de residencia del agua y el consumo por fitoplancton en el mar adyacente. El modelo reproduce bien los valores mínimos en la serie, y aparentemente subestima los valores máximos particularmente durante mareas vivas. Las diferencias entre los valores predichos y observados durante los máximos son entre 2 y 3 μM .

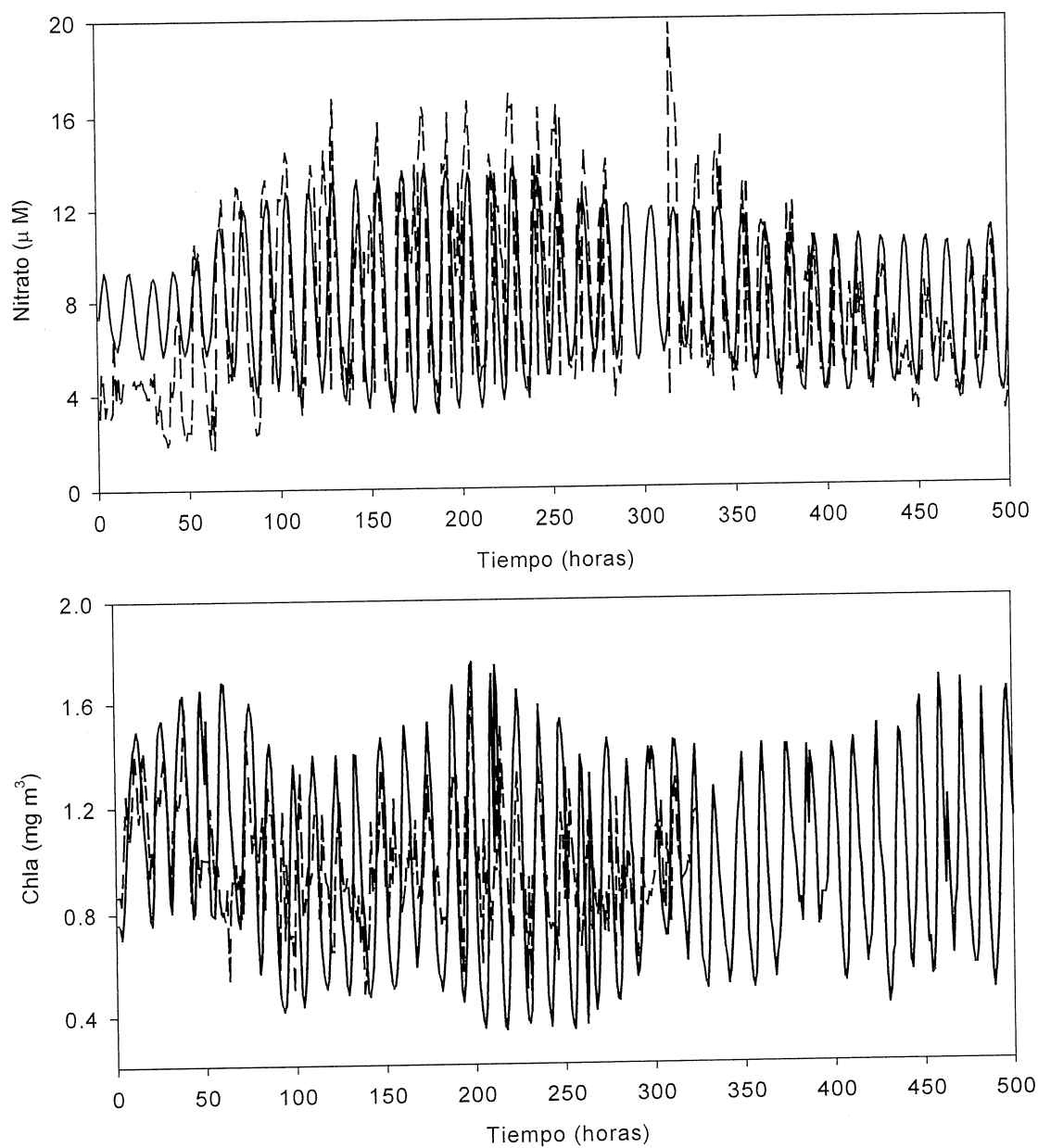


Figura 36. Comparación de la concentración de nitratos y Chl a de la simulación con observaciones de campo. La línea discontinúa representa los datos de campo. El tiempo esta dado en horas a partir del 16 de junio del 2005.

Esta diferencia se puede explicar por el hecho que los datos simulados corresponden a la estación 8, mientras que los datos observados corresponden a valores medidos en la boca. Se ha reportado que en BSQ las concentraciones de nitratos disminuyen desde el océano hacia el interior de la laguna por el consumo intenso de este nutriente por parte de macrofitas y fitoplancton (Camacho-Ibar et al. 2007).

La simulación de Chl a muestra una mayor variación con respecto a los datos de campo, lo que sugiere que los gradientes de concentración con los que se forzó el modelo estuvieron sobrestimados. Sin embargo, cabe aclarar que los datos de Chl a utilizados en este trabajo fueron tomados con un fluorímetro SCUFA y calibrados con datos medidos utilizando la técnica de Parsons et al. (1984). Al analizar los datos del sensor de Chl a se encontró un comportamiento errático, es decir, no se observó el patrón esperado del comportamiento de la Chl a con respecto a la marea (Roegner y Shanks 2001), por lo que los datos deben tratarse con precaución. Este comportamiento del fluorímetro posiblemente se debió a que el instrumento estaba calibrado para un intervalo amplio de concentraciones de Chl a y por lo tanto tenía una baja sensibilidad. Cabe mencionar que los procesos incluidos en la simulación de la Chl a fueron la producción in situ, los aportes y pérdidas por las surgencias acopladas con las oscilaciones de marea que transportan al fitoplancton a través de gradientes horizontales, los cuales variaron con el tiempo. Sin embargo, para una mejor simulación de la concentración de la Chl

a, podría incluirse la resuspensión de los sedimentos ocasionada por el viento. Este proceso puede crear una menor disponibilidad de luz en columna de agua para la fotosíntesis por el fitoplancton y podría explicar la menor concentración de la Chl a en ciertos periodos de tiempo representa la condición sin surgencia.

La simulación de la temperatura (Figura 37) muestra una tendencia similar a los datos observados, con valores mínimos entre las 150 y 450 horas, relacionados con eventos de surgencia (Figura 38). En contraste, a las 280 horas de simulación se observa la menor variación temporal de temperatura que coincide con un periodo de marea muerta, y por ende una menor mezcla del agua turbulenta. Sin embargo, se pueden observar diferencias de hasta 1 °C entre la temperatura simulada y los datos de campo, debido posiblemente al valor inicial del gradiente de temperatura con el cual se forzó el modelo.

La velocidad de la corriente simulada (componente a lo largo del canal principal) muestra una alta similitud con los datos de campo, excepto durante los periodos de marea muerta (aproximadamente a las 50 y las 400 horas). Durante marea viva, las velocidades máximas observadas y simuladas fueron $\sim 60 \text{ cm s}^{-1}$ (Figura 37). Cabe mencionar que no se muestran los datos de la componente U de la velocidad de corriente, debido a que ésta es menos energética (máximos de 10 cm s^{-1}) con respecto a la componente V de la velocidad (orientada en la dirección preferencial del canal).

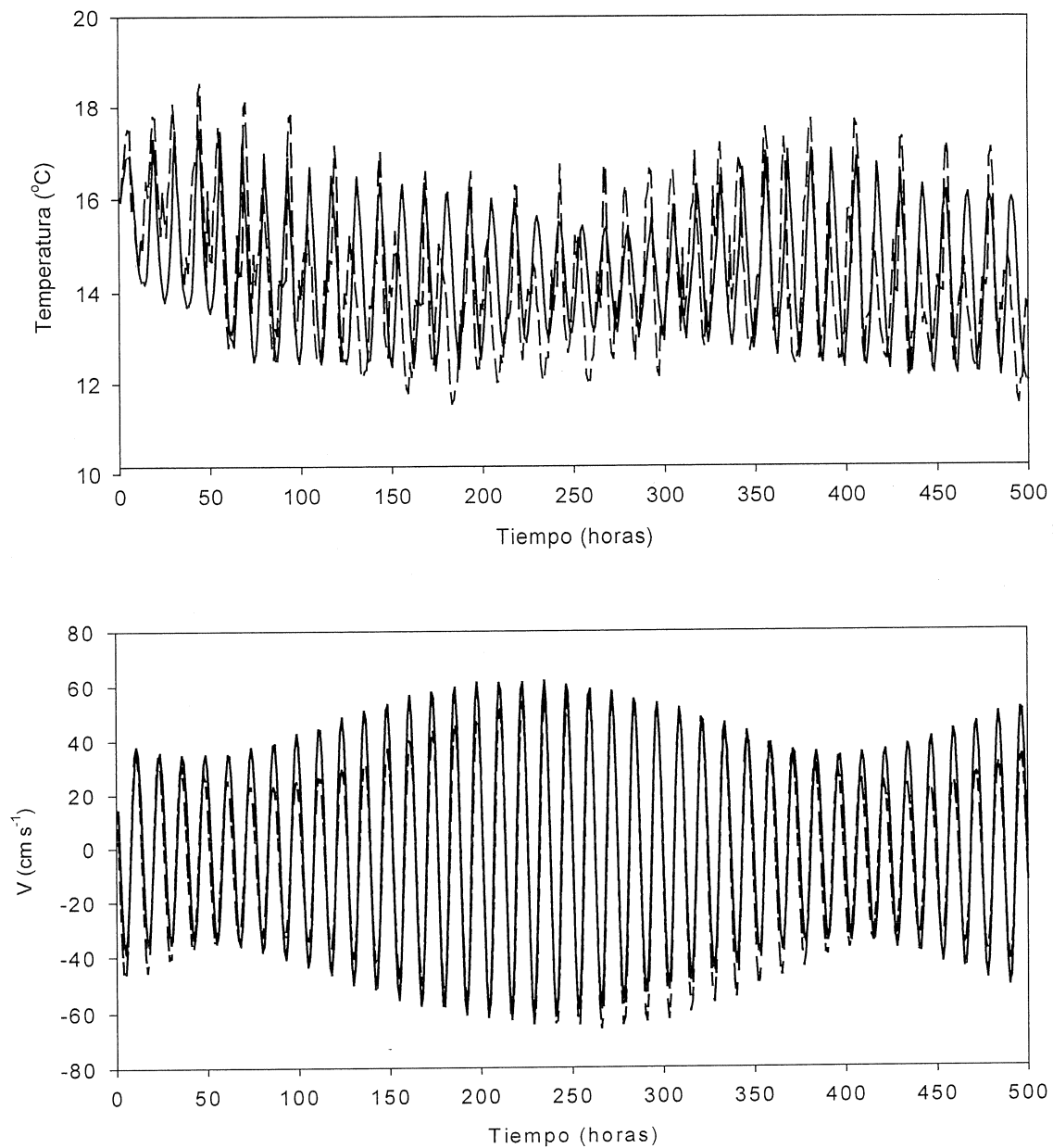


Figura 37. Comparación de la temperatura y de la velocidad de corriente (componente V) de los datos de la simulación y observaciones de campo en horas del 16 de junio al 7 de julio de 2005. La línea discontinúa representa los datos de campo.

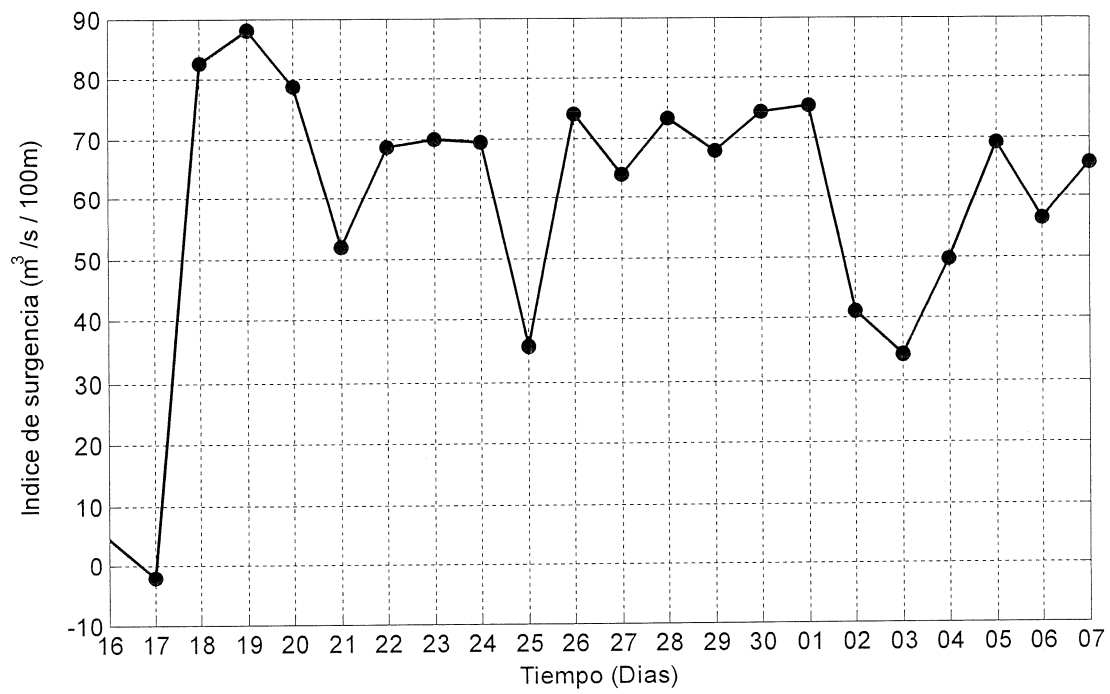


Figura 38. Gráfica del índice de surgencia diario del 16 de junio al 17 de julio del 2005, obtenido a partir de datos de viento de QuikSCAT.

Para realizar una validación del modelo mas objetiva que un análisis visual, se calcularon algunos parámetros estadísticos utilizados por Allen et al. (2007) para validar ERSEM en el Mar del Norte. Los parámetros calculados fueron el coeficiente de determinación (R^2), eficiencia del modelo (EM) de Nash-Sutcliffe, el sesgo y la razón entre la desviación estándar de los datos y la desviación estándar del modelo.

La ecuación que describe el coeficiente de correlación (R) está dada de la siguiente forma:

$$R = \frac{\sum_{n=1}^N (D_n - \bar{D}_n)(M_n - \bar{M}_n)}{\sqrt{\sum_{n=1}^N (D_n - \bar{D}_n)^2 \sum_{n=1}^N (M_n - \bar{M}_n)^2}} \quad (77)$$

donde, D representa los datos, M el valor estimado por el modelo, la barra significa el promedio de los datos para cada variable y N es el numero total de datos del modelo. El coeficiente de correlación R expresa el ajuste del mínimo cuadrado entre los datos y el modelo, donde $R=0$ muestra una no correlación y $R=1$ una correlación perfecta. El R^2 es el coeficiente de determinación e indica el porcentaje de la variabilidad de los datos que puede ser reproducida por el modelo.

La eficiencia del modelo (EM) es la razón del error del modelo con respecto a la variabilidad de los datos, expresada como sigue (Allen et al. 2007, ver referencias):

$$EM = 1 - \frac{\sum_{n=1}^N (D_n - M_n)^2}{\sum_{n=1}^N (D_n - \bar{D})^2} \quad (78)$$

Las categorías de la EM están dadas de acuerdo con Marechal (2004) en donde > 0.65 representa un desempeño excelente, $0.65 - 0.5$ muy bueno, $0.5 - 0.2$ bueno y < 0.2 pobre.

El porcentaje de sesgo del modelo (suma del error del modelo normalizado por los datos) está dado por:

$$\% \text{sesgo} = \frac{\sum_{n=1}^N (D_n - M_n)}{\sum_{n=1}^N D_n} * 100 \quad (79)$$

Con este parámetro se determina en qué medida los datos del modelo están sistemáticamente sobrestimados o subestimados con respecto a las observaciones. Con base en este parámetro, el desempeño del modelo se clasifica en las siguientes categorías: < 10 excelente, $10 - 20$ muy buena, $20 - 40$ buena y > 40 pobre (Marechal 2004).

El coeficiente de determinación R^2 fue alto (> 0.65) para la velocidad de corriente y la concentración de nitratos, es decir que al menos el 65% de la variabilidad de los datos puede ser explicada por el modelo. La temperatura mostró un R^2 de 0.60 y la Chl a de 0.45 (Figura 39a). Por otra parte, la eficiencia del modelo para simular la velocidad de corriente fue excelente (> 0.65). Así mismo, el modelo presentó muy buena eficiencia para simular los datos de nitrato, y una buena eficiencia para los datos de temperatura y Chl a (Figura 39b). El desempeño del modelo determinado con el sesgo (Figura 40a) fue excelente para la velocidad de corriente, muy bueno para la concentración de nitrato y la temperatura y bueno para la Chl a.

Al graficar el valor de R^2 y la razón de las desviaciones estándar (RSD, σ_D/σ_m) (Figura 40b) se obtiene una representación simple del desempeño global del modelo (si R^2 y RSD son cercanas a uno hay un mejor ajuste). Se observa que hay una mejor capacidad del modelo para predecir la velocidad de las corrientes, seguido de la concentración de nitratos y la temperatura. El modelo sobrestima ligeramente la dispersión de los datos de Chl a. De manera general, los parámetros calculados indican un buen desempeño del modelo para todas las variables con excepción de la Chl a.

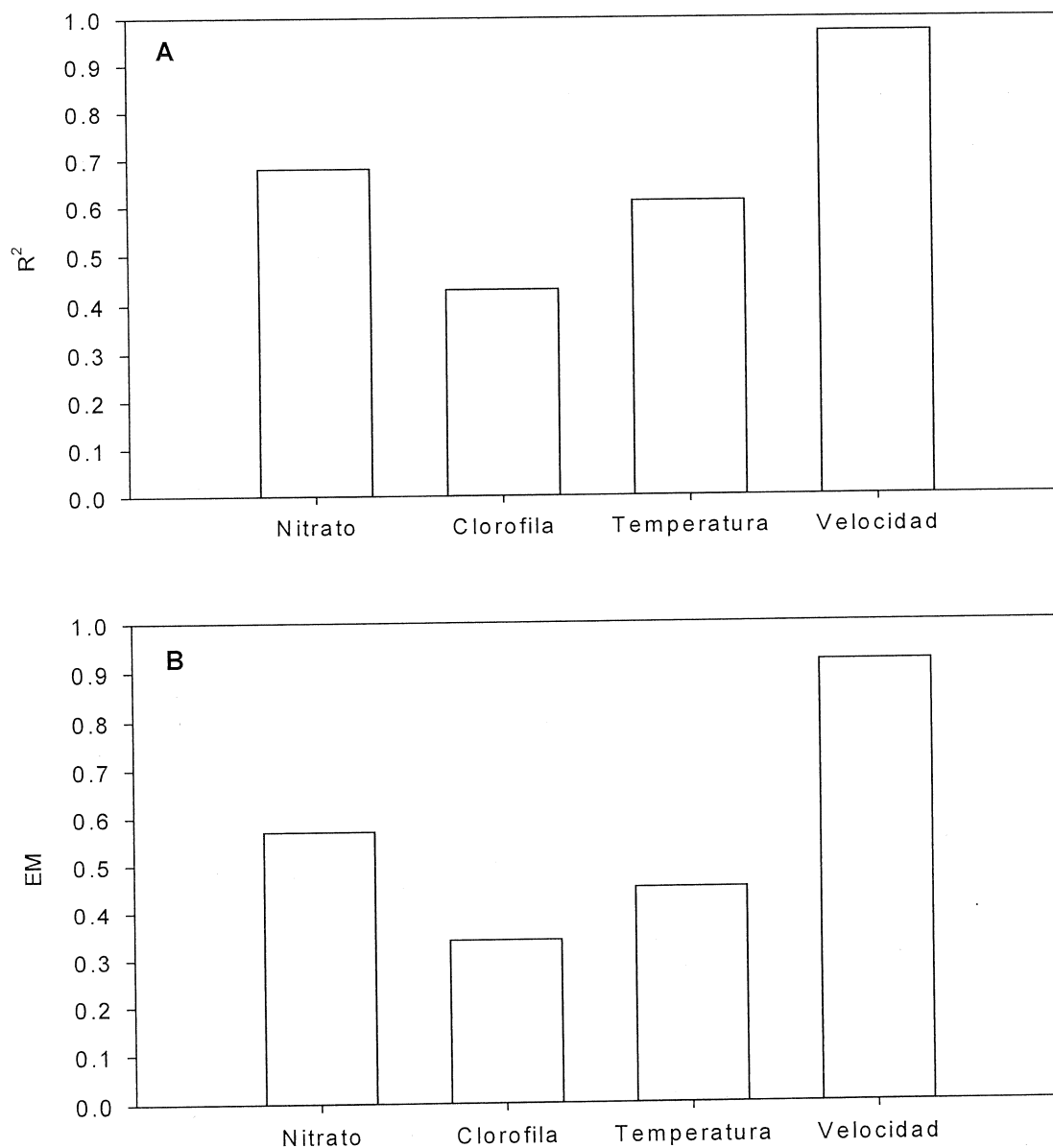


Figura 39. Parámetros estadísticos de las variables simuladas de concentración de nitratos, concentración de clorofila (Chl a), temperatura y velocidad de corriente. (A) Coeficiente de determinación y (B) Eficiencia del modelo (EM).

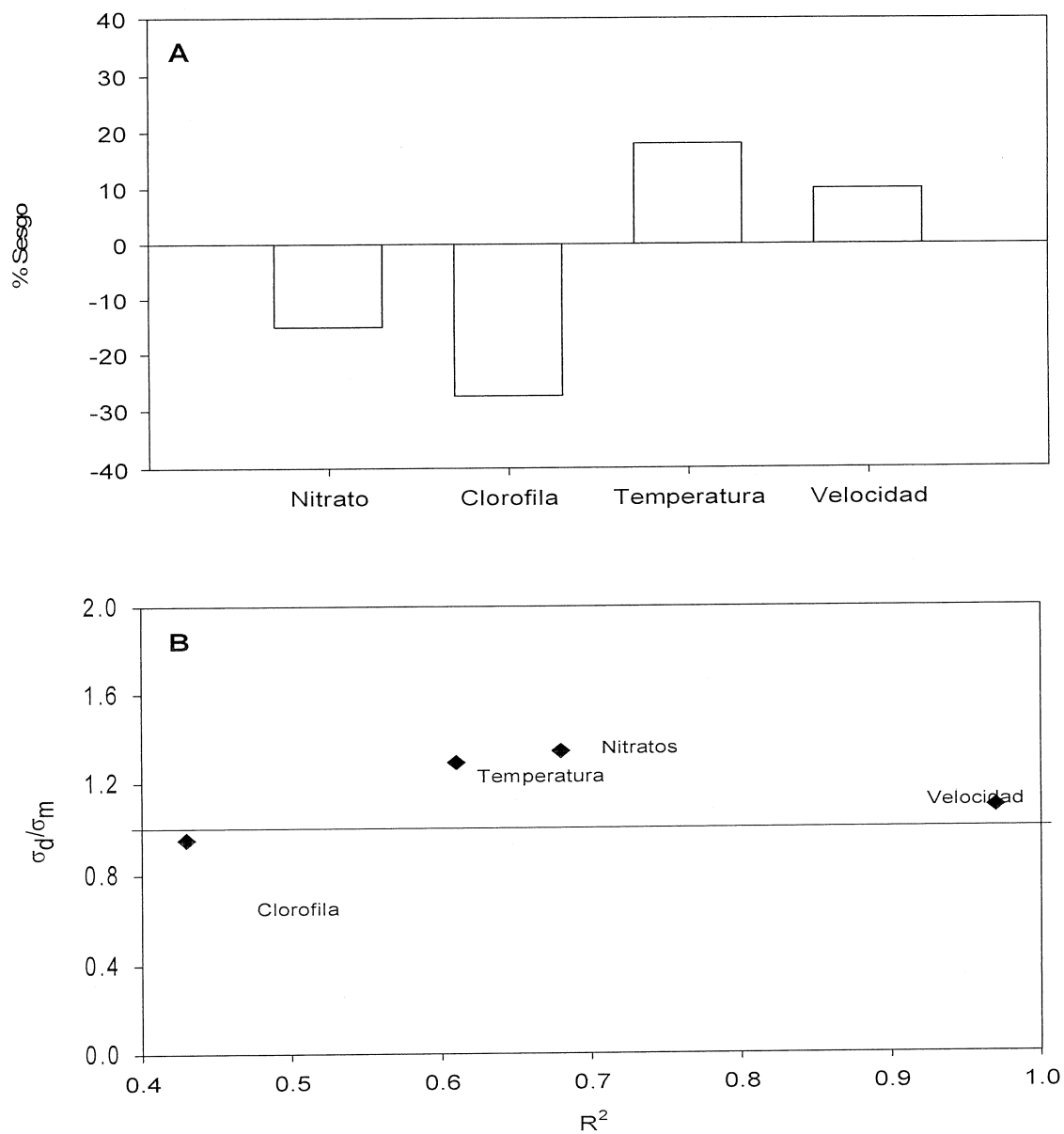


Figura 40. Parámetros estadísticos de las variables simuladas de concentración de nitratos, concentración de clorofila (Chl a), temperatura y velocidad de corriente. (A) % de sesgo, (B) Razón de desviación estándar (RSD) vs el coeficiente de determinación (R^2).

VIII.4.2. Efectos de las surgencias a lo largo del ciclo de mareas vivas y muertas

La circulación en estuarios y lagunas costeras está afectada por el forzamiento mareal y atmosférico. Flores-Vidal (2006) menciona que la dinámica en la boca de BSQ está determinada por una corriente residual generada por la marea en toda la columna de agua a lo largo del canal principal. La magnitud de dicha corriente es del orden de 10 cm s^{-1} y la dirección preferencial es hacia dentro de la bahía por el canal profundo y hacia fuera de la bahía por los bancos someros. En otras palabras, el sistema es un importador neto de agua oceánica (con sus propiedades) a través del canal profundo y un exportador neto de agua de la laguna a través de los bancos someros.

Con la finalidad de entender el efecto de las surgencias en la dinámica de las propiedades biogeoquímicas bajo diferentes condiciones de mareas (i.e. mareas vivas vs mareas muertas), se realizaron simulaciones de ~ 150 horas de la concentración de nitratos, concentración de Chl a y temperatura en la estación de simulación durante junio-julio de 2005, forzando el modelo con una surgencia constante y con ausencia de surgencias.

Los resultados de la simulación de la temperatura se muestran en la figura 40. En presencia de surgencias, el intervalo de la temperatura fue de 12.5 a 15.5 °C durante mareas vivas (Figura 41a) y de 13.5 a 15.5 °C durante mareas muertas. Por otra parte, en ausencia de surgencias el intervalo de

temperatura fue de 13.5 a 16 °C durante mareas vivas y en mareas muertas de ~ 14 a 16 °C. La mayor diferencia de temperatura entre simulaciones con y sin surgencia se observó durante los mínimos de temperatura en condiciones de marea muerta ($\sim 0.8 \pm 0.1$ °C). En general, los valores más altos de temperatura se observan en mareas muertas, mientras que los valores más bajos durante mareas vivas y presencia de surgencias, por lo que la temperatura refleja la influencia de la advección horizontal y la mezcla originada por las mareas.

Por otra parte, se ha reportado que la alternancia de los eventos de surgencia que ocurren en primavera y principios de verano en el océano adyacente a BSQ es la principal causa de la variabilidad de la concentración de nitrato en la boca de la laguna (Camacho-Ibar et al. 2003). Las concentraciones de nitrato disminuyen abruptamente tan pronto como las aguas del océano entran a la laguna, indicando un intenso consumo por los productores primarios. Sin embargo en la región cercana a la boca de BSQ (área que abarca la estación de simulación) los procesos físicos pueden dominar sobre los procesos biológicos, contrario al interior de la laguna donde los procesos biológicos afectan o contribuyen más a la variabilidad de la concentración de nitratos.

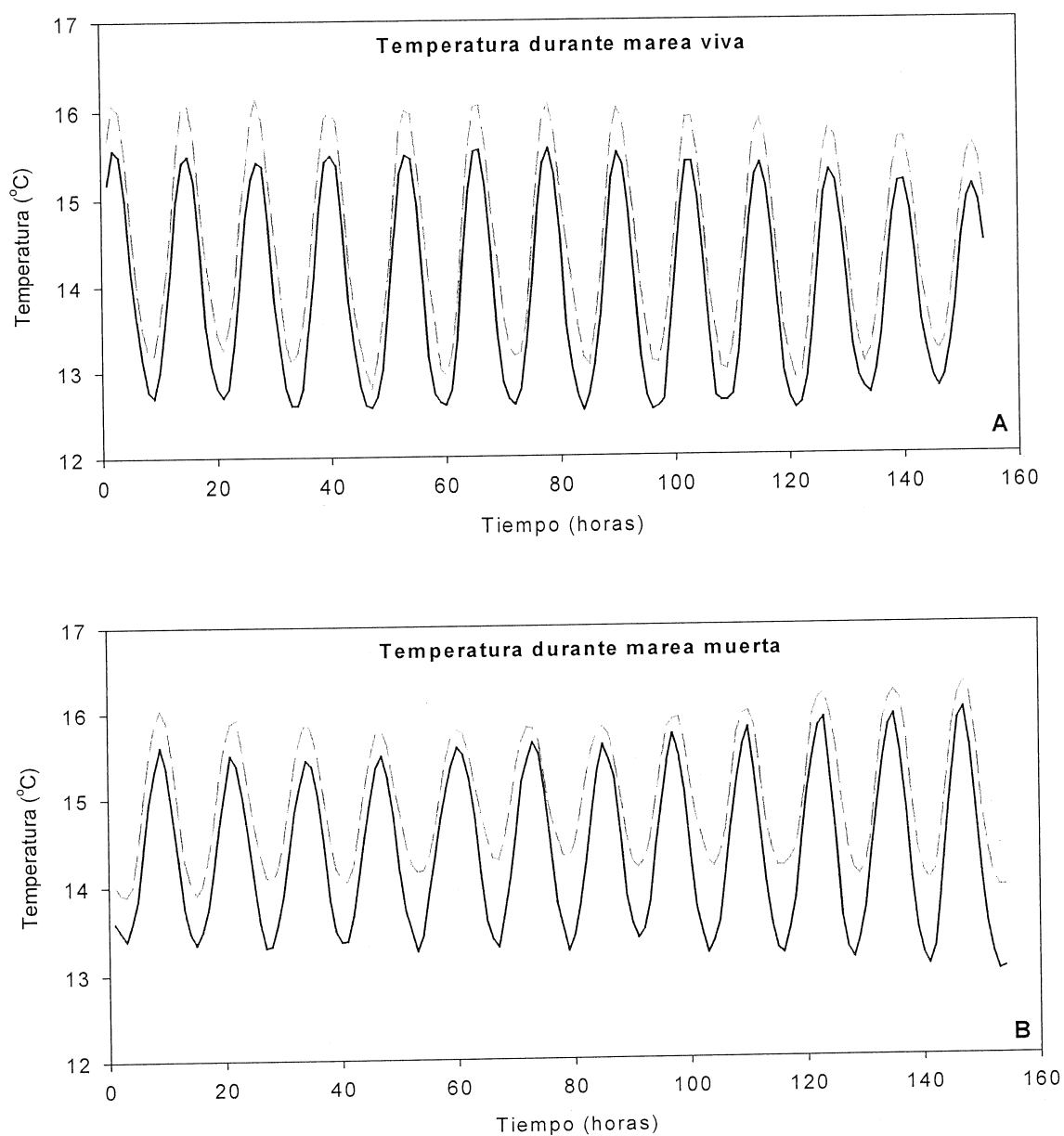


Figura 41. Gráficas de temperatura de la simulación durante y sin un evento de surgencia en el ciclo de mareas vivas y muertas. La línea discontinua representa la condición sin surgencia y la línea continúa presencia de un evento de surgencia.

En las simulaciones de la concentración de nitratos (Figura 42) se muestra que, en presencia de surgencias, durante mareas vivas se observan las concentraciones máximas ($\sim 14 \mu\text{M}$) mientras que en mareas muertas el máximo fue de $8 \mu\text{M}$. Dado que la estación de simulación se encuentra aproximadamente a 3 km de distancia de la boca de la laguna, estos resultados indican que durante un evento de surgencia en condiciones de mareas vivas se induce una mayor inyección de nitratos a BSQ, mientras que en marea muerta, aunque si bien se observa una concordancia entre la concentración de nitratos y la marea, la inyección de nutrientes es menor. Durante mareas vivas se observó también una amplitud mayor en las concentraciones de nutrientes, con valores mínimos de $\sim 4 \mu\text{M}$ similares a los mínimos observados en mareas muertas. Esta observación sugiere que el modelo está reflejando de manera razonable la intensa actividad de consumo biológico de nitratos en BSQ, ya que, debido a que la producción primaria en el sistema está limitada por el nitrógeno (ver discusión en Capítulo VI). Esta característica es común a varios sistemas estuarinos a lo largo de la costa influenciada por la Corriente de California, como se ha observado con mediciones directas en las bocas de Elkhorn Slough, California (Chapin et al. 2004) y Yaquina Bay, Oregon (Sigleo et al. 2005). También Zaytsev et al. (2003) mencionan que el transporte de nutrientes hacia el interior de las lagunas costeras situadas a lo largo de la Península de Baja California es función de la intensidad de las surgencias y el bombeo de la

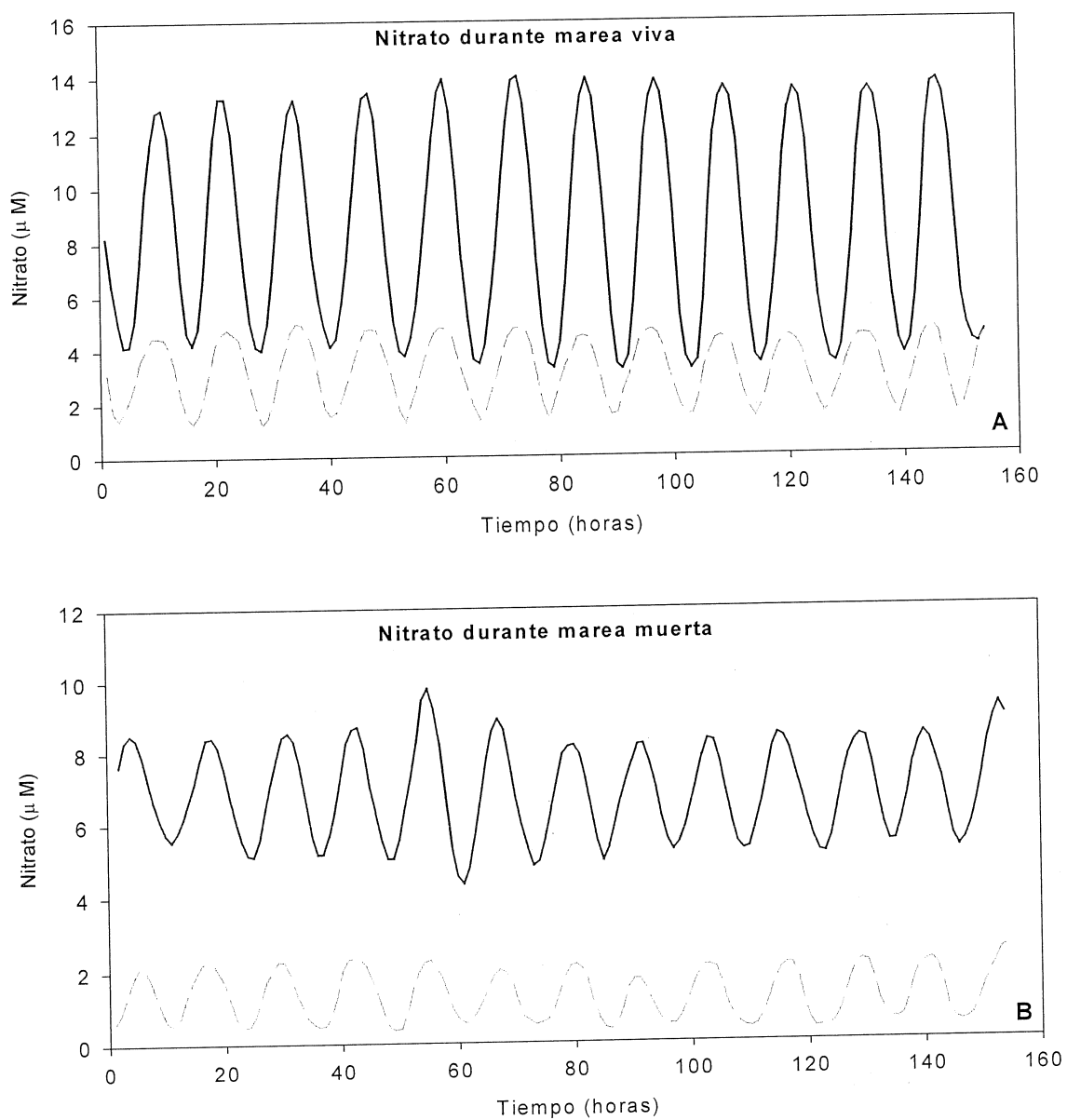


Figura 42. Gráficas de concentración de nitratos de la simulación con presencia y ausencia de un evento de surgencias en el ciclo de mareas vivas y muertas. La línea discontinúa representa la condición sin surgencia y la línea continua presencia de un evento de surgencia.

marea, y reportan una concentración máxima de nitratos de $10 \mu\text{M}$ durante una surgencia, combinada con una corriente de marea de 1 m s^{-1} y una excursión de la marea de 12 a 15 km hacia el interior de Bahía Magdalena.

Por otra parte, en ausencia de surgencias, durante marea viva se observaron valores máximos de nitratos de $4 \mu\text{M}$ y mínimos de $1 \mu\text{M}$ (Figura 42a). En este caso, el valor máximo está reflejando el gradiente de concentración con el que se forzó el modelo en “ausencia” de surgencia equivalente al inicio de la serie de tiempo generada con el analizador in situ (Figura 36). De manera contraria, en la simulación sin presencia de surgencias en el ciclo de mareas muertas (Figura 42b), se observan las menores concentraciones de nitrato (la concentración máxima es de $\sim 2 \mu\text{M}$). Este resultado sugiere que posiblemente ocurre un agotamiento de nitratos, debido principalmente a las condiciones de menor mezcla durante marea muerta, ya que se tendría una menor mezcla, un aumento de temperatura y un consumo del nitrato por parte de los productores primarios.

El transporte neto del fitoplancton a través de los estuarios y lagunas es especialmente importante para entender el acoplamiento bentónico-pelágico (Dame et al. 1992). Smith y Hollibaugh (1997) mencionan que los aportes de carbono orgánico desde el océano adyacente a la Bahía de Tomales, California, controlan la estacionalidad de la producción neta del ecosistema. La producción primaria fitoplanctónica del sistema de surgencias de la Corriente de California suministra carbono orgánico lábil que es oxidado

dentro de la bahía, lo que induce una condición heterotrófica neta. De manera similar a la Bahía de Tomales, BSQ es también un sistema heterotrófico neto donde el exceso de respiración está subsidiado por el mecanismo abastecedor de las surgencias que aporta carbono orgánico particulado desde el mar adyacente (Camacho-Ibar et al. 2003). Aunque el transporte horizontal debido a las surgencias controla la permanencia del fitoplancton en la bahía, hay otros factores físicos como son el efecto de la marea y la turbidez, que afectan en escalas de tiempo menores la dinámica fitoplanctónica (Lucas y Cloern 2002). La producción fitoplanctónica está influenciada por diferentes condiciones hidrodinámicas relacionadas con las propiedades fisiológicas del fitoplancton, tales como el consumo de nutrientes, la eficiencia fotosintética y las tasas de hundimiento (Smith y Kemp 2001).

Las surgencias pueden estimular una intensa producción fitoplanctónica costera (Roegner y Shanks 2001). Durante un evento de surgencias, esta producción es frecuentemente concentrada en las aguas hacia afuera de la costa y lejos de las bocas de las lagunas y estuarios. Sin embargo, cuando los vientos de surgencia se relajan se induce un transporte de las masas de agua y material suspendido hacia los cuerpos costeros, lo que ocasiona que el fitoplancton esté disponible para su advección por la marea hacia adentro de las lagunas y estuarios. También, en estudios realizados en la costa oeste de Estados Unidos se ha encontrado que el intercambio mareal puede transportar agua recién surgida rica en nutrientes hacia adentro de los estuarios, y promover florecimientos fitoplanctónicos al

interior de estos cuerpos costeros durante primavera y verano (Colbert y McManus 2003).

Durante el periodo de marea viva, en presencia de surgencias la Chl a tiene máximos de 2.4 mg m^{-3} , mientras que sin surgencias el máximo fue de 1.6 mg m^{-3} . En contraste, durante marea muerta las concentraciones máximas en presencia de surgencias fueron de 1.4 mg m^{-3} y en ausencia de las mismas de 1.0 mg m^{-3} (Figura 43a y b). Se observa un comportamiento inverso de la Chl a con respecto a las concentraciones de nitratos al contrastar ambas figuras (Figura 41 y Figura 42). Los resultados de estas simulaciones (i.e. sin incluir gradientes de clorofila) indican que la concentración de Chl a en la región cercana a la boca de BSQ es modulada por el aporte de nitratos.

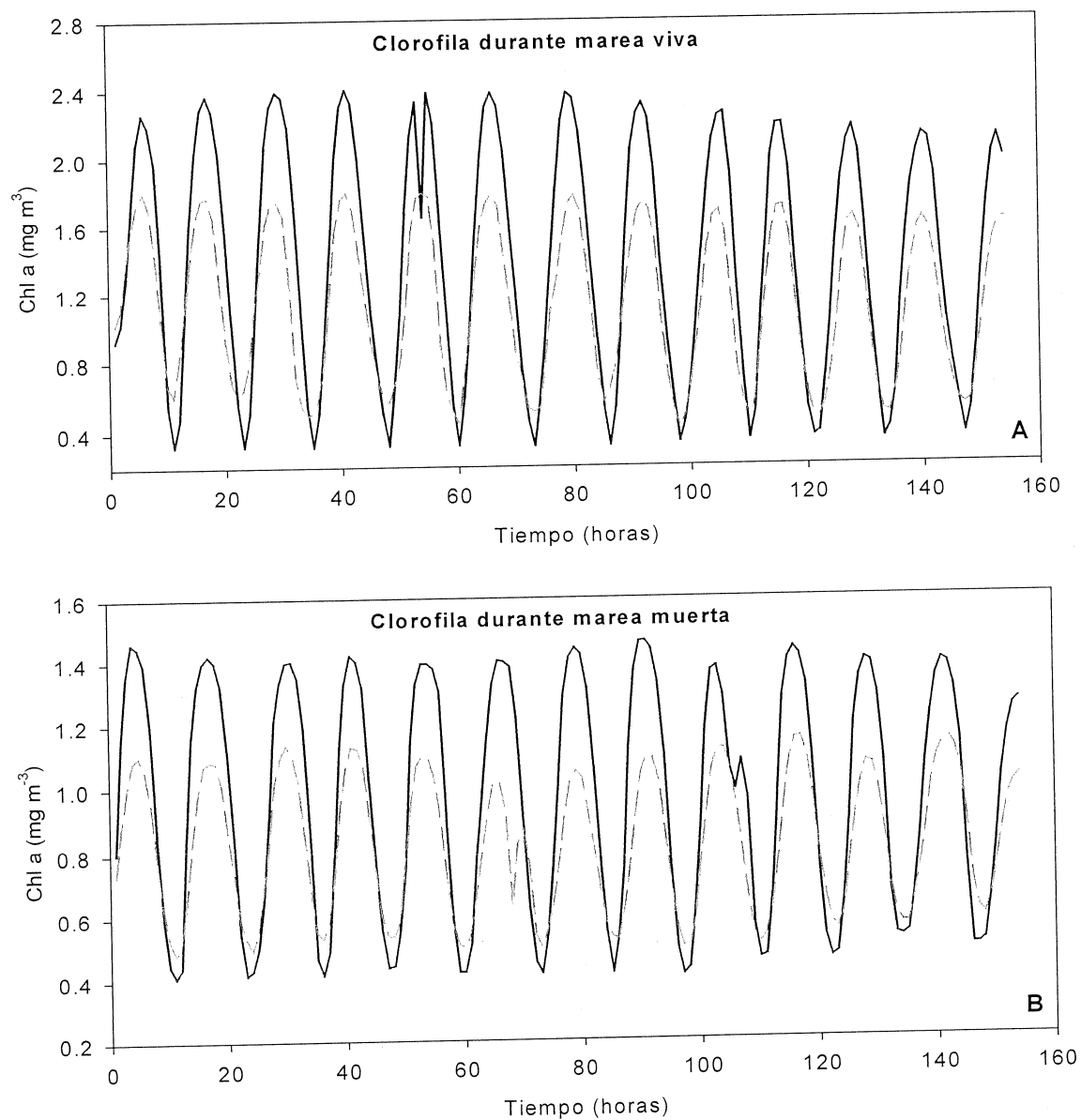


Figura 43. Gráficas de concentración de Chl a de la simulación durante y sin un evento de surgencia en el ciclo de mareas vivas y muertas. La línea discontinúa representa la ausencia de surgencias.

VIII.4. Conclusiones

Los resultados de la validación muestran que el modelo es capaz de reproducir las magnitudes y tendencias a una escala temporal diaria de la temperatura, la concentración de nitratos y la velocidad de las corrientes. Cabe mencionar que el modelo fue sensitivo a los gradientes con los cuales se alimentó GOTM para simular la advección horizontal.

Las surgencias pueden afectar el aporte del fitoplancton hacia las bahías de dos formas diferentes, por advección directa del fitoplancton, o por la importación de agua recién surgida rica en nutrientes que estimulan la producción autóctona. En la estación de simulación de BSQ, el segundo caso aparentemente controla la producción fitoplanctónica. A un aporte de $14 \mu\text{M}$ de nitratos al interior de BSQ, se observan concentraciones de Chl a de 2.4 mg m^{-3} . Entonces las surgencias costeras y la intensidad de la mezcla por mareas controlan la concentración de nutrientes dentro de la bahía, los cuales a su vez afectan la magnitud de la respuesta biológica, particularmente el nitrato ya que en este sistema la producción primaria está limitada por la disponibilidad de N.

Para simular adecuadamente los cambios de las propiedades del agua en la bahía, detectados en las mediciones de campo bajo diferentes condiciones de surgencias, se recomienda tener una serie de tiempo de datos de mayor periodo. La instalación de anclajes in-situ (e.g. observatorios

costeros) sería de gran utilidad para obtener mas datos (incluyendo toma de muestras en embarcaciones menores). Además, es recomendable usar modelos hidrodinámicos tridimensionales, que permitan describir los procesos que se deben a la forma de la costa y la batimetría y circulaciones secundarias que no se representan con un modelo unidimensional.

Capítulo IX. Conclusión

Esta tesis contribuye a la aplicabilidad del modelo físico-biogeoquímico ERSEM-GOTM en BSQ y que potencialmente podría utilizarse en otros ecosistemas. Aunque ERSEM fue originalmente desarrollado para aguas costeras, con ciertas modificaciones fue posible aplicarlo en BSQ, un sistema somero influenciado por surgencias. Una de las modificaciones al modelo original ERSEM fue que se incluyeron dos nuevos módulos, *Z. marina* y *Ulva spp.* Ambos productores primarios tienen consecuencias significativas en la dinámica de nutrientes de la bahía.

Cabe mencionar que la implementación adecuada de este modelo para cualquier sistema, depende en parte, de contar con una base de datos sólida con la suficiente resolución temporal. La mayor parte de los parámetros fueron obtenidos de la literatura, que debe de estar bien sustentada de acuerdo a un amplio conocimiento del sistema de estudio. Es recomendable entonces contar con más mediciones de campo de aquellos parámetros sensitivos, ya que uno de los beneficios de utilizar esta herramienta es la capacidad de predicción cuando no es financieramente viable coleccionar más datos.

La idea original fue usar POLCOMS (un modelo hidrodinámico de 3 dimensiones), pero se tuvieron algunos problemas relacionados con la naturaleza somera y las áreas intermareales de la bahía. Como se quería entender la dinámica de la concentración de nutrientes, se decidió utilizar un

modelo hidrodinámico sencillo en una dimensión (GOTM) para poder validar los módulos de pastos marinos y macroalgas y tratar de simular y resaltar el papel de las surgencias en el aporte de nutrientes hacia el interior de la bahía. Para aproximar una modelación 3-D se incluyó una rutina de advección horizontal de nutrientes en GOTM, ya que este modelo está basado solo en el movimiento vertical.

El modelo ERSEM-GOTM mostró una alta sensibilidad con la implementación de la rutina de advección, y remarcó la existencia de dos requisitos necesarios para simular la intrusión de nutrientes a la bahía. El primero, es la construcción de los gradientes horizontales de nutrientes basados en la dinámica de cada nutriente en la bahía, y el segundo es la construcción de estos gradientes a diferentes escalas temporales.

Las modificaciones realizadas en ambos modelos permitieron simular el comportamiento estacional de la concentración de nutrientes y la variación horaria en el caso del nitrato. Se encontró que el nitrógeno puede ser un nutriente limitante para la productividad de la bahía y que la adquisición del nitrato en BSQ para el desarrollo de los productores primarios depende de la combinación de las mareas (bombeo de marea) y de los eventos o pulsos de surgencias, que contribuyen a la mezcla de propiedades al interior de la bahía.

El modelo también permitió simular la biomasa de *Z. marina* y *Ulva spp.*, a una escala estacional, a pesar de utilizar ecuaciones sencillas que describen el cambio de la biomasa. Sin embargo hay otros procesos que

afectan la dinámica de la biomasa de los productores que no se tomaron en cuenta y que potencialmente podrían mejorar la simulación. Por ejemplo en el caso de *Z. marina*, la ecuación que describe la razón de cambio de su biomasa es función de la mortalidad, por lo que esta podría mejorarse incluyendo la pérdida de las hojas por acción del oleaje. Otros modelos más específicos que describen la biomasa de los pastos marinos incluyen la función de mortalidad debida al estrés físico y reportan perdidas de las hojas hasta en un 60%. La función que describe la mortalidad por el estrés físico podría estar definida como una curva exponencial, en donde el esfuerzo del viento disminuye con la profundidad.

Otro proceso importante a considerar es la presencia de epifitas sobre las hojas de los pastos, particularmente por la competencia por la disponibilidad de luz, ya que la biomasa de los pastos marinos está controlada principalmente por la irradiancia como se observó en la presente simulación. Las epifitas tienen su máximo crecimiento durante verano, cuando la intensidad de la luz es alta y la renovación de las hojas de los pastos es menos rápida que en primavera, por lo que puede ocurrir una disminución de la disponibilidad de luz de hasta de un 80% para las hojas de los pastos.

El stock de N, su distribución y sus flujos entre los diferentes compartimientos fueron parámetros básicos que necesitan ser caracterizados para explicar el funcionamiento de cualquier ecosistema. El balance de N evidenció la acumulación temporal de este nutriente en biomasa viva de los diferentes productores primarios como el caso de *Ulva spp.* que fue el stock

de N dominante durante el periodo de simulación, que representa el 55% del N acumulado en biomasa viva en el sistema pelágico. También el compartimiento de las bacterias resultó ser un reservorio notorio en la retención de N representando el 44% del N acumulado en biomasa viva. Entonces las plantas no solo pueden competir con otras plantas por los nutrientes sino también con las bacterias por los nutrientes inorgánicos disueltos. La competencia tendría importantes implicaciones en el flujo de nutrientes a través de la interfase agua-sedimento, que podría afectar los patrones estacionales de la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua.

Una de las ventajas de utilizar ERSEM es que este modelo incluye al sistema bentónico, ya que hay pocos modelos a nivel mundial que incluyan este sub-sistema. BSQ es un sistema somero que presenta un alto acoplamiento entre estos dos sistemas. Los resultados de la simulación del N demostraron una fuerte dependencia del sistema pelágico con el sistema bentónico, principalmente por el aporte de detritus que tuvo significativas consecuencias en la degradación del nitrógeno orgánico.

El reservorio del NOD+NOP en el sistema pelágico en la estación de simulación está subestimado (~ 50%), por lo que este compartimiento se debe de mejorar en el modelo. Posiblemente podría mejorarse al menos parcialmente el "deficit" de NOD si se tomara en cuenta los aportes desde de NOD de los brazos internos. En el caso del stock del NOP la advección horizontal fitoplanctónica podría mejorar la simulación de este reservorio, así

como los aportes del NOP provenientes de las praderas de pastos y de los mantos de macroalgas que se encuentran en las regiones someras de la bahía. Estudios reportan que la exportación del detritus de las macrofitas puede variar de 0 a 100% del total de la producción dependiendo principalmente de la intensidad de la energía física.

La variación estacional del NOD en la simulación mostró valores máximos durante primavera y verano, debido a que durante esta época se tienen las mayores biomásas de los productores primarios. Sin embargo, cabe mencionar que la magnitud del NOD liberado hacia la columna de agua por los pastos marinos y las macroalgas varía estacionalmente, por lo que posiblemente al incluir la variación estacional de los procesos de exudación y lixiviación se mejoraría la simulación estacional del NOD. Por ejemplo el proceso de lixiviación en los pastos marinos es más importante en la liberación de NOD a finales de verano, cuando la producción primaria neta es relativamente menor y los pastos comienzan a morir.

Como recomendación en la implementación de ERSEM en BSQ es necesario incluir de manera explícita al grupo funcional de ostiones *Crassostrea gigas* ya que mejoraría el impacto de la práctica del cultivo de ostiones en BSQ. Observaciones anteriores, muestran que el desarrollo de la biomasa de *Ulva spp.*, puede resultar del enriquecimiento del agua por los cultivos de ostión. El incremento en la biomasa de macroalgas puede desplazar a otros productores (i.e. *Z. marina*).

X. Referencias

- Aguirre-Muñoz, A.R., Buddemeier, R.W., Camacho-Ibar, V.F., Carriquiry, J.D., Ibarra-Obando, S.E., Massey, B., Smith, S.V., Wulff, F., 2001. Sustainability of coastal resources in San Quintín, Mexico. *Ambio*, 30, 142-149.
- Allen, J.I., 1997. A modelling study of ecosystem dynamics and nutrient cycling in the Humber plume, UK. *Journal of Sea Research*, 38, 333-359.
- Allen, J.I., Blackford, J.C., Radford, P.J., 1998. A 1-D vertically resolved modelling study of the ecosystem dynamics of the middle and southern Adriatic Sea. *Journal of Marine Systems*, 18, 265-286.
- Allen, J.I., Blackford, J., Holt, J., Proctor, R., Ashworth, M., Siddorn, J., 2001. A highly spatially resolved ecosystem model for the North West European Continental Shelf. *Sarsia*, 86, 423-440.
- Allen, J.I., Somerfield, P.J., Siddorn, J., 2002. Primary and bacterial production in the Mediterranean Sea: a modelling study. *Journal of Marine Systems*, 33-34, 473-495.
- Allen, I.J., Holt, J.T., Blackford, J., Proctor, R., 2007. Error quantification of a high-resolution coupled hydrodynamic-ecosystem coastal-ocean model: Part 2. Chlorophyll-a, nutrients and SPM. *Journal of Marine Systems*, 68, 381-404.
- Álvarez-Borrego, J., Álvarez-Borrego, S., 1982. Temporal and spatial variability of temperature in two coastal lagoons. *CalCOFI Reports XXIII*, 188-197.

- Álvarez-Borrego, S., Chee-Barragán, A., 1976. Distribución superficial de fosfatos y silicatos en Bahía San Quintín, B.C. *Ciencias Marinas*, 3, 51-61.
- Atkinson, M.J., Smith, S.V., 1983. C:N:P ratios of benthic marine plants. *Limnology and Oceanography*, 28, 568-574.
- Aveytua-Alcázar, L., 2002. Carbono orgánico disuelto en Bahía San Quintín, Baja California. Tesis de Maestría en Oceanografía Costera. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México.
- Baretta, J.W., Ebenhöh, W., and Ruardij, P., 1995. The European regional seas ecosystem model, a complex marine ecosystem model. *Netherlands Journal of Sea Research*, 33, 233-246.
- Baretta-Bekker, J., Baretta, J.W., Ebenhöh, W., 1997. Microbial dynamics in the marine ecosystem model ERSEM II with decoupled carbon assimilation and the nutrient uptake. *Journal of Sea Research*, 38, 195-212.
- Bakun, A., Nelson, C., 1977. Climatology of upwelling related processes of Baja California. *CalCOFI Reports*, 19, 107-127.
- Beukema, J.J., Baretta-Bekker, J.G., 1995. European Regional Seas Ecosystem Model (1990-1993). *Netherlands Journal of Sea Research (special issue)*, 33, 3-4.
- Blakburn, T.H., Henriksen, K., 1983. Nitrogen cycling in different types of sediments from Danish waters. *Limnology and Oceanography*, 28, 477-493.
- Blackford, J.C., 1997. An analysis of benthic biological dynamics in a North Sea ecosystem model. *Journal of Sea Research*, 38, 23-230.

- Blackford, J.C., 2002. The influence of microphytobenthos on the Northern Adriatic Ecosystem: a modelling study. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 55, 109-123.
- Blackford, J.C., Burkill, P.H., 2002. Planktonic community structure and carbon cycling in the Arabian Sea as a result of monsoonal forcing: the application of a generic model. *Journal of Marine Systems*, 36, 239-267.
- Blumberg, A.F., Mellor, G.L., 1980. A Coastal Ocean Numerical Model, *Mathematical Modeling of Estuarine Physics*, Proceedings of an International Symposium, Hamburg, August 24 to 26, 1978, J. Sundermann and K.P. Holz, (eds.). Springer-Verlag, Berlin, 203-219.
- Bocci, M., Coffaro, G., Bendoricchio, G., 1997. Modelling biomass and nutrient dynamics in eelgrass (*Z. marina* L.): applications to the lagoon of Venice (Italy) and Oresun (Denmark). *Ecological Modelling*, 102, 67-80.
- Bolding, K., Burchard, H., Polhmann, T., Stips, A., 2002. Turbulence mixing in the Northern Sea: a numerical model study. *Continental Shelf Research*, 22, 2707-2724.
- Brawley, J.W., Brush, M.J., Kremer, J.N., Nixon, S.W., 2003. Potential applications of an empirical phytoplankton production model to shallow water ecosystems. *Ecological Modelling*, 160, 55-61.
- Buchard, H., Bolding, K., Ruiz, V. M., 1999. GOTM a general ocean turbulence model. Theory, applications and test cases. Technical Report, EUR18745 IN, European Commission.

- Burd, A.B., Dunton, K.H., 2001. Field verification of a light-driven model biomass changes in the seagrass *Halodule wrightii*. Marine Ecology Progress Series, 209, 85-98.
- Cabello-Pasini, A., Muñoz-Salazar, R., Ward, D.H., 2003. Annual variations of biomass and photosynthesis in *Zostera marina* at its southern end of distribution in the North Pacific. Aquatic Botany, 76, 31-47.
- Caffrey, J.M., 1995. Spatial and seasonal patterns in sediment nitrogen remineralization and ammonium concentrations in San Francisco Bay, California. Estuaries, 18, 219-233.
- Caffrey, J.M., Harrington, N., Solem, I., Ward, B.B., 2003. Biogeochemical processes in a small California estuary. Nitrification activity, community structure and role in nitrogen budgets. Marine Ecology Progress Series, 248, 27-40.
- Caffrey, J.M., and Kemp, W.M., 1992. Influenced of the submersed plant *Potamogeton Perfoliatus*, on nitrogen cycling in estuarine sediments. Limnology and Oceanography, 37, 1483-1495.
- Camacho-Ibar, V.F., Carriquiry, J.D., Smith, S.V., 2003. Non-conservative P and N fluxes and net ecosystem production in San Quintín Bay, México. Estuaries, 26(5), 1220-1237.
- Camacho-Ibar, V.F., Hernández-Ayón, J.M., Santamaría-del-Angel, E., Daesslé-Heuser, L.W. y Zertuche-González, J.A. (2007). Relación de las surgencias con los stocks de carbono en Bahía San Quintín, una laguna costera del NW de México. En: Hernández-de la Torre, B., Gaxiola-Castro,

- G., (eds.), Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México. INE, CICESE, pp. 355-370.
- Chadwick, D.B., Largier, J.L., 1999. The influence of tidal range on the exchange between San Diego Bay and the ocean. *Journal of Geophysical Research*, 104, 29885-29899.
- Cariboni, J., Gatelli, D., Liska, R., Saltelli, A., 2007. The role of sensitivity analyses in ecological modelling. *Ecological Modelling*, 203, 167-182.
- Chapelle, A., Menesguen, A., Deslous-Paoli, J.M., Souchu, P., Mazouni, N., Vaquer, A., Millet, B., 2000. Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed. *Ecological Modelling*, 127, 161-181.
- Chapin, T.P., Caffrey, J.M., Jannasch, H.W., Coletti, L.J., Haskins, J.C., Johnson, K.S., 2004. Nitrate sources and sinks in Elkhorn Slough, California: Results from long-term continuous in situ nitrate analyzers. *Estuaries*, 27, 882-894.
- Christensen, V., Walters, C.J., Pauly, D., 2000. ECOPATH with ECOSIM: a user's guide. October 2000. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver.
- Coffaro, G., Sfriso, A., 1997. Simulation model of *Ulva rigida* growth in shallow water of the lagoon of Venice. *Ecological Modelling*, 102, 55-66.
- Coffaro, G., Bocci, M., 1997. Resources competition between *Ulva rigida* and *Zostera marina*: a quantitative approach applied to the Lagoon of Venice. *Ecological Modelling*, 102, 81-95.

- Colbert, D., McManus, J., 2003. Nutrient biogeochemistry in an upwelling-influenced estuary of the Pacific Northwest (Tillamook bay, Oregon, USA). *Estuaries*, 26, 1205-1219.
- Cox, J.L., Willason, S., and Harding, L., 1983. Consequences of distributional heterogeneity of *Calanus pacificus* grazing. *Bulletin Marine Science*, 33(2), 213-226.
- Dame, R.F., Spurrier, J.D., Zyngmark, R.G., 1992. In situ metabolism of an oyster reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 162, 147-159.
- Dennison, W.C., Alberte, R.S., 1982. Photosynthetic responses of *Zostera marina* L. (eelgrass) to in situ manipulations of light intensity. *Oecologia*, 55, 137-144.
- Ditlev, L.M.O., Risgaard-Petersen, N., Nielsen, L.P., 1999. Direct and indirect measurements of nitrification and denitrification in the rhizosphere of aquatic macrophytes. *Aquatic Microbial Ecology*, 19, 81-91.
- Dronks, J., 1988. Inshore/offshore water exchange in shallow coastal systems. *Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies*, 22, 3-77.
- Droop, M.R., 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae. *Journal of Phycology*, 9, 264-272.
- Duarte, C.M., Marba, N., Krause-Jensen, D., Sanchez-Camacho, M., 2007. Testing predictive power of seagrass depth limit models. *Estuaries and Coasts*, 30, 652-656.

- Durazo, R., Baumgartner, T.R., 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997-1999. *Progress in Oceanography*, 54, 7-31.
- Ebenhoh, W., Kohlmeier, C., Radford, P.J., 1995. The benthic biological submodel in the European Regional Seas Ecosystem Model. *Netherlands Journal of Sea Research*, 33, 423-452.
- Farber-Lorda J., Alvarez-Sanchez, I.P., Vargas, M.R., Ramirez, M.R., 2000. Variaciones circadianas del material en suspensión y la hidrología en la boca de Bahía San Quintín. Ensenada, baja California, II Coloquio sobre Oceanografía del pacifico Ecuatorial Oriental, pp. 16.
- Farfán, B.C., and Álvarez-Borrego, S., 1983. Variability and fluxes of nitrogen and organic carbon at the mouth of a costal lagoon. *Estuarine Coastal Shelf Science*, 17, 599-612.
- Fasham, M.J.R., Ducklow, H.W., McKelvie, S.M., 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic layer. *Journal of Marine Research*, 48, 591-639.
- Fennel, W., Neumann, T., 2004. Introduction to the modelling of marine ecosystems. Elsevier, Amsterdam, 297 pp.
- Fisher, H.B., List, E.J., Koh, R.C., Imberger, J., and Brooks, N., 1979. Mixing in inland and coastal waters. Academic Press Inc, New York, pp. 483.
- Fitzwater, S.E., Johnson, K.S., Elrod, V.A., Ryan, J.P., Coletti, L.J., Tanner, S.J., Gordon, R.M., Chavez, F.P., 2003. Iron, nutrient and phytoplankton biomass relationships in upwelled waters of the California coastal system. *Continental Shelf Research*, 23, 1523-1544.

- Flores-Vidal, X., 2006. Circulación residual en Bahía San Quintín, B.C., México. Tesis de Maestría en Ciencias, CICESE, Ensenada, México.
- Fourqurean, J.W., Moore, T.O., Fry, B., Hollibaugh, J.T., 1997. Spatial and temporal variation in C:N:P ratios, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{13}\text{C}$ of eelgrass *Zostera marina* as indicators of ecosystem processes, Tomales Bay, California, USA. Marine Ecology Progress Series, 157, 147-157.
- Fujita, R.M., Wheeler, P., Edwards, R.L., 1989. Assessment of macroalgal nitrogen limitation in a seasonal upwelling region. Marine Ecology Progress Series, 53, 293-303.
- Fulton, E.A., Smith, A.D.M., Johnson, C.R., 2003. Effect of complexity on marine ecosystem models. Marine Ecological Progress Series, 253, 1-6.
- Fulton, E.A., Smith, A.D.M., Johnson, C.R., 2004. Biogeochemical marine ecosystem models I: IGBEM-a model of marine bay ecosystems. Ecological Modelling, 174, 267-307.
- Fulton, E.A., Parslow, J.S., Smith, A.D.M., Johnson, C.R., 2004. Biochemical marine ecosystem models II: the effect of physiological detail on model performance. Ecological Modelling, 173, 371-406.
- Gacia, E. Duarte, C.M., Middelburg, J.J., 2002. Carbon and nutrient deposition in a Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) meadow. Limnology and Oceanography, 47, 23-32.
- Guimaraens, M.A., Coutinho, R., 2000. Temporal and spatial variation of *Ulva* spp. and water properties in the Cabo Frio upwelling region of Brazil. Aquatic Botany, 66, 101-114.

- Guimaraens, M.A., Moraes, A.P., Coutinho, R., 2005. Modeling *Ulva* spp. dynamics in a tropical upwelling region. *Ecological Modelling*, 188, 448-460.
- Hensen, C., Zabel, M., 2000. Early diagenesis at the benthic boundary layer: oxygen and nitrate in marine sediments. In: Shulz, H.D., Zabel, M., (eds.), *Marine Geochemistry*, 209-232.
- Hernández-Ayón, M. J., Galindo-Bect, M.S., Camacho-Ibar, V., Garcia-Esquivel, Z., Gonzalez-Gomez, M.A., Ley-Lou, F., 2004. Dinámica de los nutrientes en el brazo oeste de Bahía San Quintín, Baja California, México, durante y después de El Niño 1997/1998. *Ciencias Marinas*, 30, 129-142.
- Hernández, B., G. Gaxiola-Castro., S. Álvarez-Borrego., J. Gómez-Valdés., S. Nájera-Martínez. 2003. Interannual variability of new production in the southern region of the California Current. *Deep-Sea Research Part II*, 50, 2423-2430.
- Hosack, G.R., Dumbauld, B.R., Ruesink, J.L., Armstrong, D.A., 2006. Habitat associations of estuarine species: comparisons of intertidal mudflat, seagrass (*Zostera marina*), and oyster (*Crassostrea gigas*) habitats. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 29, 1150-1160.
- Howarth, R.W., Marino, R., 1988. Nitrogen fixation in freshwater, estuarine, and marine ecosystems. 2. Biogeochemical controls. *Limnology and Oceanography*, 33, 688-701.
- Hutchings, L., Pitcher, G.C., Probyn, T.A., Bailey, G.W., 1995. The chemical and biological consequences of coastal upwelling. In: Summerhayes, C.P.,

- Emeis, K.C., Angel, M.V., Smith, R.L., Zeitschel, B. (eds.), Upwelling in the oceans Modern Processes and Ancient Records, pp. 65-81.
- Ibarra-Obando, S.E., Camacho-Ibar, V.F., Carriquiry, J.D y Smith, S., 2001. Upwelling and lagoon ecosystems of the dry Pacific coast of Baja California. En: Seelinger, U., Kjerfve, B., (eds.), Coastal Marine Ecosystems of Latin America, Springer Verlag, Germany, pp. 315-329.
- Ibarra-Obando, S.E., Boudouresque, C.F., Roux, M., 1997. Leaf dynamics and production of a *Zostera marina* bed near its southern distributional limit. Aquatic Botany, 58, 99-112.
- Ibarra-Obando, S.E., Solana-Arellano, E., Poumian-Tapia, M., 2007. El papel de *Zostera marina* en el ciclo del carbono en Bahía San Quintín, Baja California. In: Hernández-de-la-Torre, B., Gaxiola-Castro, G. (eds.), Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México. INE, CICESE, pp. 201-213.
- Iizumi, H., Hattori, A., 1982. Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the Pacific coast of Japan. III. The kinetics of nitrogen uptake. Aquatic Botany, 12, 245-256.
- Kaldy, J.E., Lee, Kun-Seop., 2007. Factors controlling *Zostera marina* L. growth in the eastern and western Pacific Ocean: comparisons between Korea and Oregon, USA. Aquatic Botanic, 87, 116-126.
- Kelly-Gerreyn, B.A., Anderson, T.R., Holt, J.T., Gowen, R.J., Proctor, R., 2004. Phytoplankton community structure at contrasting sites in the Irish Sea: a modelling investigation. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 59, 363-383.

- Kemp, W.M., Sampou, P., Caffrey, J., Mayer, M., 1990. Ammonium recycling versus denitrification in Chesapeake Bay sediments. *Limnology and Oceanography*, 35, 1545-1563.
- Knoppers, B., 1994. Aquatic primary production in coastal lagoons. In: Kjerfve, B. (ed), *Coastal lagoon processes*. Elsevier, Amsterdam, pp. 243-286.
- Lapointe, B.E., Barile, P.J., Littler, M.M., Littler, D.S., Bedford, B.J., Gasque, C., 2005. Macroalgal blooms on southeast Florida coral reefs I. nutrient stoichiometry of the invasive green algae *Codium isthmocladum* in the wider Caribbean indicates nutrient enrichment. *Harmful algae*, 4, 1092-1105.
- Lara-Lara, J.R., Álvarez-Borrego, S., Small, L.F., 1980. Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. *Journal Estuaries Coastal Marine Science*, 11, 613-637.
- Largier, J.L., Hollibaugh, J.T., Smith, S.V., 1997. Seasonally hypersaline estuaries in Mediterranean-climate regions. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 45, 789-797.
- Lee, K.S., Dunton, K.H., 1999. Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: development of a whole-plant nitrogen budget. *Limnology and Oceanography*, 44, 1204-1215.
- Lomstein, B.Aa., Bonne, G.L., Amtoft, N.A-Turi, Hansen J., Donnelly, A., Herbert, R.A., Viaroli, P., Giordani, G., Azzoni, R., de Wit, R., Finster, K., 2006. Benthic decomposition of *Ulva lactuca*: A controlled laboratory experiment. *Aquatic Botany*, 85, 271-281.

- Lucas, L.V., Cloern, J.E., 2002. Effects of tidal shallowing and deepening on phytoplankton production dynamics: a modeling study. *Estuaries*, 25, 497-507.
- Lucas, L.V., Koseff, J.R., Cloern, J.E., Monismith, S.G., Thompson, J.K., 1999a. Processes governing phytoplankton blooms in estuaries. I: The local production-loss balance. *Marine Ecology Progress Series*, 187, 17-30.
- Lynn, R., Simpson, J.J., 1987. The California current system: The seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Geophysical Research*, 92, 12947-12966.
- Marinov, D., Norro, A., Zaldivar, J.M., 2006. Application of COHERRENS model for hydrodynamic investigation of Sacca di Goro coastal lagoon (Italian Adriatic Sea shore). *Ecological Modelling*, 193, 52-68.
- Marechal, D., 2004. A soil-based approach to rainfall-runoff modelling in engaged catchments for England and Wales. PhD Thesis, Canfield University, pp. 157.
- Martori-Oxamendi, J.I., 1989. Variabilidad de la circulación y sus causas en Bahía San Quintín, B.C. Tesis de Maestría en Ciencias, CICESE, Ensenada, México.
- Mateo, M.A., Cebrian, J., Dunton, K., Mutchler, T., 2006. Seagrass beds and coastal biogeochemistry. In: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M., (eds.), *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer, 159-192.
- Mcglathery, K.J., Sundback, K., Anderson, I.C., 2004. The importance of primary producers for benthic nitrogen and phosphorus cycling. In: Nielsen,

- S.L., Banta, G.T., Folfager, M.P., (eds.), Estuarine nutrient cycling: the influence of primary producers. Kluwer academic publishers, 231-261.
- Millán-Núñez, R., Álvarez-Borrego, S., Nelson, D.M., 1982. Effects of physical phenomena on the distribution of nutrients and phytoplankton productivity in a coastal lagoon. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 15, 317-335.
- Monreal-Gómez, M., 1980. Aplicaciones de un modelo de dispersión en Bahía San Quintín B.C. México. Tesis de Maestría. CICESE. Ensenada.
- Navarro, E., Daessle, L.W., Camacho-Ibar, V.F., Ortiz-Hernández, M.C., Gutiérrez-Galindo, E.A., 2006. La geoquímica de Fe, Ti y Al como indicadora de la sedimentación volcanoclástica en una laguna costera de San Quintín, Baja California, México. *Ciencias Marinas*, 32, 205-217.
- Ocampo-Torres, F.J., 1980. Análisis de mareas y predicción de velocidad mediante un modelo unidimensional en Bahía San Quintín, B.C. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Mexico.
- O'Donohue, M.J., Moriarty, D.J.W., Mac Rae, I.C., 1991. Nitrogen fixation in sediments and the rhizosphere of the seagrass *Zostera Capricorni*, *Microbial Ecology*, 22, 53-64.
- Olivieri, R.A., Chavez, F.P., 2000. A model of plankton dynamics for the coastal upwelling system of Monterrey Bay, California. *Deep-Sea Research II*, 47, 1077-1106.
- Parsons, R., Takahashi, M., & Margrave, B., 1984. Biological oceanographic processes. Pergamon Press, London, 330 pp.

- Pedersen, A.G.U., Bernstein, J., Lomstein, B.A., 1999. The effect of eelgrass decomposition on sediment carbon and nitrogen cycling: a controlled laboratory experiment. *Limnology and Oceanography*, 44, 1978-1992.
- Pennington, T., J., Chavez, F.P., 2000. Seasonal fluctuations of temperature, salinity, nitrate, chlorophyll and primary production at station H3/M1 over 1989-1996 in Monterey Bay, California. *Deep-Sea Research II*, 47, 947-973.
- Petihakis, G., Triantafyllou, G., Koutsoubas, D., Allen, I., Dounas, C., 1999. Modelling the annual cycles of nutrients and phytoplankton in a Mediterranean lagoon (Gialova, Greece). *Marine Environmental Research*, 48, 37-58.
- Plascencia-Díaz, R. 1980. Determinación de la circulación en Bahía San Quintín B.C. por gradientes de densidad. Tesis de licenciatura. Escuela superior de Ciencias Marinas, UABC. Ensenada, México.
- Plus, M., Chapelle, A., Menesguen, A., Deslous-Paoli, J.M., Auby, I., 2003. Modelling seasonal dynamics of biomasses and nitrogen contents in a seagrass meadow (*Zostera noltii* Hornem.): application to the Tahu lagoon (French Mediterranean coast). *Ecological Modelling*, 161, 213-238.
- Proctor, R., James, I.D., 1996. A fine-resolution 3D model of the southern North Sea. *Journal of Marine Systems*, 8, 285-295.
- Poumian-Tapia, M., Ibarra-Obando, S.E., 1999. Demography and biomass of the seagrass *Zostera marina* in a Mexican coastal lagoon. *Estuaries*, 22, 879-889.

- Ragueneau, O., Treguer, P., Leynaert, A., Anderson R.F., Fischer, F.G., Francois, R., Heinze, C., Maier-reimer, E., Martin-Jezequel, V., Nelson, D.M., Queguiner, B., 2000. A review of the Si cycle in the modern ocean: recent progress and missing gaps in the application of biogenic opal as a paleoproductivity proxy. *Global and Planetary Change* 26, 317-365.
- Rees, T.A.V., 2003. Safety factors and nutrient uptake by seaweeds. *Marine Ecology Progress Series*, 263, 29-42.
- Riccardi, N., Solidoro, C., 1996. The influence of environmental variables on *Ulva rigida* C. Growth and production. *Aquatic Botany*, 39, 27-32.
- Risgaard-Petersen, N., Ditlev, L.M.O., 2000. Nitrogen cycling in two temperate *Zostera marina* beds: seasonal variation. *Marine Ecology Progress Series*, 198, 93-107.
- Risgaard-Petersen, N., 2004. Denitrification. In: Nielsen, S.L., Banta, G.T., Folfager, M.P., (eds.), *Estuarine nutrient cycling: the influence of primary producers*. Kluwer academic publishers, 263-280.
- Robson, B.J., Hamilton, D.P., Webster, I.T., Chan, T., 2008. Ten steps applied to development and evaluation of process-based biogeochemical models of estuaries. *Environmental Modelling & Software*, 23, 369-384.
- Roden, G.I., 1971. Aspects of the transition zone in the Northeastern Pacific. *Journal of Geophysical Research*, 76, 3462-3475.
- Rodríguez-Cardozo, L., 2004. Evaluación del nitrógeno orgánico disuelto en los balances de nitrógeno en Bahía San Quintín, B.C., Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México.

- Roegner, C.G., Shank, A.L., 2001. Import of coastally-derived chlorophyll a to South Slough, Oregon. *Estuaries*, 24, 244-256.
- Romero., Lee., Kun-Seop., Perez, M., Mateo, M.A., 2006. Seagrass beds and coastal biogeochemistry. In: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M., (eds.), *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer, 227-254.
- Ruardij, P., Van Raaphorst, W.V., 1995. Benthic nutrient regeneration in the ERSEM ecosystem model of the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 33, 453-483.
- Sand-Jensen, K., Borum, J., 1991. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany*, 41, 137-175.
- Seitzinger, S.P., 1988. Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems: ecological and geochemical significance. *Limnology and Oceanography*, 33, 702-724.
- Short, F.T., McRoy, C.P., 1984. Nitrogen uptake by leaves and roots of the seagrass *Zostera marina* L. *Botanica Marina*, 27, 547-555.
- Siddorn, J.R., Allen, J.I., 2003. A 1-d ecosystem model: dependence upon surface heat fluxes. *Annals Geophysical*, 21, 377-389.
- Sigleo, A.C., Mordy, C.W., Stabeno, P., Frick, W.E., 2005. Nitrate variability along the Oregon coast: Estuarine-coastal exchange. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 64, 211-222.

- Smith, E.M., Kemp, M.W., 2001. Size structure and the production/respiration balance in a coastal plankton community. *Limnology and Oceanography*, 46, 473-485.
- Smith, S.V., and Hollibaugh, J.T., 1997. Annual cycle and interannual variability of ecosystem metabolism in a temperate climate embayment. *Ecological Monographs*, 67, 509-533.
- Solidoro, C., Pecenik, G., Pastres, R., Franco, D., Dejak, C., 1997. Modelling macroalgae (*Ulva rigida*) in the Venice lagoon: model structure identification and first parameters estimation. *Ecological Modelling*, 94, 191-206.
- Strickland, J.D.H., Solorzano, L., Eppley, R.W., 1969. General introduction, hydrography, and chemistry. In: Strickland, J.D.H (ed). *The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September, 1967*. Bulletin, Scripps Institution of Oceanography, 1-22.
- Touchette, B.W., Buklholder, J.M., 2000. Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250, 133-167.
- Trancoso, A.R., Saraiva, S., Fernandes, L., Pina, P., Leitao, P., Neves, R., 2005. Modelling macroalgae using a 3D hydrodynamic-ecological model in a shallow, temperate estuary. *Ecological Modelling*, 187, 232-246.
- Trimmer, M., Nedwell, D.B., Sivyer, D.B., Malcolm, S.J., 2000. Seasonal organic mineralization and denitrification in intertidal sediments and their relationship to the abundance of *Enteromorpha sp.* and *Ulva sp.* *Marine Ecology Progress Series*, 203, 67-80.

- Tyler, A.C., McGlattery, K.J., Anderson, I.C., 2003. Benthic algae control sediment-water column fluxes of nitrogen a temperate lagoon. *Limnology and Oceanography*, 48, 2125-2137.
- Valiela, I., McClelland, J., Hauswell, J., Behr, J.P., Hersh, D., Foreman, K., 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: control and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnology and Oceanography*, 42, 1105-1118.
- Valle-Levinson, A., Delgado, J., y Larry, P., 2001. Reversing water Exchange patterns and the entrance to a semiarid coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 53, 825-838.
- Van-Duyf, F.C., Kop, A.J., 1994. Bacterial production in North Sea sediments: clues to seasonal and spatial variations. *Marine Biology*, 120, 323-337.
- Vichi, M., Pinardi, N., Masina, S., 2007. A generalized model of pelagic biogeochemistry for the global ocean ecosystem. Part I: Theory. *Journal of marine Systems*, 64, 89-109.
- Vichi, M., Zavatarelli, M., Pinardi, N., 1998. Seasonal modulation of microbial mediated carbon fluxes in the Northern Adriatic Sea-a model study. *Fisheries Oceanography*, 7, 182-190.
- Ward, D.H., Morton, A., Tibbitts, T.L. Douglas, D.C., and Carrera-González E., 2003. Long-term in eelgrass distribution at Bahia San Quintin, Baja California, México, using satellite imagery. *Estuaries*, 26(6), 1529-1539.
- Wei, H., Sun, J., Moll, A., Zhao, L., 2004. Phytoplankton dynamics in the Bohai Sea-observations and modelling. *Journal of Marine Systems*, 44, 233-251.

- Welsh, D.T., Nitrogen fixation in seagrass meadows: regulation, plant-bacteria interactions and significance to primary productivity. *Ecology Letters*, 3, 58-71.
- Wilkerson, F.P., Lassiter, A.M., Dugdale, R.C., Marchi, A., Hogue, V.E., 2006. The phytoplankton bloom response to wind events and upwelled nutrients during the CoOP WEST study, *Deep-Sea Research Part II*, 53, 3023-3048.
- Zaytsev, O., Carvantes-Duarte, R., Montante, O., Gallegos-García, A., 2003. Coastal upwelling activity on the pacific Shelf of the Baja California Peninsula. *Journal Oceanography*, 59, 489-502.
- Zentara, S.J., Kamykowsky, D., 1977. Latitudinal relationships among temperature and selected plant along the west coast of North and South America. *Journal of Marine research*, 35, 321-377.
- Zimmerman, R.C., Cabello-Pasini, A., Alberte, R.S., 1994. Modeling daily production of aquatic macrophytes from irradiance measurements: a comparative analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 114, 185-196.
- Zimmerman, R.C., Kremer, J.N., 1984. Episodic nutrient supply to a kelp forest ecosystem in Southern California. *Journal of Marine System*, 42, 591-604.
- Zimmerman, R.C., Robertson, D.L., 1985. Effects of El Niño on local hydrography and growth of the giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, at Santa Catalina Island, California. *Limnology and Oceanography*, 30, 1298-1302.
- Zimmerman, R.C., Smith, R.D., Alberte, R.S., 1987. Is growth of eelgrass nitrogen limited? A numerical simulation of the effects of light and nitrogen

on the growth dynamics of *Zostera marina*. Marine Ecology Progress Series, 41, 167-176.

XI. Anexos

XI.1. Términos algebraicos

La representación de cada grupo funcional está descrito por los constituyentes básicos (i.e. nutrientes). A continuación se describe un ejemplo para el caso de las diatomeas y el detritus:

$$P_i^{(1)} = (P_c^{(1)}, P_n^{(1)}, P_p^{(1)}, P_s^{(1)})$$

$$R_i^{(6)} = (R_c^{(6)}, R_n^{(6)}, R_p^{(6)}, R_s^{(6)})$$

Donde, el grupo funcional del fitoplancton incluye varios grupos representados de acuerdo a:

$$P^{(j)}, j = 1, 2, 3 \text{ (diatomeas, nanoplancton y picoplancton)}$$

$$P^{(j)}, j = 4, 5 \text{ (mesozooplancton y microzooplancton)}$$

Por lo tanto, las expresiones utilizadas para definir una tasa de cambio donde están involucrados los grupos funcionales y los constituyentes básicos en el modelo acoplado son las siguientes:

$$\frac{dC}{dt} \text{ es la tasa de cambio total en un tiempo.}$$

$$\left. \frac{dC}{dt} \right|_t \text{ es la tasa de cambio debida al transporte físico.}$$

$$\left. \frac{dC}{dt} \right|_b \text{ es la tasa de cambio determinada por los procesos biogeoquímicos.}$$

$$\left. \frac{dC}{dt} \right|_b = \sum_{i=1,n} \sum_{j=1,m} \left. \frac{dC}{dt} \right|_v^{ej} \text{ es la tasa de cambio total que incluye los grupos}$$

funcionales y los procesos biogeoquímicos.

XI.2.Tablas

Tabla 1. Variables de estado del submodelo pelágico y bentónico.

Variable	Tipo	Componentes	Descripción
Pelágico			
$N^{(1)}$	IO	P	Fósforo ($\text{mmol PO}_4 \text{ m}^{-3}$)
$N^{(3)}$	IO	N	Nitrato ($\text{mmol NO}_3 \text{ m}^{-3}$)
$N^{(4)}$	IO	N	Amonio ($\text{mmol NH}_4 \text{ m}^{-3}$)
$N^{(5)}$	IO	Si	Sílice disuelto (mmol Si m^{-3})
$O^{(2)}$	IO	O	Oxígeno disuelto ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-3}$)
$O^{(3)}$	IO	C	Bióxido de carbono ($\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-3}$)
$Pi^{(1)}$	LO	C,N,P,Si,Chl	Diatomeas (mg C m^{-3} , $\text{mmol N-P-Si m}^{-3}$ y mg Chl a m^{-3})
$Pi^{(2)}$	LO	C,N,P,Chl	Dinoflagelados (")
$Pi^{(3)}$	LO	C,N,P,Chl	Nanoplancton (")
Bi	LO	C,N,P	Bacterias pelágicas (")
$Zi^{(4)}$	LO	C,N,P	Mesozooplancton (")
$Zi^{(5)}$	LO	C,N,P	Microzooplancton (")
$Ri^{(1)}$	NO	C,N,P	Detritus orgánico disuelto (")
$Ri^{(6)}$	NO	C,N,P	Detritus orgánico particulado (")
$Si^{(1)}$	LO	C,N,P,Chl	Z. marina (hojas) (")
$U^{(1)}$	LO	C,N,P,Chl	Ulva spp (")
Bentónico			
$K^{(1)}$	IO	P	Fósforo ($\text{mmol PO}_4 \text{ m}^{-2}$)
$K^{(3)}$	IO	N	Nitrato ($\text{mmol NO}_3 \text{ m}^{-2}$)
$K^{(4)}$	IO	N	Amonio ($\text{mmol NH}_4 \text{ m}^{-2}$)
$G^{(2)}$	IO	O	Oxígeno disuelto ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-2}$)
$G^{(3)}$	IO	C	Bióxido de carbono ($\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2}$)
$Yi^{(1)}$	LO	C	Filtroalimentadores
$Yi^{(2)}$	LO	C	Detritívoros
$Yi^{(3)}$	LO	C	Suspensívoros
$Yi^{(4)}$	LO	C	Meiobentos
$Hi^{(1)}$	LO	C,N,P	Bacterias aeróbicas
$Hi^{(2)}$	LO	C,N,P	Bacterias anaeróbicas
$Qi^{(1)}$	NO	C,N,P	Detritus orgánico disuelto
$Qi^{(6)}$	NO	C,N,P	Detritus orgánico particulado
$Si^{(2)}$	LO	C,N,P	Z. marina (raíces)

Tabla 2. Lista de abreviaciones usadas en ERSEM para definir los procesos ecológicos.

Abreviación	Descripción
gpp	Producción primaria bruta
rsp	Respiración
prd	Depredación
rel	Egestion, excreción
exu	Exudación
lys	Lisis
nit/denit	Nitrificación/desnitrificación
diss	Disolución
upt	Consumo

Tabla 3. Parámetros incluidos en el grupo funcional del fitoplancton. Diatomeas P(1) y Dinoflagelados P(2).

Símbolo	P (1)	P (2)	Descripción	Referencia
r^o_p	2.5	2.7	Máxima tasa fotosintética	Baretta-Bekker et al. (1997)
Q10	2.0	2.0	Coeficiente Q10	Baretta-Bekker et al. (1997)
hp(1)	1	----	Constante de saturación media del Si (mmol Si m^{-3})	Sarthou et al. (2005)
hp(N,P,Si)	0.1	0.1	Constante de estrés-nutriente	Baretta-Bekker et al. (1997)
bp	0.01	0.05	Tasa de respiración basal (d^{-1})	Baretta-Bekker et al. (1997)
Yp	0.10	0.20	Tasa de respiración activa	Baretta-Bekker et al. (1997)
dop	0.50	0.50	Tasa máxima de lisis (d^{-1})	Baretta-Bekker et al. (1997)
Cchl	0.025	0.015	Cuota optima chl:C (mg chl mg C^{-1})	MacIntyre et al. (2002)
λ_w	0.005	0.004	Coeficiente de extinción ($\text{m}^{-1}\text{mgC}^{-1}$)	Baretta-Bekker et al. (1997)

Tabla 4. Parámetros incluidos en el grupo funcional del Zooplancton. Macrozooplancton Z(4) y Microzooplankton Z(5).

Símbolo	Z (4)	Z (5)	Descripción	Referencia
Q10	3.0	3.0	Coeficiente Q10	Baretta-Bekker et al. (1997)
hfz	20	30	Constante de Ingestión	Baretta-Bekker et al. (1997)
roz	2.0	2.0	Tasa específica de crecimiento	Broekhuizen et al. (1995)
bz	0.02	0.02	Tasa de respiración basal (d^{-1})	Broekhuizen et al. (1995)
nz	0.60	0.60	Eficiencia de asimilación	Broekhuizen et al. (1995)
doz	0.02	0.05	Tasa específica de mortalidad (d^{-1})	Broekhuizen et al. (1995)
vz	1.0	1.0	Tasa específica de excreción de nutrientes (d^{-1})	Datos
FDz	0.50	0.50	Fracción de la excreción de la materia orgánica disuelta	Baretta-Bekker et al. (1997)

Tabla 5. Parámetros incluidos en el grupo funcional del bacterioplancton B (4).

Símbolo	B (4)	Descripción
Q10b	2.95	Coeficiente Q10
rob	8.38	Tasa específica de crecimiento (d^{-1})
bb	0.01	Tasa de respiración basal (d^{-1})
nb	0.40	Eficiencia de asimilación
vb1	0.30	Consumo específico de R1 (d^{-1})
vb6	0.01	Consumo específico de R6 (d^{-1})
Nbopt	0.016	Cuota optima de nutriente ($mmol\ N\ mg\ C^{-1}$)
Pbopt	0.001	Cuota optima de nutriente ($mmol\ P\ mg\ C^{-1}$)

Tabla 6. Parámetros incluidos en el grupo funcional de las bacterias bentónicas. Bacterias aeróbicas H (1) y Bacterias anaeróbicas H (2).

Símbolo	H (1)	H(2)	Descripción
Q10h	2.0	2.0	Coeficiente Q10
Mh	0.05	-----	Tasa de mortalidad máxima (d^{-1})
bh	0.01	0.02	Tasa de respiración basal (d^{-1})
nh	2.0	2.0	Eficiencia de asimilación
vh1	0.005	-----	Consumo específico de R1 (d^{-1})
vh6	0.0002	0.0002	Consumo específico de R6 (d^{-1})
Nhopt	0.003	0.004	Cuota optima de nutriente ($mmol\ N\ m^{-2}$)
Phopt	-----	2.0	Cuota optima de nutriente ($mmol\ P\ m^{-2}$)

Tabla 7. Parámetros incluidos en el grupo funcional de los consumidores bentónicos. Filtroalimentadores Y (1), Detritívoros Y (2), Suspensívoros Y (3).

Símbolo	Y (1)	Y (2)	Y (3)	Descripción
Q10y	2.0	2.0	2.0	Coeficiente Q10
Ury	0.11	0.09	0.40	Tasa de consumo (d^{-1})
Uey	0.35	0.35	0.25	Fracción de consumo excretada
Ray	0.35	0.40	0.45	Fracción de consumo asimilada
Rby	0.003	0.003	0.01	Respiración basal (d^{-1})
My	0.001	0.001	0.01	Mortalidad (d^{-1})
Hy	3000	300	1000	Constante media de consumo ($mg\ C\ m^{-2}$)
Py	0.80	0.80	0.80	Factor de dilución en paquetes fecales

Tabla 8. Parámetros incluidos en la familia química de los nutrientes bentónicos.

Símbolo	valor	Descripción
Cd	0.00005	Constante de difusión ($\text{m}^2 \text{d}^{-1}$)
Ak1o	25	Adsorción de fósforo en la capa oxigenada
Ak1a	2.0	Adsorción de fósforo en la capa anóxica
Ak4	3.0	Adsorción de amonio
Nit	4.0	Tasa de nitrificación (d^{-1})
NitQ10	2.0	Tasa de nitrificación afectada por temperatura
Dnit	0.05	Tasa de desnitrificación
Rs	0.007	Tasa de disolución del sílice disuelto (d^{-1})
Rak3	0.05	Fracción de respiración anaeróbica

Tabla 9. Parámetros utilizados en la simulación de la biomasa de *Z. marina*

Símbolo	Parámetro	Unidad	Valor
$\mu_{max}S1$	Tasa máxima de crecimiento hojas	d ⁻¹	0.08
$\mu_{max}S2$	Tasa máxima de crecimiento raíces	d ⁻¹	0.04
$q10$	Q10	----	2.00
$rrestS1$	Respiración basal hojas	d ⁻¹	0.01
$rrestS2$	Respiración basal raíces	d ⁻¹	0.0005
$ractS1$	Respiración activa hojas	----	0.001
$ractS2$	Respiración activa raíces	----	0.0005
$Pu_{ea}S1$	Exudación hojas	d ⁻¹	0.10
$Pu_{ea}S2$	Exudación raíces	d ⁻¹	0.004
$Nmin$	Mínima razón N:C	mmol N:mmol C	0.006
$Nmax$	Máxima razón N:C	mmol N:mmol C	0.05
$Pmin$	Mínima razón P:C	mmol P:mmol C	0.00042
$Pmax$	Máxima razón P:C	mmol P:mmol C	0.00078
$VmS1n3$	Tasa de consumo de N3	mg (g peso seco) ⁻¹ d ⁻¹	0.06
$VmS1n4$	Tasa de consumo de N4	mg (g peso seco) ⁻¹ d ⁻¹	0.3
$VmS1P$	Tasa de consumo de P	mg (g peso seco) ⁻¹ d ⁻¹	0.05
$VmS2n4$	Tasa de consumo de N4	mg (g peso seco) ⁻¹ d ⁻¹	0.83
$KS1n3$	Constante media de N3 hojas	----	2.00
$KS2n4$	Constante media de N4 raíces	----	0.50
$KS1P$	Constante media de P hojas	----	2.00
$KS2P$	Constante media de P raíces	----	0.50
$Pu_{da}S1$	Constante de mortalidad hojas	d ⁻¹	0.01
$Pu_{da}S2$	Constante de mortalidad raíces	d ⁻¹	0.005
$fPAR$	Coeficiente de radiación activa	----	0.50

Tabla 10 Parámetros utilizados en la simulación de la biomasa de *Ulva spp.*

Símbolo	Parámetro	Unidad	Valor
μ_{max}	Tasa de crecimiento máximo	d ⁻¹	0.25
q_{10}	Q10	----	2.00
r_{restU}	Respiración basal	d ⁻¹	0.001
r_{actU}	Respiración activa	----	0.030
Pu_{eaU}	Exudación	d ⁻¹	0.200
N_{min}	Mínima razón N:C	mmol N:mmol C	0.0012
N_{max}	Máxima razón N:C	mmol N:mmol C	0.090
P_{min}	Mínima razón P:C	mmol P:mmol C	0.00087
P_{max}	Máxima razón P:C	mmol P:mmol C	0.00031
$VmUn3$	Tasa de consumo de N3	mg (g peso seco) ⁻¹ d ⁻¹	0.7
$VmUn4$	Tasa de consumo de N4	mg (g peso seco) ⁻¹ d ⁻¹	2.0
$VmUP$	Tasa de consumo de P	mg (g peso seco) ⁻¹ d ⁻¹	0.23
$KUn3$	Constante saturación de N3	----	2.00
KUP	Constante saturación de P	----	0.323
Pu_{daU}	Constante de mortalidad	d ⁻¹	0.009
$fPAR$	Coefficiente de radiación activa	----	0.50

XII. Glosario

Acoplamiento entre modelos.- término que está relacionado con la unión de dos modelos a través de un código de programación. Sin embargo, también implica la comunicación de ambos modelos a través de procesos físicos (e.g. temperatura). Esta comunicación puede ser de manera unidireccional como el caso modelo ERSEM-GOTM.

Acoplamiento bentónico-pelágico.- es el termino relacionado con la comunicación de ambos sistemas a través de los procesos de sedimentación y producción del detritus en la columna de agua hacia la capa superficial del bentos, de los flujos de los nutrientes y la remineralización de la materia orgánica del bentos hacia la columna de agua.

Afinidad por los nutrientes.- es la adquisición o toma de los nutrientes por los organismos, la cual es independiente de su tasa de consumo.

Amonificación.- es el proceso de descomposición del nitrógeno contenido en el material orgánico (aminoácidos y nucleótidos), en donde el amonio es el producto final.

Bioirrigación.- es el proceso por medio del cual los organismos bentónicos a través de sus madrigueras crean espacios en el sedimento, permitiendo el flujo activo del agua intersticial hacia la columna de agua o internamente. En una pradera de pastos marinos la bioirrigación influye en la transferencia de nutrientes hacia las raíces de los pastos.

Bioturbación.- es el proceso realizado por el movimiento de los organismos en el sedimento, hay una mezcla de sedimento y puede ser favorable en el proceso de aireación.

Coeficiente de extinción.- es el coeficiente que depende de la cantidad de luz que se absorbe desde la superficie hasta cierta profundidad en la columna de agua.

Consumo de nutrientes.- es el proceso fisiológico de los organismos a tomar o secuestrar los nutrientes. Es decir, la toma de estos nutrientes incluye la adquisición de sustrato, el metabolismo y la síntesis.

Cuota celular.- este parámetro está relacionado con la cantidad de nutrientes que consume la célula y que son inmediatamente utilizados para biomasa durante su crecimiento y no solo como parte de supervivencia, ya que el crecimiento está controlado por ciertas cantidades de nutrientes externos e internos.

Desnitrificación.- es la reducción del nitrato a óxido de nitrógeno (gas). En este proceso las bacterias utilizan al nitrato como aceptor electrónico.

Difusión.- es la mezcla espontánea de diferentes componentes alrededor de una molécula, sin fuerzas externas que la modifiquen. Es decir, que la energía se deriva de pequeños movimientos espontáneos. Por ejemplo, en el caso del transporte pasivo de los nutrientes a través de la célula, químicamente o termodinámicamente no hay una reacción.

Exudación.- es el proceso mediante el cual se libera materia orgánica disuelta de las células de las plantas.

Grupo funcional.- son los grupos de organismos vivos que se consideran en las tramas alimenticias del modelo, es decir, productores primarios, consumidores y remineralizadores. Los cuales están subdivididos en varios

organismos dependiendo de su tamaño y métodos alimenticios, y compartiendo una misma función dentro del modelo.

Limite de alimentación (feeding threshold).- es el proceso en el cual el zooplancton consume fitoplancton a cierto limite, permitiendo que los grupos fitoplanctónicos se restablezcan de la depredación. Entonces cuando los organismos muy hambrientos tienen una bajo límite de alimentación, estos suprimen sus ganas de alimentarse.

Limite de estrés por nutriente (nutrient stress threshold).- es la cantidad de nutriente que necesita el organismo para realizar sus procesos fisiológicos bajo condiciones ambientales no limitantes o normales, por lo que este parámetro es útil en la asimilación de los nutrientes.

Modelo.- se puede definir como sinónimo de descripciones teóricas en términos de un conjunto de ecuaciones diferenciales, que puedan describir la dinámica ya sea biogeoquímica o física.

Nitrificación.- es la oxidación del amonio a nitrato llevado a cabo por las bacterias nitrificantes (*Nitrosomas sp* y *Nitrobacter sp.*).

Organismo estándar.- es aquel organismo que tiene interacciones con otros organismos dentro del modelo a través de los procesos fisiológicos y poblacionales.

Q10.- es una razón que mide la tasa de cambio de un proceso fisiológico como consecuencia de un incremento de temperatura de 10° C. Por ejemplo a una temperatura de 20° C la tasa metabólica será del doble.

Radiación fotosintéticamente activa.- es la cantidad de luz que se utiliza para la fotosíntesis de las plantas.

Respiración basal.- es la respiración que se realiza cuando el organismo está en completo reposo.

Respiración activa.- es la respiración relacionada con los procesos metabólicos del consumo de oxígeno y liberación de bióxido de carbono, es decir cuando el organismo está realizando alguna actividad.

Sensitividad.- es un método de análisis que permite evaluar un modelo. A través de examinar la influencia de los parámetros y procesos sobre las variables de estado. El análisis de sensitividad se evalúa en la salida del modelo, al establecer límites de variación.

Variable de estado.- es también conocida como función química ya que incluye componentes inorgánicos, orgánicos no vivos y orgánicos vivos. Por ejemplo dentro de las funciones químicas no vivas están consideradas los nutrientes inorgánicos disueltos.