

T
512

90880



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTONOMA METROPOLITANA
DIVISION DE CIENCIAS BIOLOGICAS Y DE LA SALUD

Métodos analíticos para la caracterización de la
dinámica foliar en *Zostera marina* L.

TESIS
Que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias Biológicas
PRESENTA
Ma. Elena Solana Arellano

Comité Tutorial

Cotutora: Dra. Margarita E. Gallegos Martínez
Cotutor: Dr. Héctor A. Echavarría Heras
Asesora: Dra. Ana Laura Ibáñez Aguirre

Febrero

2004



"El Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Excelencia del CONACyT y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93"

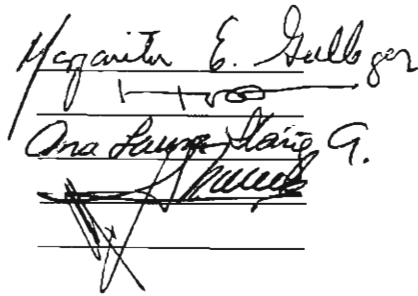
EL jurado designado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de las Unidades Iztapalapa y Xochimilco
aprobó la tesis que presentó

Ma. Elena Solana Arellano

El día 26 de febrero del año 2004

MIEMBROS DEL JURADO
COMITÉ TUTORIAL

Cotutora:	Dra. Margarita E. Gallegos Martínez
Cotutor:	Dr. Héctor A. Echavarría Heras
Asesor :	Dra. Ana Laura Ibáñez Aguirre.
Sinodal:	Dr. Luis Alejandro Novelo Retana
Sinodal:	Dr. Manuel Arnoldo Castillo Rivera



Handwritten signatures of the jury members: Margarita E. Gallegos, Héctor A. Echavarría, Ana Laura Ibáñez, Luis Alejandro Novelo, and Manuel Arnoldo Castillo.

Dedico esta tesis y toda mi vida a
 mis hijos Abril, Fernanda y Ricardo
*"I can fly higher than an eagle because
 you are the wind beneath my wings"*

A Hernie y Mary Ellen Hall.
Because we all love you very much.

Agradecimientos:

Agradezco infinitamente a mi comité de tesis por su invaluable apoyo en la realización de este trabajo. A mis Cotutores, Dra. Margarita Gallegos Martínez y Dr. Héctor Echavarría Heras, porque me guiaron por el camino correcto con infinita paciencia. Creo que no podría haber encontrado mejores directores. A mi asesora Dra. Ana Laura Ibáñez Aguirre, por sus entusiasta colaboración, atinados comentarios y valiosas correcciones del escrito. Al Dr. Alejandro Novelo Retana, por su minuciosa revisión y por sus acertadas sugerencias y correcciones. Al Dr. Manuel Castillo Rivera, por sus invaluable correcciones y sugerencias estadísticas las cuales sin duda mejoraron sustancialmente este escrito. Agradezco también a la UAM por su gran apertura y por la gran oportunidad que me dieron. Mil gracias al Dr. Francisco Javier Mendieta Jiménez, Director del CICESE por su apoyo y confianza. A CONACyT por que este trabajo fue auspiciado en parte bajo el proyecto 26665-B.

Agradezco de una manera especial a Olga Flores Uzeta quien apoyó desde el principio a fin este proyecto de modo incondicional. Sin su valiosa ayuda técnica este no hubiera sido el mismo. A José María Domínguez y Francisco Ponce por las molestias que les di con algunas tablas, figuras e imágenes. Gracias por su excelente trabajo. A Ana Cecilia Beltrán, Gabriela Cuellar, Dulce Romero y Edwina Nieto, muchísimas gracias por su afanosa colaboración en los muestreos.

Estoy también en deuda con todos los conductores del CICESE que nos ayudaron en las salidas a campo. A Víctor Ruiz Gómez por todos los datos que recuperó por mí. Agradezco de manera muy especial a Mary Almanza G. y Violeta Luna C., secretarías de la UAM y a Yolanda Rivas M., secretaria del CICESE por su desinteresada ayuda. Finalmente a Julieta Castro Sandoval, Delegada de la División de Oceanología del CICESE por la oportuna realización de los trámites administrativos que fueron necesarios durante la realización de este trabajo.

Y de nuevo y por siempre a mis hijos
 Gracias

Resumen.

Este estudio, permitió la integración de herramientas analíticas para el análisis de diversos aspectos de la dinámica foliar de *Zostera marina*. Los métodos aquí desarrollados permiten la determinación estadísticamente consistente de la relación entre biomasa aérea e Índice de Área Foliar. La utilización de un modelo alométrico para la representación del peso seco y la hipótesis de crecimiento asintótico foliar permitieron el desarrollo de métodos analíticos para la estimación indirecta de las correspondientes tasas de crecimiento y producción basadas en mediciones de la longitud foliar.

Otra contribución importante fue la demostración de la existencia de crecimiento diferencial en las hojas de *Zostera marina*, lo cual permite la introducción de un factor de corrección en las estimaciones de crecimiento basadas en métodos tradicionales de marcado lo cual corrige la inherente subestimación de dicho crecimiento.

Se demostró también, la falta de denso-dependencia en las praderas de *Zostera marina* estudiadas. Por lo anterior y debido a la periodicidad a través del tiempo tanto de biomasa aérea y densidad de tallos, se propone un estudio en series de tiempo para poder inferir la posible relación entre las variables antes mencionadas.

Finalmente, se realizó un extenso estudio demográfico bianual con periodicidad de muestreo quincenal el cual nos permitió concluir que *Zostera marina* en la pradera estudiada no mantiene una estrategia única de crecimiento y expansión. Mas aun, se concluye que los fenómenos climáticos como eventos el "niño y la niña" afectan de manera drástica la demografía de praderas de *Zostera marina*. Colateralmente se demostró que la determinación promedio anual del Intervalo de Plastocrono induce un marcado nivel de incertidumbre en la determinación de la edad de tallos de *Zostera marina* concluyéndose que dichos promedios se deben hacer a nivel estacional.

Abstract.

This work has permitted the integration of the analytical tools for the study of various aspects of leaf dynamics of the eelgrass *Zostera marina*. The methods developed produced a statistically consistent determination of the relationship between above ground biomass and Leaf Area Index. Indirect leaf growth and production rates estimations using a combination on an allometric model for leaf dry weight and the asymptotic leaf growth hypothesis are also provided.

Another important contribution was the demonstration of differential growth in *Zostera marina* leaves. This permitted the introduction of a correction factor in growth rate estimations based on traditional marking techniques in such a way that the bias associated to these processes can be eliminated.

A lack of density-dependence relationship was also found in the studied *Zostera marina* meadow. Due to this fact, and the periodicity through time of mean biomass and shoot density a time series study is proposed to elucidate the possible relationship between the afore mentioned variables.

Finally, a extensive biannual demography study with biweekly samplings was completed. This permitted to conclude that in the studied meadow *Zostera marina* does not present a unique growth and expansion strategy. Moreover, it was found that environmental climatic processes as "el niño" and "la niña" events have a drastic effect on demography of *Zostera marina*. Collaterally, it was also demonstrated that the determination of an annual average Plastochrone Interval (PI) induce high uncertainty level in age determination of *Zostera marina* shoots, concluding that seasonal mean Plastochrone Interval determinations must be taken.

Contenido	Página
1. Introducción.	9
1.1 Antecedentes y Justificación.	9
1.2 Estudios de modelación en pastos marinos.	11
1.2.1 Estudios de simulación.	12
1.2.2 Modelos de crecimiento.	24
1.2.3 Relaciones alométricas.	28
1.2.4 Relaciones entre biomasa e índice de área foliar	29
1.2.5 Relaciones entre biomasa y densidad.	31
1.2.6 Intervalo de Plastocrono.	35
1.2.7 Crecimiento diferencial.	39
1.2.8 Demografía.	43
2. Objetivos generales y específicos	46
3. Hipótesis de Trabajo.	47
3.1 Áreas de estudio	47
4. Materiales y métodos.	52
5. Resultados.	
5.1 Resultados de la hipótesis alométrica de crecimiento foliar de tallos de <i>Zostera marina</i> .	60
5.1.1 Biomasa e Índice de Área Foliar.	60
5.1.2 Tasas de crecimiento y producción mediante la utilización del modelo alométrico	68
5.2 Resultados de la relación entre densidad y biomasa en tallos de <i>Zostera marina</i> .	79
5.3 Resultados sobre el crecimiento diferencia en tallos de <i>Zostera marina</i> .	93
5.4 Resultados sobre el intervalo de plastocrono para tallos de <i>Zostera marina</i> en una pradera del estero de Punta Banda.	104
5.5 Resultados sobre el estudio demográfico en la pradera de <i>Zostera marina</i> del estero de Punta Banda.	115

6. Discusión y conclusiones	156
7. Bibliografía.	170
Apéndice I.	181
Apéndice II.	195

1. Introducción

1.1 Antecedentes y justificación

Los estudios sobre pastos marinos en ecosistemas costeros se iniciaron con los trabajos de Petersen (1891) los cuales se reportaron en las contribuciones del mismo autor en 1914 (citado por Short 1980). Sin embargo, no fue hasta la década de los cuarenta, cuando las ciencias marinas reconocieron la importancia de las grandes extensiones de estas fanerógamas en lagunas costeras de aguas templadas y tropicales (Mann 1972).

Aún cuando los ecosistemas que se asocian con praderas de pastos marinos están ampliamente distribuidas en el globo terráqueo, el interés por su estudio es reciente, siendo en la década de los sesenta cuando se les ubica dentro de los ecosistemas más ricos y productivos. De hecho den Hartog (1973) afirma que el ciclo anual de las praderas de pastos marinos dominantes, regula en un alto grado la composición de flora, fauna y un gran número de elementos estructurales subordinados, particularmente epífitas y pastoreadores. Los trabajos de Wood *et al.* (1969) resumen el papel de los pastos marinos en el proceso cíclico que mantienen la productividad de ecosistemas costeros y estuarinos. Las conclusiones obtenidas en dichos trabajos sobre estos ecosistemas en lo general son: los pastos marinos tienen una alta tasa de crecimiento, y una elevada productividad la cual normalmente oscila entre los 500 y los 1000 $gC/m^2/año$ y ocasionalmente en algunas áreas más productivas pueden alcanzar el doble. A las hojas de *Zostera marina* Linneo () se asocian un gran número de epífitas, cuya biomasa es algunas veces igual a la de la cosecha de hojas que las albergan, además, pocos organismos pastorean directamente sobre éstas (Wood *et al.* 1969). Las praderas de pastos marinos proveen también un hábitat para numerosos organismos marinos, y juegan un papel muy importante en el reciclado de nutrimentos en la costa, acelerando la fijación de nitrógeno e

incrementando el flujo de nutrientes difusos hacia aguas locales (Short & McRoy 1984). Las hojas muertas y desprendidas caen y se depositan en el sedimento y esto junto con la materia detrital de las raíces mantienen el ciclo activo del sulfuro. La densidad de las hojas frena las corrientes de agua cerca de la interfase del sedimento promoviendo la sedimentación. El sistema de raíces y rizomas se fijan al sedimento y con ayuda de las hojas previenen la erosión. Estos ecosistemas contribuyen a la claridad del agua, la depositación y filtración del sedimento y la estabilidad de la línea de costa. Por lo tanto, de forma resumida podemos decir que la producción de los pastos marinos es base de la cadena de detritus (Zieman y Wetzel 1980).

Por todo lo anterior, el estudio de estos ecosistemas de manera descriptiva y la introducción de métodos de modelación y simulación para interpretar su dinámica, resultan de vital importancia en aspectos de conservación.

La dinámica de una pradera de pastos marinos, debe ser estudiada en el marco de la ecología, lo que incluye la descripción y cuantificación de los cambios demográficos, además de la forma e intensidad con que estos cambios se presentan. Es en ese contexto que la modelación de los aspectos más importantes que describen la dinámica de dichas praderas es analizada. En este análisis, se incluyen la bases teóricas y conceptuales que permitirán la generación de modelos para la interpretación de aspectos particulares de la dinámica de pastos marinos. En este marco, la presente contribución no se circunscribe sólo a una mera descripción de resultados y al análisis crítico de los mismos sino que pretende constituirse en un conjunto de herramientas formales para la creación de modelos en el área del conocimiento de la modelación en pastos marinos.



1.2 Estudios de modelación en pastos marinos.

En esta sección, nos referiremos al uso de modelos formales. Estos se traducen en una descripción matemática de un proceso real, construido con una meta en mente. Estos objetivos pueden ser: analizar fenómenos biológicos para entenderlos a profundidad, estimar de manera indirecta cantidades que dependen de otras mediciones, probar hipótesis estadísticas, predecir el comportamiento de un sistema a corto o largo plazo, controlar y optimizar algunas características de estudio entre otros.

Un modelo matemático debe estar provisto de cuatro elementos básicos: *las variables* del sistema, que representan el estado o condición del sistema. *Las funciones de transferencia*, las cuales son ecuaciones que representan las acciones entre componentes del sistema. Las entradas al sistema o factores que afectan los componentes del sistema, pero que no son afectados por ellos están representados por ecuaciones llamadas *funciones forzantes* y las constantes de las ecuaciones matemáticas se denominan *parámetros*.

Como los modelos son contruidos de acuerdo a un problema propuesto y puesto que la construcción de estos es una tarea interdisciplinaria, es de vital importancia que las metas sean claras para todas las partes que colaboren en el experimento. El modelo resultante, será juzgado o valorado en función de que estas metas se hayan cumplido. Según Odum (1969) un modelo se construye por diversas razones entre las que destacan proporcionar una descripción abstracta y simplificada de algún sistema o predicción de cambios dinámicos en el tiempo. Los modelos pueden valorarse de acuerdo a tres propiedades a) Realismo o grado en que los enunciados matemáticos del modelo corresponden, al traducirse en palabras, a los procesos biológicos que se suponen representar. b) Precisión o capacidad del modelo de predecir

cambios numéricos y de simular los datos en que se basa. c) Generalidad, se refiere a la amplitud de la aplicabilidad del modelo (i.e numero de situaciones distintas en que se podría aplicar.

Como mencionamos en la pagina anterior, las funciones de transferencia o relaciones funcionales son ecuaciones que representan acciones entre las diferentes partes del sistema y son generalmente representadas en términos del cambio a través del tiempo de cada una de las variables que lo componen esto es:

$$\frac{\Delta v_i}{\Delta t} = f(v_1, v_2, \dots, v_n; F_1, F_2, \dots, F_k)$$

Donde $\frac{\Delta v_i}{\Delta t}$ es una medida de la velocidad de cambio con respecto al tiempo del componente i del sistema, $f(v, F)$ es una función de los componentes del sistema $v_1, v_2, \dots, v_n$ y de las funciones forzantes $F_1, F_2, \dots, F_k$. Resolver el modelo del sistema, significa encontrar los valores de las v_i en el tiempo a partir de valores iniciales dadas para cada una de ellas y de las ecuaciones de velocidad.

1.2.1 Estudios de simulación.

La necesidad de predecir la variación de la biomasa, o bien producción u otros aspectos de la dinámica de pastos marinos y marismas han estimulado el desarrollo de modelos formales. Sin embargo los artículos sobre modelación aplicada al estudio de estos ecosistemas son escasos. La mayoría de los trabajos reportados son modelos de simulación y con excepción del trabajo de North (1967) casi todos son una extensión del modelo de Riley (1946), el cual trata de simular la dinámica del plancton. Los estudios de simulación

posteriores al trabajo de North (1967) se enfocan también a aspectos parciales, esto es, tratan de explicar algún factor específico del ecosistema e incluso en algunos de ellos no se toman en cuenta factores o variables que contribuyen a explicar alguna característica de estudio. Sin embargo, podemos considerar a los modelos de simulación en pastos marinos como los pioneros en la modelación de estos ecosistemas.

Uno de los estudios de simulación más completos es el reportado en los trabajos de Wiegner *et al.* (1971), quienes presentaron un modelo de una pradera de la marisma *Spartina sp.* el cual pretende interpretar la transferencia de carbono entre catorce compartimentos o variables de estado (siete bióticas y siete abióticas). Los resultados de un periodo de cinco años muestran una gran transferencia de carbono del aire a la materia orgánica particulada y disuelta en el agua y sedimento. Al hacer un análisis de sensibilidad para esta simulación, solamente 21 de los 81 parámetros con los que trabajaron resultaron suficientemente sensibles para cambiar el estado estable de acumulación orgánica del sistema. Sin embargo, en este modelo no se incorporaron variables como la heterogeneidad espacial o la dinámica de las mareas, la heterogeneidad temporal en la distribución de la biomasa o el movimiento diario y estacional del detritus, ni el movimiento de los consumidores los cuales son muy importantes.

Otro valioso modelo de simulación es el realizado por Reimold (1974) para *Spartina sp.* En él se presenta un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales para las variables de estado: agua, sedimento, biomasa de *Spartina*, detritus, microflora y detritívoros. También se simuló la remoción de *Spartina* por efectos de la dinámica del agua, con el propósito de evaluar la respuesta en el crecimiento y el efecto resultante en las concentraciones de fósforo para las variables de estado. Para validar la simulación se realizó un muestreo experimental y se compararon los resultados predichos con las mediciones de campo. Dicha comparación de los

resultados del modelo con los datos experimentales, todos basados en las concentraciones de fósforo, hizo posible caracterizar teóricamente el flujo del fósforo. Una limitación evidente de este modelo es que se usaron variables altamente agregadas, la variable agua por ejemplo, incluye otras variables como temperatura, composición química, turbulencia, luminosidad, contenido de sedimentos en suspensión, etc. Esto disminuye la posibilidad de caracterizar o aislar la variable específica que contribuye en mayor proporción, con relación a otras variables, a explicar el comportamiento del sistema.

Uno de los trabajos más extensos sobre simulación de la producción de praderas de *Zostera marina* es el realizado por Short (1980). En este modelo numérico se pretende explicar cuantitativamente el mecanismo de producción de *Z. marina*, con base en un sofisticado modelo conceptual. Esta contribución, además de ser pionera, es sin duda una de las más completas ya que toma en cuenta dentro de la simulación un gran número de factores, aunque considera que los únicos factores limitantes son la luz, la temperatura y la velocidad de la corriente. El modelo conceptual del flujo de carbono establece que dicho flujo es iniciado por asimilación fotosintética, seguido a través del sistema y posteriormente modificado por fuentes auxiliares de energía. La estructura de las unidades fotosintéticas de *Z. marina* incluye cinco tamaños de hoja con tasas de producción diferentes para cada talla y cada una determinada por limitaciones de luz, temperatura y velocidad de las corrientes. Así mismo Short (1980) establece que los almacenamientos de raíces y rizomas de este modelo son alimentados por la transferencia de carbono de las hojas. McRoy (1974) encontró una tasa de transferencia constante de aproximadamente 17% para condiciones experimentales. El 83% restante de la producción total determinará la tasa promedio de crecimiento de la hoja, esta tasa variará para los diferentes tamaños de hojas siendo las hojas más pequeñas las que crecen más rápido. La

emergencia de hojas nuevas es un proceso estacional controlado por factores ambientales que influyen la translocación de carbono fuera de los rizomas. La biomasa de almacenamiento de la hoja emergente aumenta hasta que alcanza el peso de la hoja más pequeña. Cuando este almacenamiento es suficientemente grande, dependiendo de cada especie de pasto, entonces una nueva hoja es anidada dentro del compartimento y las hojas ya existentes se mueven una talla arriba.

Para desarrollo de modelos alternativos, resulta importante describir con cierto detalle el formulismo utilizado por Short (1980) en su contribución. En lo que respecta al factor limitante temperatura (TL), utiliza una expresión de la forma:

$$TL = \frac{P_0}{P_{max}} e^{(\alpha + \beta T)} \quad (1.2.1.1)$$

donde α y β son parámetros, P_0 es la producción inicial y P_{max} es la tasa de producción máxima. Esta ecuación fue derivada empíricamente para expresar el efecto de la temperatura T sobre la planta, sugiriendo que la producción aumenta con el incremento de temperatura hasta que se alcanza un límite máximo de $25^\circ C$. Después de este límite la fotosíntesis se inhibe y por lo tanto se reduce la asimilación de carbono por lo que se presenta una reducción de la producción (Ley de la tolerancia con respecto a la temperatura) (Dillon 1971).

Para modelar los cambios estacionales en temperatura, Short (1980) utilizó una función periódica de la forma

$$T = T_m + T_D \cos\left(\frac{2\pi(t - \alpha)}{365}\right) \quad (1.2.1.2)$$

Donde T_m es la temperatura media, T_D es la amplitud, t el tiempo medido en días y α un parámetro a ajustar.

Otro de los factores limitantes tomados en cuenta en Short (1980), es la luz. La respuesta del crecimiento a este factor limitante (LL), se modela como una tasa instantánea y se calibró con datos de producción neta de McRoy (1974). De una manera similar al efecto de la temperatura, *Z. marina*, y otras plantas, aumentan su producción al aumentar la intensidad luminosa hasta alcanzar un óptimo. Cuando éste es alcanzado, la fotosíntesis se inhibe y la producción disminuye (Steel 1962). La limitación en producción debida a la intensidad luminosa LL se calcula usando una doble integral sobre profundidad y fotoperiodo.

$$LL = \iint \frac{P'}{P'_{max}} \quad (1.2.1.3)$$

Siendo P' la tasa de producción relativa, P'_{max} la tasa de producción relativa máxima. La solución a esta ecuación fue encontrada empíricamente y está dada por:

$$LL = \frac{e'}{K' L} \left[e^{-\left(\frac{I_0}{I_{opt}} e^{-K' L}\right)} - e^{-\frac{I_0}{I_{opt}}} \right], \quad (1.2.1.4)$$

donde K' representa el punto de extinción de la luz en el agua, I_0 la intensidad luminosa inicial y I_{opt} la intensidad luminosa óptima para la producción.

Así como en el caso de la temperatura se tomó una función coseno para modelar la estacionalidad de la intensidad luminosa, dicha función fue calibrada con datos de McRoy (1974).

El efecto de la velocidad de las corrientes en la producción (CL) fue interpretado por Short (1980) como un modelo hidrodinámico bidimensional de la forma:

$$CL = \frac{P'}{P'_{max}}, \quad (1.2.1.5)$$

donde P^* representa la tasa de producción relativa y P_{max}^* la tasa de producción relativa máxima. Al mismo tiempo, se consideró la expresión

$$\frac{P^*}{P_{max}^*} = \alpha_1 + \beta_1 V \quad (1.2.1.6)$$

donde V es la velocidad de la corriente y α_1, β_1 son parámetros a estimar.

Según Short (1980), estos tres factores limitantes, (temperatura, intensidad luminosa y velocidad de las corrientes), dan lugar a una tasa de crecimiento específica representada mediante

$$G = P_{max}^* \cdot TL \cdot LL \cdot CL. \quad (1.2.1.7)$$

Finalmente después de la pérdida de biomasa por respiración nocturna R y por erosión vegetal debida al viento (E) la fórmula para la biomasa presentada por Short (1980) es

$$B = B_0 e^{(G-R)} E \quad (1.2.1.8)$$

donde B_0 es la biomasa inicial.

Los resultados muestran algunas inconsistencias con los valores observados en dos estaciones experimentales. A pesar de sus limitaciones en cuanto a realismo y generalidad, la contribución de Short (1980) representa un avance enorme en lo que a la modelación de ecosistemas de pastos marinos se refiere. Como se infiere de las conclusiones obtenidas por Solana *et al.* (1997) un modelo de simulación como el presentado por Short (1980), podría mejorarse sobremanera, si se incluyera en la estructura del modelo otros factores limitantes por ejemplo nutrimentos (nitratos, fosfatos, amonio, etc.) y otras fuentes de pérdida de biomasa como el pastoreo. Por ejemplo se sabe que las praderas de sedimentos terrígenos, en ambientes templados, son nitrógeno limitantes (Short 1987) y los substratos carbonatados en ambientes

tropicales tienen limitaciones de fósforo. Así mismo, Van Monfrans *et al.* (1984) presentan evidencias de que el pastoreo de epífitas, invertebrados, aves y otros organismos tiene un efecto directo en el crecimiento de *Z. marina*.

Bach (1993) presenta un estudio de simulación basado en un modelo dinámico para describir la variación estacional del crecimiento y distribución de *Z. marina*. Toma en cuenta factores que controlan el crecimiento y la producción, como transparencia del agua, temperatura, topografía, luminosidad, profundidad y nutrientes. El trabajo de Bach (1993) es uno de los escasos reportes sobre modelación en donde se incluye la influencia de los nutrientes. La autora propone dentro de su modelo de simulación, un modelo matemático de crecimiento de *Z. marina* limitado por nutrientes, dicha limitación es expresada por una función que considera la concentración de nitrógeno (N) y de fósforo (P) como variables fundamentales. La función limitante de nitrógeno y fósforo $f(N,P)$ se representa mediante el inverso de la suma de los inversos de las funciones limitadoras asociada con cada uno de los nutrientes independientes $g(N)$ y $g(P)$ respectivamente. Este planteamiento permite considerar la acción de los dos nutrientes al mismo tiempo en contraposición con la ley de Liebig (regla del mínimo) Krebs (2001)

La función $f(N,P)$ se expresa como,

$$f(N,P) = \frac{2}{g(N)^{-1} + g(P)^{-1}} \quad (1.2.1.9)$$

donde $g(N)$ y $g(P)$ se representan en función de las concentraciones de Nitrógeno $E[N]$ y de Fósforo $E[P]$ independientemente eso es:

$$g(N) = \frac{E[N] - E[N_{min}]}{E[N_{crit.}] - E[N_{min}]}, \quad (1.2.1.10)$$

y similarmente,

$$g(P) = \frac{E[P] - E[P_{min}]}{E[P_{crit}] - E[P_{min}]} \quad (1.2.1.11)$$

Donde $E[N]$ es la concentración interna de nitrógeno, $E[N_{min}]$ es el mínimo de $E[N]$ y $E[N_{crit}]$ es el valor crítico de $E[N]$. La función $E[P]$ para el fósforo es equivalente.

Debido a la falta de datos la autora no incluye en el modelo general el sub-modelo para nutrientes. Sin embargo, la sola propuesta de introducir limitación por nutrientes es un gran avance en lo que a modelación respecta. Además, la autora propone una serie de pasos y experimentos para obtener la información necesaria para conocer el valor mínimo y el valor crítico de los nutrientes y poder calibrar el modelo. Otro aspecto muy importante en este trabajo es el hecho de que se toma en cuenta el movimiento del agua y la profundidad. Lo anterior es relevante debido a que pocos autores consideran que *Z. marina* toma nutrientes tanto de la columna de agua a través de las hojas como del sedimento a través de las raíces (Solana *et al.* 1997), además de que el movimiento del agua puede desprender hojas y transportar a éstas y las hojas muertas como detritus a otras partes, lo cual debe ser considerados en un modelo de crecimiento y distribución.

Verhagem y Nienhuis (1983) realizaron un modelo de simulación para el estudio del crecimiento y la distribución estacional de *Z. marina* en el lago Grevelingen en Holanda. En este modelo incorporan influencias ambientales expresadas en términos de la intensidad luminosa, la temperatura y el movimiento del agua generado por el viento. Tomando en cuenta los altos niveles permanentes de nutrientes en las aguas intersticiales del sedimento los autores suponen que el crecimiento de *Z. marina* no está limitado por la disponibilidad de nutrientes. Para incorporar el efecto de envejecimiento de los tallos en el modelo, los autores

dividen los tallos en clases de edades. De este modo, el crecimiento en un momento dado depende de la función externa instantánea y de las condiciones ambientales que prevalecen durante el periodo anterior. Los autores consideran que la división de las clases de edades entre los tallos debe basarse en el hecho de que en *Z. marina* existe una distinción entre dos formas de crecimiento de tallos. Una de crecimiento temprano que se inicia con tallos vegetativos y resulta en ramas generativas y reproductivas (tallos generativos) y otra de crecimiento tardío de verano (tallos vegetativos sin ramificaciones). Estas dos formas de crecimiento se subdividen en clase de edades con L/DT clase de edades para tallos generativos y M/DT clases de edades para tallos vegetativos. El valor DT representa el incremento de tiempo de iteración para la simulación y L y M las edades máximas.

Los autores basan su modelo conceptual en el supuesto de que la tasa de crecimiento por unidad de biomasa ha sido descrita en términos de variables ambientales externas como luz y temperatura así como en términos de una función externa de variables de control debido a la edad. De la misma manera, suponen que la tasa relativa de descomposición o pérdida de biomasa de *Z. marina* se describe como una función de la temperatura y del movimiento del agua inducida por olas, corrientes y la pendiente del sustrato. Del modelo conceptual utilizado se desprende la formula para la biomasa aérea como:

$$B = \sum_{i=1}^{L/DT} BG_i + \sum_{m=1}^{M/DT} BV_m . \quad (1.2.1.12)$$

Donde BG_i es la biomasa del i -ésimo tallo generativo, L representa el tiempo máximo de 70 días para tallos generativos, BV_m es la Biomasa del m -ésimo tallo vegetativo, M es el tiempo máximo para tallos vegetativos, el cual se consideró de 40 días para la simulación.

Otra parte del modelo es la que describe la tasa de cambio en la biomasa de un tallo típico de *Z. marina* de la siguiente manera:

$$\begin{aligned}\frac{dP}{dt} &= P(RGR - RDR), \\ P(0) &= PS,\end{aligned}\tag{1.2.1.13}$$

donde RGR representa la tasa relativa de crecimiento, RDR la tasa relativa de pérdida y PS la biomasa inicial del tallo. Estas tasas fueron representadas mediante las expresiones,

$$RGR = MRGR \cdot FI(I) \cdot FT_1(T) \cdot GS(j)\tag{1.2.1.14}$$

$$RDR = MRDR \cdot FT_2(T) \cdot FH(H) \cdot DS(j)\tag{1.2.1.15}$$

donde los factores limitantes se definen como:

$$I = I_0 e^{-kH}\tag{1.2.1.16}$$

$$FI(I) = \begin{cases} \frac{I - I_c}{I_k - I_c} & \text{para } 0 < I < I_k \\ I & \text{para } I > I_k \end{cases}\tag{1.2.1.17}$$

$$FT_1(T) = \Theta_i^{(T-20)}\tag{1.2.1.18}$$

$$FT_2(T) = \Theta_i^{(T-20)}\tag{1.2.1.19}$$

$$FH(H) = 1 - \delta e^{-\lambda H}\tag{1.2.1.20}$$

$$GS(j) = \alpha + (1 - \alpha)(1 + (j/ja)^2)^{-l}\tag{1.2.1.21}$$

$$DS(j) = j/L\tag{1.2.1.22}$$

En la tabla 1 se presenta la simbología de las variables y los parámetros considerados en las ecuaciones anteriores, las unidades de cada una de las variables así como los valores con los que fueron alimentados los modelos para la simulación los cuales provienen de (1.2.1.1) valores obtenidos de mediciones directas, (1.2.1.2) valores obtenidos en una combinación de mediciones directas, valores inferidos de otros valores reportados en la literatura y (1.2.1.3) valores considerados estimaciones razonables pero que no fueron validados.

Uno de los problemas que presenta este estudio es el de la selección de las funciones específicas y parámetros dados en la tabla 1 antes mencionadas las cuales fueron cambiadas varias veces durante la calibración del modelo hasta obtener los resultados deseados. Además, la simulación trabajó bajo supuestos que no fueron comprobados como por ejemplo se adoptó la hipótesis de McRoy (1974) de que las raíces se alimentan por la transferencia de carbono de la biomasa aérea y que existe una constante de proporción del carbono fijado por las hojas que es trasladado a las raíces y los rizomas. Consecuentemente, la biomasa subterránea BS se calculó como, $BS = k_1 \cdot BA$ donde k_1 es una constante de proporcionalidad y BA la biomasa aérea

	Símbolo	Descripción	unidades	valor
	PS	Biomasa inicial	mg C	2.4 (2)
	$MRGR$	Tasa máxima de crec. relativo	d^{-1}	0.08 (1)
	$MRDR$	Tasa máxima de pérdida relativa	d^{-1}	0.013 (2)
	I	Intensidad de la luz	$Jcm^{-2}d^{-2}$	
	I_0	Valor de I en la superficie	$Jcm^{-2}d^{-2}$	(1)
	k	Coefficiente de extinción	m^{-1}	0.69 l (2)
	H	Profundidad	m	(1)
	T	Temperatura del agua	$^{\circ}C$	(1)
	Θ_1	Coefficiente de la temperatura		

	para el crecimiento		1.08	(2)
Θ_2	Coefficiente de la temperatura			
	para la descomposición		1.04	(2)
I_c	Intensidad de compensación	$Jcm^{-2}d^{-1}$	8	(2)
I_h	Intensidad de saturación	$Jcm^{-2}d^{-1}$	60	(2)
δ	Factor de amplificación para perdida de hojas por la acción de las olas		5	(3)
λ	Extinción del movimiento de las olas	m^{-1}	1.5	(2)
j	Edad de un tallo	d		
ja	Edad de un tallo adulto	d	25	(3)
α	Coefficiente de la función de envejecimiento		0.3	(3)
FI	Función de la luz en la tasa de crecimiento			
FT_1	Función de la temperatura en la tasa de crecimiento			
FT_2	Función de la temperatura en la tasa de pérdida			
FH	Influencia de profundidad en la tasa de pérdida de hojas por la acción de las olas			
GS	Efecto del envejecimiento en la tasa de crecimiento.			
DS	Efecto del envejecimiento en la tasa de pérdida			

Tabla 1. Nomenclatura de parámetros y variables consideradas en el modelo de Verhagem y Nienhuis (1983)

También se supuso que los tallos que alcanzan la edad máxima son transportados fuera de la pradera lo cual no es del todo cierto, ya que gran parte de ellos permanecen ahí formando parte del detritus. La biomasa aérea BA se expresó como la suma de todas las biomasa de las clases de edad de tallos vegetativos y tallos generativos. La biomasa por clase de edad se obtuvo multiplicando la densidad de tallos y la biomasa promedio por tallo por clase de edad.

Aún cuando el trabajo de Verhagem y Nienhuis (1983) representa uno de los modelos de simulación más completos para *Z. marina*, es importante hacer notar las posibles imprecisiones tanto a nivel del método de muestreo como de procedimiento. Por ejemplo, el

modelo se calibró con datos de 1976 en un área de muestreo fija de 0.75 m de profundidad pero se utilizó un método de ensayo y error que consistió en asignar valores a los parámetros a juicio de los autores. El procedimiento también incluyó un criterio de concordancia entre valores predichos y observados basado en un juicio visual y por ende subjetivo, como medida de cercanía en lugar de utilizar los análisis estadísticos apropiados. La gran discrepancia entre el modelo y los datos reales al final de la estación de crecimiento pudo deberse también a la poca confiabilidad de los datos ya que la biomasa promedio obtenida de estos fue demasiado alta, lo cual es absolutamente irreal (aproximadamente 48 g de peso seco libre de cenizas por metro cuadrado) o probablemente a la falta de un tamaño de muestra apropiado.

Una mayor discrepancia se encuentra entre los resultados obtenidos en la simulación para la biomasa subterránea y los datos reales. En estos resultados encontramos diferencias significativas tanto en los promedios como en las tendencias en general. Por todo lo anterior es importante incorporar en el modelo supuestos corroborables, así como datos confiables o en su defecto un tamaño de muestra estadísticamente adecuado para que los resultados sean científicamente aceptables.

1.2.2 Modelos de crecimiento.

Cuando se habla de crecimiento somático en pastos marinos, generalmente se hace alusión al aumento de biomasa por tallo o a la elongación de una hoja en un periodo de tiempo a partir de una marca de referencia. La mayoría de los estudios de crecimiento de pastos marino son estudios descriptivos que detallan la dinámica de crecimiento de praderas por un periodo

determinado de tiempo (Sand-jensen 1975; Jacobs 1979; Ott 1980; Aioi *et al.* 1981; Umebayashi 1988; Aioi y Pollard 1993 entre otros).

Uno de los primeros estudios sobre tasas de crecimiento en pastos marinos fue realizado por Patriquin (1973) para *Thalassia testudinum* König. En este estudio, el autor propone un modelo lineal para la tasa promedio de crecimiento de tallos previamente marcados mediante el método de Zieman (1974). De los 50 tallos marcados sólo se recuperó el 60% para mediciones de crecimiento después de cinco días. Al mismo tiempo, en la estimación antes citada se utilizó solamente el 5% de las hojas más grandes y este 5% fue representado solamente por 13 hojas. Esto puede ser considerado como un tamaño de muestra insuficiente. Además, aun cuando se reporta un alto coeficiente de correlación entre las variables, tasa de crecimiento y longitud máxima, no se indica el coeficiente de determinación (R^2) de la regresión por mínimos cuadrados para poder validar la regresión lineal.

Por su parte Brouns (1987), supone una relación exponencial entre las tasas de crecimiento de los diferentes ejes y nodos de rizomas de cinco especies de pastos marinos del Pacífico Este-Índico. Los resultados de las regresiones analizadas arrojan altos coeficientes de determinación pero no se llevó a cabo una validación estadística de tales relaciones.

Solana *et al.* (1997) proponen una modificación al modelo tradicional monomolecular de crecimiento en *Z. marina*. En éste se incluyó un factor ambiental externo $k(t)$. El modelo propuesto está dado por la ecuación:

$$\begin{aligned} \frac{dl}{dt} &= k(t)(l_{\infty} - l(t)) \\ l(t_0) &= l_0 \end{aligned} \quad (1.2.2.1)$$

Donde $l(t)$ representa la longitud foliar al tiempo t , siendo t_0 un tiempo fijo y l_0 la longitud foliar alcanzado en dicho tiempo.

El factor ambiental $k(t)$ fue representado de dos maneras. Por medio de una relación funcional de la forma:

$$k(t) = f(E_1(t), E_2(t), \dots, E_n(t)) \quad (1.2.2.2)$$

donde $f(E_1(t), E_2(t), \dots, E_n(t))$ es una función que satisface las condiciones del teorema de Taylor y $E_i(t)$ para $i = 1, 2, \dots, n$ son variables ambientales. En una caracterización inicial del factor de escala $k(t)$ se supuso que éste variaba suavemente. Consecuentemente, invocando el teorema de Taylor fue posible considerar una aproximación de la forma:

$$k(t) = k_0 + k_1 E_1(t) + k_2 E_2(t) + k_3 E_1(t) E_2(t) \quad (1.2.2.3)$$

donde k_1, k_2 y k_3 son constantes que se obtienen de los datos. $E_1(t)$ la intensidad luminosa bajo el agua y $E_2(t)$ la temperatura superficial del agua de mar. Los resultados del ajuste de la ecuación (1.2.2.1) a los datos disponibles de tasa promedio de crecimiento fueron razonablemente consistentes. Sin embargo, cuando se consideraron nitratos $E_3(t)$ y fosfatos $E_4(t)$ disueltos luego de utilizar la generalización de la ecuación (1.2.2.3) para $k(t)$ expresada mediante la forma multilineal,

$$k(t) = k_0 + \sum_i^4 a_i E_i(t) + \sum_{i,j}^4 b_{ij} E_i(t) E_j(t) \quad (1.2.2.4)$$

Donde k_0, a_i, b_{ij} con $i = 1, \dots, 4$ son los parámetros a ajustar. El ajuste correspondiente a la ecuación (1.2.2.1) dio excelentes resultados produciendo un coeficiente de determinación de

0.97. Esto permitió considerar que los nutrientes disueltos controlan la dinámica foliar en *Z. marina*.

Mas aún, la periodicidad explícita de $k(t)$, motivó un método alternativo para ser caracterizada en términos de una serie de Fourier truncada. Esta expresa $k(t)$ mediante una función dependiente del tiempo y de este modo, es posible describir el comportamiento de la solución de la ecuación (1.2.2.1) para cualquier periodo de tiempo arbitrario y sin poseer mediciones de las variables ambientales. Para poder lograr lo anterior, se consideró lo propuesto por Charle-Edwards (1986) en el sentido de que tanto la temperatura como la luminosidad siguen un modelo en términos de senos y cosenos. Además la inspección directa de las gráficas de las variables ambientales contra el tiempo nos sugiere un modelo general en términos de las sumas parciales de la serie de Fourier de la forma

$$E_i(t) = E_{0i} + \sum_{n=1}^m a_{ni} \sin\left(\frac{2\pi}{365} nt\right) + \sum_{n=1}^m b_{ni} \cos\left(\frac{2\pi}{365} nt\right) \quad (1.2.2.5)$$

donde $E_i(t)$ denota cada una de las variables ambientales y a_{ni} , b_{ni} y E_{0i} representan los parámetros a ser ajustados. Los resultados del ajuste de la solución de la ecuación (1.2.2.1) con $k(t)$ definida en términos de la ecuación (1.2.2.5) fueron consistentes con $r^2=0.95$. Este último procedimiento, proporcionó una alternativa de identificación empírica de la ecuación (1.2.2.1).

1.2.3 Relaciones alométricas.

Otro aspecto importante en los estudios de modelación son las relaciones alométricas que existen entre las partes de las plantas. Hamburg y Homann (1986) utilizan un modelo alométrico sencillo para relacionar biomasa en términos del largo (l) y el ancho (h) de la hoja de *Z. marina*, consideraron que el peso seco de una hoja (w) puede expresarse como

$$w = a_1 l^{a_2} h$$

Duarte (1991) propone varias relaciones alométricas lineales para diferentes partes de la planta, sin embargo al igual que Hamburg y Homann (1986) dichas relaciones alométricas tampoco se justificaron matemáticamente y/o estadísticamente. Por otra parte, los modelos se calibraron para datos mezclados de diferentes regiones del mundo sin importar diferencias específicas, tipo de muestreo, condiciones ambientales, tiempo, etc., lo cual nos hace pensar que los resultados pudieran ser poco representativos.

Solana *et al.* (1991) proponen un modelo alométrico más general que representa la biomasa foliar en términos de largos y anchos, mediante el uso de la ley alométrica general (Batschelet 1975). Utilizando dicha ley alométrica y la teoría de ecuaciones diferenciales parciales lineales, se justifica formalmente la ecuación del modelo propuesto. Esta después de resolver la ecuación diferencial parcial apropiada queda dada por la siguiente relación:

$$w = a_1 l^{a_2} h^{a_3} \quad , \quad (1.2.3.1)$$

siendo w el peso seco (mg), l el largo (mm) y h el ancho (mm) de cada hoja con a_1, a_2 y a_3 parámetros. El ajuste del modelo anterior se realizó utilizando datos de un muestreo puntual. Con el propósito de investigar efectos temporales y/o espaciales, Solana-Arellano *et al.* (1998) presentan una versión generalizada del modelo alométrico arriba descrito que incorpora dichos efectos. En este último estudio, el modelo alométrico fue corroborado usando datos de un muestreo anual en la Bahía de San Quintín, México. Los resultados indican que las constantes alométricas a_1, a_2 y a_3 , son parámetros poblacionales y por ende no son sujetos de variación espacio-temporal. La utilidad de los métodos alométrico para simplificar procedimientos de determinación de la biomasa foliar en *Z. marina*, fue demostrada fidedignamente. Mas aún,

Solana-Arellano *et al.* (1998) demostraron también que la invariabilidad espacio-temporal de los parámetros alométricos permite la utilización de métodos no destructivos en la determinación de biomasa. Lo anterior se explica en la siguiente sección.

1.2.4 Relaciones entre biomasa e Índice de Área Foliar

En general, para cualquier planta el Índice de Área Foliar (I.A.F.) es definido por Day *et al.* (1989) como el área foliar orientada horizontalmente por cada unidad de sustrato. Representa una medida de área fotosintética y resume todos los elementos que determinan la cosecha en pie, i.e número de hojas por tallo, densidad de tallos, largo y ancho de las hojas, etc. (Jacobs 1979). Sin embargo, para pastos marinos y desde el punto de vista matemático, la relación que existe entre la biomasa aérea y el I.A.F no ha sido aún clarificada en la literatura. Para la mayoría de los autores, dicha relación parece ser lineal, sin embargo, obtienen tales conclusiones utilizando exploración visual de la gráfica de biomasa aérea contra Índice de Área Foliar (Jacobs 1979; Wium-Anderson & Borum 1984; Pomian-Tapia 1982; 1995). Otros autores, ajustan datos utilizando una regresión lineal entre las variables obteniendo coeficientes de determinación aceptables pero no proporcionan validación estadística de la bondad del ajuste. Por ejemplo, Aioi (1980) reporta un patrón unimodal para biomasa y para I.A.F para *Z. marina* en la Bahía de Odawa Japón y de ahí concluye una relación lineal entre las dos variables. En un estudio posterior, Aioi (1993) introduce una relación lineal entre biomasa aérea y I.A.F pero no presenta pruebas estadísticas de los parámetros encontrados. Mas aún, esta autora reporta una relación lineal que no pasa por el origen lo cual es conceptualmente inconsistente ya que a valores pequeños de área foliar deben corresponder valores pequeños de biomasa.

La existencia de una estrecha relación entre biomasa aérea y I.A.F es obvia, sin embargo dicha relación no es necesariamente lineal. De hecho en la literatura no se encuentra una demostración matemática o estadísticamente estricta que avale la existencia de una relación lineal entre biomasa aérea y el índice antes mencionado. Solana-Arellano *et al.* (2003), concluyen mediante la utilización del modelo alométrico de Solana-Arellano *et al.* (1991; 1998) que la relación lineal antes mencionada entre las dos variables representa la parte dominante de un modelo no-lineal generalizado de la forma:

$$w(\Omega) = cL_{ai}(\Omega) + Q(c, q, a_i, \ln(l_i)) \quad (1.2.4.1)$$

Donde $w(\Omega)$ representa la biomasa por unidad de área Ω y donde

$$Q(c, q, a_i, \ln(l_i)) = \sum_{i=1}^{N(\Omega)} E(c, q, a_i, \ln(l_i)) \quad (1.2.4.2)$$

y con $E(c, q, a_i, \ln(l_i))$

$$E(c, q, a_i, \ln(l_i)) = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{ca_i(q\ln(l_i))^{k+1}}{(k+1)!} \quad (1.2.4.3)$$

representa la expansión en series de potencias de la relación alométrica $w_i = ca_i e^{q\ln(l_i)}$ siendo c y q constantes positivas, a_i el área de una hoja w_i y l_i el peso seco y la longitud de la hoja respectivamente.

Utilizando la ecuación no lineal (1.2.4.1) Solana-Arellano *et al.* (2000) encuentran un mejor coeficiente de determinación, así como una mejor predicción de la constante c y una adecuada caracterización de los residuales (normalidad, independencia, aleatoriedad, etc.)

Es importante identificar la relación entre biomasa área e Índice de Área Foliar ya que podríamos contar con un método predictivo no destructivo de biomasa. Esto se podría llevar a cabo

con un CI-202 portable Leaf Area meter (Forestry Suppliers, Inc. Catalog 1996) o un LAI-2000 Li-Cor plant canopy analyzer, (Li-cor catalog 1997) con los cuales pueden ser tomadas de manera directa mediciones rápidas y no destructivas de I.A.F sin perturbar el ecosistema y evitando trabajo de laboratorio costoso y tedioso.

1.2.5 Relación entre densidad de tallos y biomasa.

Para estudiar la relación densidad-biomasa, es necesario estudiar la mortalidad denso-dependiente la cual se refiere al riesgo de muerte asociado al aumento en la densidad de la población de las plantas. Para plantas terrestres anuales y perennes dicha relación ha sido ampliamente estudiada (Harper & McNaughton 1960; Yoda et al. 1963) y el término auto-aclareo se utiliza para definir la mortalidad denso-dependiente en las poblaciones.

En su estudio sobre auto-aclareo, Yoda *et al.* (1963) encuentra que la relación entre peso promedio y densidad de sobrevivientes puede escribirse como:

$$w = c\rho^{-3/2}. \quad (1.2.5.1)$$

Para plantas anuales, esta relación se conoce como regla de auto-aclareo o ley de los $-3/2$ y ha sido probada para plantas terrestres anuales y perennes así como para árboles de bosques.

Algunos autores como Miyaniishi *et al.* (1979) y Duarte y Kalf (1987) señalan que la generalidad de la ley de los $-3/2$ debe ser revisada y que la relación biomasa-densidad depende de las estrategias de crecimiento de la planta así como de la geometría o diferencias en las características del suelo. Miyaniishi *et al.* (1979) propone una generalización de la ley de los $-3/2$ dependiendo de la estrategia de crecimiento de las plantas y plantea cinco estrategias

hipotéticas de crecimiento en las cuales el exponente de $-3/2$ cambia dependiendo del modelo geométrico que se tenga.

Duarte & Kalf (1987), efectuaron el primer estudio sobre la aplicabilidad de la regla de los $-3/2$ a pastos marinos. Estudiaron poblaciones sumergidas en lagos de Quebec Canadá y examinaron la influencia de las condiciones del área. En este estudio los autores resumen de manera general que la relación entre el logaritmo de la densidad y biomasa fue lineal con pendiente poco pronunciada. Obtuvieron ordenadas al origen hasta 10 veces más pequeñas que las de las plantas terrestres y atribuyeron estas diferencias a los niveles de luz disponible para las plantas.

Sin embargo, Olesen y Sand-Jensen (1994) en un estudio basado en 29 poblaciones de *Z. marina* en diferentes partes del mundo, encontraron que la biomasa máxima de hojas fue independiente de la densidad de tallos entre poblaciones y en concordancia con la ley de “producción final por unidad de área constante”, encuentran que la relación biomasa aérea y densidad siguió un patrón estacional cíclico similar al que presentan las plantas clonales terrestres con una formación continua de tallos. Además, conjeturan que la mayoría de las poblaciones de pastos aumentan en biomasa manteniendo estable la densidad de sus tallos.

Olesen y Sand-Jensen (1994) concluyen que las poblaciones naturales de *Z. marina* estudiadas no siguen la ley de los $-3/2$ que se observa para plantas clonales terrestres. Sin embargo, señalan que los patrones de las relaciones biomasa-densidad son muy importantes puesto que son descriptores de cambios demográficos y de disturbios para las diferentes especies de pastos marinos. Los autores realizaron un análisis gráfico de la relación biomasa-densidad a través del tiempo para 8 poblaciones de las cuales contaban con datos suficientes (mediciones frecuentes 1 ó 2 meses) y encontraron que las trayectorias de biomasa densidad

sugieren un patrón más o menos cíclico. Sin embargo, señalaron que en un ciclo anual estas relaciones varían considerablemente entre estaciones y el aumento de biomasa durante el verano es debido al aumento en el tamaño de las hojas y no al aumento en densidad de tallos el cual en algunas estaciones incluso disminuyó.

Se ha observado, que en plantas clonales, la densidad de tallos puede permanecer aproximadamente constante debido al recambio constante de tallos y debido también a que la mortalidad es fijada por el reclutamiento en ramas laterales y por la expansión de los rizomas para producir nuevos tallos. Por lo tanto en este tipo de plantas el auto-aclareo puede no observarse excepto para un periodo corto de verano donde se observa la biomasa máxima y la mortalidad excede la tasa de formación de tallos (Olesen y San-Jensen, 1994; Hutchings 1979). La estrategia de crecimiento en este tipo de plantas, las hace capaces de alterar su ciclo de crecimiento como respuesta a condiciones ambientales y/o disturbios antropogénicos. Al respecto, Olesen y Sand-Jensen (1994) concluyen que poblaciones sujetas a una incidencia de disturbios, destinan su biomasa al incremento del tamaño de los tallos y de esa manera mantienen estable la densidad de población. En contraste, la disminución de biomasa durante el periodo anterior al crecimiento asegura la disponibilidad de luz y por lo tanto la supervivencia de los tallos nuevos contribuyendo así a la recuperación de poblaciones que han sufrido disturbios.

Según Hutchings (1979) las conexiones fisiológicas entre los tallos de un clon, previenen la mortalidad denso-dependiente y concluye que la densidad de los rametos está restringida por controles ambientales e internos de la planta. Argumenta que el aclareo de rametos no ocurre como resultado directo de su crecimiento. Por lo tanto afirma que la ley de los $-3/2$ no es aplicable para poblaciones de plantas perennes con crecimiento modular. Por

otro lado, Yoda *et al.* (1963) definen el fenómeno de auto-aclareo como un proceso natural para plantas que tienen mortalidad denso-dependiente. Los pastos marinos y en general las plantas modulares tienen un vigoroso crecimiento vegetativo que da como resultado una gran expansión modular, por lo que la mortalidad de tallos en este tipo de plantas no se considera denso-dependiente. De hecho, algunos autores consideran que la mortalidad de tallos de las plantas perennes modulares es consecuencia de su estrategia de crecimiento y no de una competencia por espacio.

Hutchings (1979) aborda el problema de la estrategia de crecimiento para plantas modulares perennes. Puntualiza la relevancia del caso en el cual la gráfica de la variación temporal del logaritmo del peso promedio por planta contra el logaritmo de densidad de tallos por metro cuadrado a través del tiempo presenta una tendencia cíclica. Destaca que cuando esto ocurre, no se cumple la regla de los $-3/2$ y argumenta que esto sucede para todas las plantas modulares perennes que crecen bajo condiciones naturales. Asegura que este resultado se aplica siempre que exista redistribución de materia entre las diferentes partes de las plantas en las diferentes épocas del año (Hutchings & Barkham 1976; Sonseveld 1962; Struik 1965). Aunque los trabajos de Hutchings (1979) fueron realizados para plantas terrestres perennes, la aplicación a los pastos marinos es inmediata puesto que estos están definidos como plantas modulares. Además, se ha demostrado que los pastos marinos, (Short y McRoy 1984, Solana *et al.* 1997) presentan transferencia de materia entre diferentes partes de la planta como estrategia de crecimiento a través de las diferentes épocas de año. Por lo anterior podríamos suponer que la ley de auto-aclareo no se manifiesta en praderas de pastos marinos.

1.2.6 Intervalo de Plastocrono

En estudios de desarrollo morfológico y fisiológico de plantas completas u órganos de plantas, los resultados son frecuentemente graficados contra la edad cronológica. Puede existir gran variabilidad entre plantas de la misma edad cronológica respecto a su desarrollo fisiológico. Además, plantas que aparentemente son morfológicamente iguales pueden ser de edad cronológica muy diferente. Mucha de esta variabilidad puede reducirse, utilizando en los experimentos plantas genéticamente uniformes y controlando estrictamente las condiciones experimentales. Sin embargo en la naturaleza esto no es posible (Harper 1977). Con el objeto de minimizar las dificultades inherentes a los estudios de desarrollo que intentan correlacionar observaciones morfológicas y fisiológicas, Erickson y Michelini (1957) desarrollaron un índice numérico de la edad de desarrollo de plantas al cual le denominaron índice de plastocrono (I.P). Este índice fue usado inicialmente para el estudio del crecimiento vegetativo de *Xanathium*. Sin embargo, en 1958 Michelini demostró la utilidad del índice de plastocrono utilizando, peso húmedo, peso seco, contenido de clorofila y consumo de oxígeno para hojas de *Xanathium* en varias etapas de su desarrollo morfológico.

El tiempo entre la iniciación de dos hojas consecutivas en el tallo de plantas mayores se denomina intervalo de plastocrono. Este término fue introducido hace más de un siglo en el año de 1880 por Askenasy (Erickson y Michelini 1957). Erickson y Michelini (1957) reconocieron que cuando dos Intervalos de plastocrono consecutivos son de igual duración, el intervalo de plastocrono puede servir como la unidad fundamental de una escala cuantitativa de desarrollo de los tallos. Su índice de plastocrono está basado en esta idea.

El modelo de Erickson y Michelini (1957) se presenta en términos de la longitud de la hoja n y el número seriado de esa hoja como:

$$PI = n + \frac{\log(l_n) - \log(r)}{\log(l_n) - \log(l_{n+1})}, \quad (1.2.6.1)$$

donde, n es el número seriado de la hoja y l_n, l_{n+1} la longitud de la hoja n y $n+1$ respectivamente y r representa el punto de referencia. Los autores demostraron la linealidad que existe entre la ecuación (1.2.6.1) y el tiempo, pudiendo así traducir Intervalos de plastocrono a tiempos absolutos. Finalmente los autores recomiendan que este índice formulado para *Xanathium italicum* podría ser aplicado para estudios de crecimiento de otras plantas con las modificaciones pertinentes dependiendo de la morfología de la planta en cuestión.

Jacobs (1979) introduce para *Z. marina* el intervalo de plastocrono (I.P).

$$I.P = \frac{\text{número de tallos marcados por días de exposición}}{\text{número de hojas nuevas en tallos marcados}} \quad (1.2.6.2)$$

La fórmula anterior, ha sido utilizada desde entonces por varios autores tanto para *Z. marina* como para otras especies de pastos marinos, Gallegos *et al.* (1992) para *Thalassia testudinum*, Duarte (1991) para varias especies de pastos marinos, Brouns (1985) para *Thalassia hemprichii*, entre otros. Cabe señalar, que en ninguno de estos escritos se da una explicación clara de cuáles fueron las modificaciones pertinentes hechas a la ecuación de Erickson y Michelini (1957) para el I.P o una derivación clara (no necesariamente matemática) de la expresión (1.2.6.2).

Lamoreaux *et al.* (1978) hace una revisión crítica del uso del I.P después de dos décadas de aplicación, haciendo notar la gran importancia de este índice y la poca aplicación que ha tenido en la modelación de crecimiento de plantas.

Brouns (1985) utiliza la fórmula propuesta por Jacobs (1979) y hace un estudio muy detallado para la utilización del I.P en la productividad de *Thalassia hemprichii* (Ehrenb)

Aschers. En este estudio se estableció un límite para el error estándar de la media entre 6 al 8% del I.P medio, encontrando que el intervalo de tiempo mínimo entre el marcado y el conteo necesario para alcanzar estos límites de error fue de 10 días. Sin embargo, cabe destacar que para *Z. marina* al tener su hábitat en las costas y debido a que en muchas ocasiones en marea alta las aguas son turbias, es imposible llevar a cabo un monitoreo día a día de las hojas nuevas mediante buceo. Por lo tanto, el acopio de la información cuantitativa pertinente depende totalmente de las mareas bajas. Dichas mareas, se presentan en gran parte del ciclo lunar de noche o madrugada. Aunado a esto, además del tipo fangoso de suelo en dichos hábitats tenemos el hecho de que las hojas nuevas de *Z. marina* son en algunas ocasiones demasiado pequeñas (hasta 7 mm). Todo lo anterior, imposibilita la realización de muestreos intensivos como el propuesto por Brouns (1985).

El Intervalo de Plastocrono provee una escala de tiempo morfológica que ha demostrado ser más confiable que la edad cronológica en estudios que relacionan desarrollo morfológico y fisiológico de órganos o de una planta completa. También, proporciona una herramienta para el cálculo de producción de diferentes partes de plantas como por ejemplo, producción de hojas por tallo; producción de vainas por tallo, producción de rizomas por tallo producción de raíces por tallo, etc. Además, como lo señalan Duarte *et al.* (1994), Gallegos (1995) el cálculo preciso del Intervalo de Plastocrono es indispensable en estudios demográficos y técnicas de reconstrucción de la edad en poblaciones de pastos marinos.

La duración media anual en días de un intervalo de Plastocrono es una característica de cada especie, por lo que es importante estudiar la variabilidad estacional de este intervalo para cada especie ya que esta variabilidad pueden ser la razón de las diferentes estimaciones del I.P promedio reportadas en la literatura. Por ejemplo para *Thalassia hemprichii* los valores

promedios anuales reportados oscilan entre 10 y 10.6 (Brouns 1985; Duarte 1991). Los valores promedio anuales del IP reportados para *Thalassia testudinum* se encuentran en un amplio intervalo de 14 a 24.3 (Patriquin 1973; Duarte 1991; Gallegos *et al.* 1992; Durako 1994). Los promedios anuales para *Z. marina* van desde 13.1 hasta 19.3 (Jacobs 1979; Duarte 1991). Más aún valores desde 7 a 10.3 para una misma área de estudios son reportados para este pasto marino (Ibarra-Obando y Huerta-Tamayo 1987; Ibarra-Obando y Bodouresque 1994; Ibarra-Obando *et al.* 1997). Estas marcadas diferencias pueden deberse a la variabilidad estacional o al sistema de muestreo y conteo de las hojas nuevas en los diseños experimentales, así como los días de exposición de los tallos marcados. La mayoría de los autores, obtienen sus estimaciones del I.P mediante intervalos de tiempos fijos durante el periodo de estudio (generalmente 15 días).

Para *Z. marina* creemos que es necesario un estudio para el cálculo correcto del intervalo de plastocrono basado en una modificación al muestreo de Brouns (1985) para cada estación representativa del año. De tal manera que se demuestre estadísticamente la probable existencia de diferencias significativas entre intervalos de plastocronos estacionales y el intervalo de plastocrono promedio anual.

1.2.7 Crecimiento diferencial.

La relación entre crecimiento y edad, es sin duda uno de los principales temas de estudio en cualquier tipo de organismo. Para plantas, la relación entre el crecimiento de hojas individuales con la edad de éstas es de gran interés en estudios demográficos. Para estudiar el crecimiento de una hoja individual necesariamente se debe conocer la tasa de crecimiento sobre períodos cortos de tiempo, ya que generalmente las hojas crecen hasta un máximo y se

desprenden del tallo en un periodo de tiempo que depende de la especie. La mayoría de los estudios realizados plantean como crecimiento la elongación de la hoja durante periodos determinados de tiempo a partir de alguna marca hecha en la parte basal de la hoja, (Zieman 1974, Kentula y McIntire 1986). Con respecto al crecimiento foliar, podemos hacernos entre otras, las siguientes preguntas ¿a qué tiempo se alcanza el crecimiento máximo? ¿Es el crecimiento después de este punto no significativo? ¿Se está sub-evaluando crecimiento y por ende la producción foliar de pastos marinos? ¿Cuánto crece una hoja y a que velocidad ¿Cuándo deja de crecer?.

Las plantas, a diferencia de la mayoría de los animales endotérmicos continúan creciendo durante toda su vida. En forma continua descartan las partes viejas y añaden partes nuevas mediante el crecimiento. Durante su crecimiento, la planta produce continuamente, por división celular, células nuevas a partir de un tejido especial llamado meristemo y las células que se derivan de él crecen algunas veces hasta rebasar en muchos tantos su tamaño original y traen consigo un aumento visible en el tamaño de la planta. El crecimiento ocurre tanto en las zonas de división celular como en aquellas zonas de crecimiento de las células. A medida que estas células alcanzan su tamaño completo, dejan de crecer y se convierten en parte de los tejidos maduros de la planta. Así pues, el crecimiento de las plantas depende de zonas localizadas de división y crecimiento de las células. En contraste, con el plan de crecimiento de la mayoría de los animales, el cuerpo aumenta de tamaño junto con el conjunto de sus células en toda su extensión. Sólo en las etapas más tempranas de la vida de las plantas se efectúa este tipo de crecimiento (Harper 1977).

Debido a lo anterior, sería correcto suponer que cada hoja tiene un crecimiento diferencial a lo largo de ésta, esto es, se puede suponer una reducción temporal progresiva de

la tasa de crecimiento, tanto de la hoja completa así como de las secciones de esta que se encuentran a mayores distancias de la lígula.

La lígula, es un apéndice membranoso que une la lamina y la vaina de las hojas y a partir de esta aquí se aprecia el crecimiento de cada hoja. Esta estructura, se encuentra presente en casi todos los pastos marinos incluyendo *Z. marina*.

Para poder modelar crecimiento y producción de pastos marinos, es necesario conocer primero de manera general la morfología y anatomía de la planta con el fin de identificar las diferentes partes que pueden ser medidas y marcadas. Es menester también conocer la estrategia de crecimiento de la planta. Tomlinson (1974) presenta de manera general la morfología de algunos pastos marinos. En particular para tallos de *Z. marina*, indica lo siguiente: estos pastos marinos están conformados de ejes vegetativos esencialmente monomórficos pero con diferenciación entre a) rizomas horizontales indeterminados y b) ejes erectos de vida corta (usualmente anuales con crecimiento determinado). La ramificación de los rizomas es monopódica con un meristemo asociado a cada hoja y la producción de ramas es difusa. Las raíces se encuentran en dos mazos en cada internodo no ramificado. Un meristemo axilar en cada hoja es iniciado dentro del 3er. y 4to. plastocrono. Este meristemo se separa del nodo que lo inició por medio de crecimiento intercalado y ocupa la posición de una hoja opuesta al nodo inmediatamente debajo de éste.

El desarrollo posterior del meristemo varía, algunos son abortados y otros son inhibidos y pueden actuar como meristemas de reserva. Otros meristemas se desarrollan como tallos con hojas los cuales pueden ser anuales, tallos con flores o como rizomas que repiten la construcción de ejes padres y de ese modo proliferan como un sistema perenne.

Como ya mencionamos anteriormente, la mayoría de los estudios de crecimiento en pastos marinos (Patriquin 1973; Kentula y McIntire 1986; Solana et al 1997) se han llevado a cabo utilizando técnicas de marcado modificando la técnica propuesta por Zieman (1974) Esta técnica consiste en marcar con una grapa metálica todas las hojas del tallo a una distancia fija del sustrato. Kentula y McIntire (1986) modificaron la técnica de marcado de Zieman perforando con una aguja hipodérmica de 0.84 mm el conjunto de hojas que conforman un tallo justamente en la lígula y no se encontraron diferencias significativas entre los crecimientos estimados por cada una de esas técnicas.

Las modificaciones anteriores al método original de Zieman (1974) tienen en común el hecho de que el marcado del conjunto de hojas del tallo fue realizado en un solo punto (generalmente la lígula) dejando de lado el crecimiento después de esta marca. En este sentido, Patriquin (1973) estimó las tasas de crecimiento individual de cada hoja utilizando el método de Zieman (1974) colocó grapas orientadas verticalmente a alturas de 3 cm en grupos de tallos cortos y a 5 cm en grupos de tallos grandes. Pero además, en cada una de las 10 hojas del conjunto de tallos largos, colocó una segunda grapa a 3 cm de la primera para medir el incremento en longitud en un período de 5 días. La longitud promedio del intervalo entre las grapas para las ocho hojas recuperadas fue de 3.2 cm indicando poco o cero crecimiento arriba de la primera grapa. Sin embargo, si consideramos que las hojas recuperadas pertenecían a tallos viejos, era de esperarse que la elongación de las hojas no fuera significativa. Además, sólo se recuperó el 60% de los tallos marcados por lo que el tamaño de muestra pudiera no ser suficiente para demostrar cero crecimiento arriba de la primera grapa. Por otra parte, Zieman (1974) reporta que el 18% de la elongación de las hojas estudiadas se dio arriba de las grapas colocadas a 3 cm del sustrato, lo que indica que se podría estar subestimando el crecimiento de

cada hoja en por lo menos un 18%. Un tamaño de muestra mucho más grande y en diferentes tiempos además de una técnica diferente de marcado se requiere para modelar la tasa de crecimiento diferencial tanto de cada hoja como entre las diferentes hojas de un tallo.

Solana-Arellano (2000) propone un método de marcado que incluye marcas a diferentes distancias en las hojas y la utilización de un modelo de crecimiento general que tome en cuenta las tasas de crecimiento de las diferentes secciones de cada hoja de manera que no se subestime o sobreestime el crecimiento en un periodo de tiempo.

1.7.8 Demografía.

La demografía se entiende como el estudio de los cambios dinámicos en tamaño, densidad y distribución de una población (Purbes *et al.* 1992). Los eventos de nacimiento, muerte, emigración e inmigración son los que determinan el número de individuos en una población. Las tasas a las cuales estos eventos ocurren, son influenciadas por factores ambientales y por características propias de cada especie, por lo tanto al realizar un estudio demográfico es necesario estudiar los procesos y las tasas que lo definen.

Los estudios demográficos son de gran importancia para conocer la dinámica poblacional ya que obviamente existen diferencias morfológicas importantes entre los individuos de la población. La ecología, genética, evolución, desarrollo y fisiología convergen en el estudio del ciclo de vida de un organismo. El ciclo de vida es fundamental en la descripción de la demografía de las especies.

Las consecuencias demográficas de los ciclos de vida son fundamentales en el estudio de la dinámica de poblaciones. Los pulsos vitales, (i.e tasas de nacimiento, crecimiento, desarrollo y mortalidad) de las cuales dependen las características demográficas, describen el

desarrollo de los individuos a través de su ciclo de vida y la respuesta de estos ciclos al ambiente determinan la dinámica poblacional en tiempo ecológico. Esto es, tiempos lo suficientemente grandes para que ocurran cambios ecológicos observables.

Basándose en estos pulsos vitales, la demografía estudia la dinámica poblacional y la estructura de la población. El primer hecho fundamental en la dinámica poblacional es el potencial de crecimiento exponencial. Este hecho fue conocido desde el siglo dieciséis (Cole 1958. John Grust en 1662, Linneus en 1742 y Benjamin Franklin en 1752) escribieron acerca del crecimiento exponencial, aunque el crédito se le atribuye a Malthus quien publicó "Principios de poblaciones" en 1798 (Caswell 1989). El segundo hecho fundamental en dinámica poblacional, es que las poblaciones no tienen crecimiento exponencial irrestricto, esto es, una población no crece indefinidamente. Los primeros modelos de crecimiento restringido se le atribuyen a Pierre-Francois Verhulst quien derivó la ecuación logística en 1838 (Hutchinson 1978), esta ecuación fue retomada y "popularizada" por Pearl & Reed en 1920. Extensiones a modelos de competencia intraespecífica e interacciones depredador-presa surgieron rápidamente. La demografía moderna descansa en los trabajos de A.J. Lotka en 1924 el cual desarrolla la teoría que relaciona la estructura y dinámica de la población clasificada por clases de edades y viviendo en ambientes constantes (Caswell 1989). Con esta teoría se deja a un lado el problema de la ecuación logística de ignorar la estructura de la población, esto es, considerar a todos los individuos como idénticos.

La demografía de plantas terrestres ha sido estudiada intensamente y ha permitido el reconocimiento de patrones generales de nacimiento, densidad y mortalidad de tallos (Lovett Doust 1981; Schmid y Harper 1985) y a la formulación de teorías generales sobre la relación de biomasa-densidad en monocultivos de edades iguales. Sin embargo, aún cuando las praderas

de pastos marinos son muy similares a las praderas de pastos terrestres, lo cual proporciona una gran oportunidad de comparación entre ecosistemas terrestres y marinos, los estudios de demografía de pastos marinos son aún escasos.

Uno de los primeros estudios con tendencia demográfica para pastos marinos, fue el trabajo de Petersen (1914) en el cual utilizó una secuencia de longitudes internodales de *Z. marina* para estimar la productividad en aguas Danesas. El trabajo de Patriquin (1973) para *T. testudinum* en el cual estudia tasas de crecimiento y máxima longitud así como tasas de producción aérea y subterránea y edad de la planta, sentó las ideas básicas para hacer estudios demográficos y demostró como la determinación de la edad es importante para el estudio de la dinámica de pastos marinos. De acuerdo con Purves *et al.* (1992) la demografía es “el estudio de cambios dinámicos, en tallos, densidades y distribuciones de poblaciones para entender los procesos como nacimientos, muertes inmigración y emigración los cuales determinan el numero de individuos en una población”. Olesen y Sand-Jensen en 1994 presentan el primer estudio demográfico en *Z. marina* en el cual utilizan el método de cohortes para describir la relación de crecimiento y edad del tallo (en términos de plastocrones), producción estacional, pérdida de biomasa aérea, reclutamiento y mortalidad entre otras. Este trabajo representa sin lugar a dudas un gran avance en lo relativo al estudio demográfico de estos ecosistemas.

Es evidente que los estudios demográficos en pastos marinos son de vital importancia, sin embargo, los trabajos publicados acerca del tema son escasos y la mayoría están hechos en *Thalassia testudinum* y *Cimodosea nodosa* (Duarte *et al.* 1994, Gallegos *et al.* 1993; 1994). Para *Z. marina* el trabajo de Petersen (1914) y el trabajo de Olesen y Sand-Jensen en 1994 son prácticamente los únicos sobre demografía de esta planta. En este último se utiliza el método de las cohortes para describir la relación entre crecimiento y edad del tallo (en término

de plastocrones), producción estacional, tasas de pérdida de biomasa aérea, reclutamiento y mortalidad entre otras cosas. En particular, para las praderas de *Z. marina* en México el único estudio de carácter demográfico fue el realizado por Pomian-Tapia e Ibarra-Obando (1999). Sin embargo, el trabajo presenta una descripción amplia de las características de una pradera pero los pulsos vitales que describimos anteriormente como tasa de reclutamiento, tasa de mortalidad, edad de un rizoma, edad de un tallo, edad de una hoja etc., no fueron estimados.

2. Objetivos generales y específicos

Objetivos Generales

1. Proponer métodos analíticos para describir precisa e inambiguamente la dinámica foliar de *Zostera marina* L.
2. Conocer la distribución probabilística de los parámetros ajustados a los modelos matemáticos (crecimiento, biomasa, área foliar, etc.) y así poder hacer inferencia estadística sobre los parámetros poblacionales.

Objetivos Específicos

1. Encontrar la relación matemática entre biomasa e índice de área foliar para *Zostera marina* utilizando información colectada en la bahía de San Quintín (área I).
2. Encontrar la relación matemática entre biomasa y densidad de tallos para *Zostera marina* L. en la bahía de San Quintín (Área I) y en el estero de Punta Banda (área II).
3. Explorar matemáticamente la manifestación de un posible crecimiento diferencial foliar en *Zostera marina* con datos del estero de Punta Banda.
4. Revisar en forma crítica la adaptación matemática del Intervalo de Plastocrono para determinar la edad de las hojas y establecer las correcciones pertinentes basadas en un desarrollo lógico deductivo con datos del estero de Punta Banda.
5. Realizar un estudio demográfico de *Zostera marina* L. para el Estero de Punta Banda.

3. Hipótesis de Trabajo

La Hipótesis general de trabajo es:

H_0 : No se puede describir matemáticamente la dinámica foliar de una pradera de *Zostera marina*.

H_a : Se puede describir matemáticamente la dinámica foliar de una pradera de *Zostera marina*.

Hipótesis auxiliares:

H'_0 : Existe una relación lineal entre biomasa e Índice de Área foliar para *Zostera marina*.

H'_a : Existe una relación no lineal entre biomasa e Índice de Área foliar para *Zostera marina*.

H'_0 : La biomasa y densidad de tallos de *Zostera marina* siguen un patrón denso dependiente.

H'_a : La biomasa y densidad de tallos de *Zostera marina* no siguen un patrón denso dependiente.

H'_0 : No existen diferencias significativas en crecimiento entre marcas, entre hojas y entre tiempos.

H'_a : Existen diferencias significativas en crecimiento entre marcas, entre hojas y entre tiempos.

H'_0 : El Intervalo de Plastocrono promedio anual es un buen estimador del tiempo de emergencia de dos hojas consecutivas para todo el año.

H_o' : El Intervalo de Plastocrono promedio anual no es un buen estimador del tiempo de emergencia de dos hojas consecutivas para todo el año.

3.1. áreas de estudio.

En este trabajo se pretende modelar matemáticamente algunos aspectos de la dinámica foliar de dos praderas de *Z. marina*. La pradera de bahía de San Quintín (Area I) de la cual se tiene un muestreo anual previo (noviembre 1992-diciembre 1993) de periodicidad mensual, y la pradera del estero de Punta Banda (Area II.) de la cual se cuenta con muestreos quincenales continuos de 1998-2000.

Las praderas de *Z. marina*, se encuentran ampliamente distribuidas en áreas costeras templadas a lo largo de la costa del Pacífico de América del Norte, extendiéndose desde la costa de la Península de Seward (Alaska) y el mar de Bering hacia el sur hasta la Laguna de Agiabampo, Sinaloa (26°N) en México, incluyendo el Golfo de California (McRoy, 1966; McMillan & Phillips 1979).

A lo largo de las costas Europeas, parecen penetrar hasta el círculo polar Ártico alcanzando el Mar Negro (67°N) y el Mar de Barents en el Norte (70°N); se encuentran también en el mar Báltico (56°N) a lo largo de las costas de Noruega y Dinamarca. El límite sur de la distribución en Europa se alcanza en España cerca de Gibraltar (36°N) (Jacobs 1984) (figura 1).

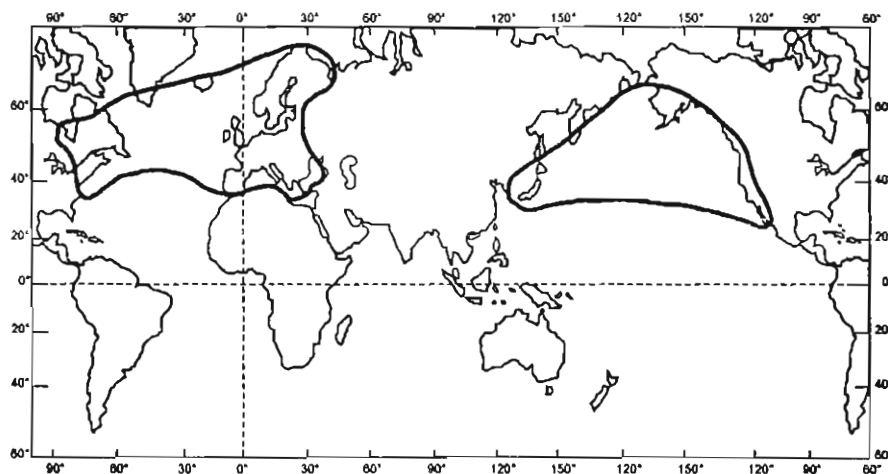


Figura 1. Distribución mundial de *Zostera marina* L. (tomada de Mcroy y Mcmillan, 1977)

Por otro lado, La Bahía de San Quintín es una laguna costera localizada al oeste de la costa de Baja California entre los $30^{\circ}29'$ – $31^{\circ}29'$ latitud Norte y $115^{\circ}57'$ – $116^{\circ}01'$ longitud Oeste. El área de muestreo es una área rectangular de aproximadamente 200 metros de largo por 30 metro de ancho (Figura 2).

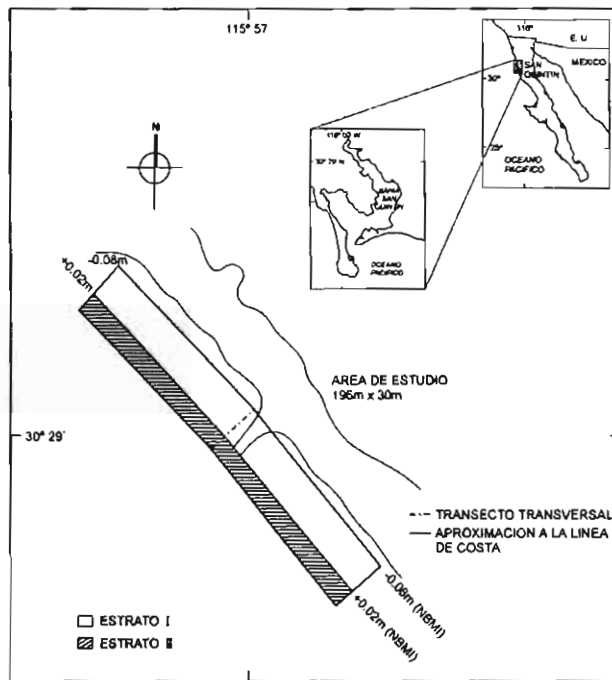


Figura 2. Área de estudio en bahía de San Quintín

El Estero de Punta Banda se localiza en el noroeste del estado de Baja California. Al sudoeste de la Bahía de Todos Santos, y aproximadamente a 13 Km. al sur de la Ciudad de Ensenada. Entre los $31^{\circ}42' - 31^{\circ}47'$ de Latitud Norte y los $116^{\circ}37' - 116^{\circ}40'$ de longitud Oeste (figura 3).

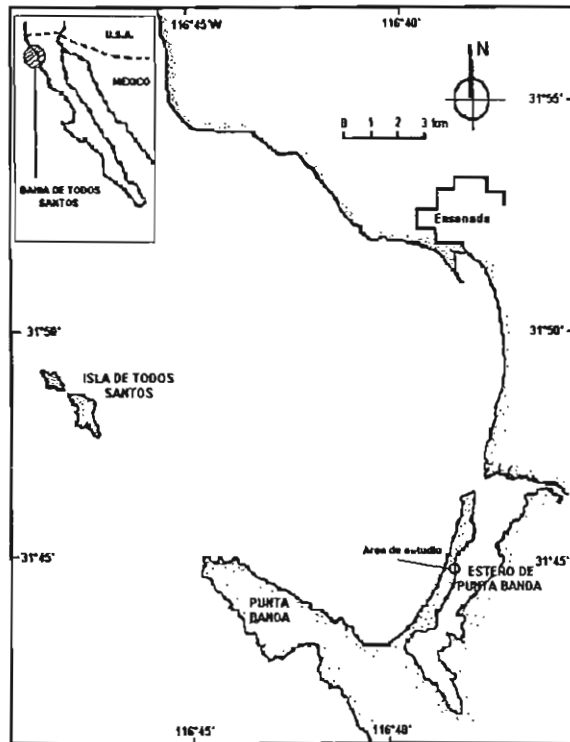


Figure 3. Área de estudio en Punta Banda Baja California

Este cuerpo de agua tiene una forma de L con una pequeña porción de 3 km de tierra y un canal de 7.5 km de largo que se abre a la Bahía de Todos Santos. Las aguas del estero influyen un área de aproximadamente 6 km de la boca hacia mar adentro. La máxima profundidad del estero es de 12.4 metros (Bajamar Media Inferior (BMI)). En el canal principal la profundidad aumenta de 1 a 6 m conforme se avanza hacia el sur, mientras que en el brazo corto de la laguna la profundidad no es mayor de 1 m. El ancho promedio del estero es de 800

m (y varía entre 345 en bajamar media inferior y 1100 m en bajamar media superior). El área total es 16.4 km² de los cuales sólo 4.6 km² del estero son navegables y el resto 11.8 km² le corresponden marismas y bajos lodosos.

En noviembre de 1983, la construcción de la primera parte de una planta ensambladora de soportes de plataformas petroleras se empezó a construir en el estero de Punta Banda. El área construida inicialmente fue de 0.45km² esta área estaba delimitada por un dique. Además, se pretendía dragar la entrada al mar y construir una segunda parte la cual cubriría otros 0.40 km² y desviaría tremendamente la circulación natural del estero.

La respuesta de la vegetación de las marismas a la supresión de la marea dentro del dique fue la desaparición de *Spartina foliosa* Trin., así como especies anuales y de vida corta (Ibarra-Obando y Escofet 1987). Aún cuando la segunda parte de la construcción no se concluyó, el dique permanece como vía de acceso rápida al complejo turístico "Baja Beach and tenis club" y no se ha estudiado el efecto a largo plazo que ocasiona la desviación de la circulación principal del canal por la construcción de dicho dique en la modificación al régimen de mareas y a la topografía, las cuales a la vez son las bases estructurales para el funcionamiento de las marismas y los bajos lodosos así como de la supervivencia de las especies que conforman el ecosistema (Ibarra-Obando y Escoffer 1987).

Aún cuando el estero de Punta Banda fue declarado Zona de reserva ecológica en 1996, no han sido llevados a cabo estudios de impacto ecológico ocasionados por el complejo turístico así como la construcción del dique. Durante 1996 y 1997 se realizaron varias salidas de campo durante las mareas más bajas para localizar y estimar los tamaños de las praderas o parches de pastos marinos en el estero. Durante estas salidas, sólo se encontraron pequeños manchones de pastos, por lo que se tomó como área de muestreo los sitios con mas población.

Las características que serán estudiadas y modeladas en el presente trabajo están claramente descritas en los objetivos específicos propuestos.

4. Materiales y Métodos.

Para cumplir con los objetivos específicos 1 y 2 y dilucidar la existencia de una posible relación entre la biomasa e Índice de Área Foliar (I.A.F) y biomasa y densidad de tallos de *Z. marina* se utilizaron datos obtenidos en un muestreo anual previo (noviembre de 1992 a diciembre de 1993) en la bahía de San Quintín. En dicha pradera se obtuvieron mensualmente mediante un muestreo aleatorio-sistemático todo el contenido de 16 cuadrantes de 20x20 cm². El muestreo fue aleatorio sistemático con el objeto de que toda el área estuviera representada en la muestra. Las muestras fueron puestas en bolsas de plástico y refrigeradas para ser trasladadas al laboratorio. Una vez en el laboratorio se enjuagaron con agua destilada se obtuvo el número de tallos por cuadrante, número de ramas laterales, número de hojas, largo, ancho y peso seco de cada hoja. Los datos fueron estandarizados a densidad por metro cuadrado, biomasa por metro cuadrado y I.A.F por metro cuadrado. Para la obtención de I.A.F se utilizó un total de 9,000 hojas completas durante el periodo anual de muestreo.

Por otro lado, en el estero de Punta Banda (área II), se tomaron mensualmente muestras de cinco cuadrantes de 20x20 cm² de *Z. marina*, de un transecto previamente trazado de aproximadamente 90 m y a un nivel de marea 0.35 m BMI. De la misma manera que para la zona de San Quintín, las muestras fueron puestas en bolsas de plástico y refrigeradas para ser trasladadas al laboratorio. Una vez en el laboratorio se enjuagaron con agua destilada, se obtuvo el número de tallos por cuadrante, número de ramas laterales, número de hojas, largo de cada hoja, ancho de cada hoja y peso seco. La razón por la cual se tomaron solamente cinco

muestras mensuales se basa en el hecho de que consideramos que este estero se encuentra en recuperación de una perturbación y por lo tanto los muestreos se deben realizar de la manera más conservadora posible.

Los datos obtenidos en ambas áreas fueron procesados por el programa STATISCA 2000. Los modelos ajustados se realizaron mediante el método de Maquard de mínimos cuadrados (Press *et al.* 1986). La normalidad de los datos se realizó mediante una prueba Ji-cuadrada, La homogeneidad de varianzas fue probada mediante una prueba F de Fisher y una prueba de Brattlet para el caso múltiple. Las pruebas a posteriori paramétricas se realizaron mediante una prueba de Tukey. Cuando los datos no cumplieron con los supuestos para un análisis paramétrico, como normalidad y homogeneidad de varianzas, se realizaron métodos no paramétricos (Mann-Whitney, Kruskal-Wallis y Namenyi) para las comparaciones requeridas.

Los muestreos para el cumplimiento de los objetivos específicos 3-5 se realizaron en el estero de Punta Banda descrito anteriormente y de la siguiente manera:

Para dilucidar la posible existencia de crecimiento diferencial en tallos de *Z. marina*, se trazó un transecto paralelo a la línea de costa de 100 m en el cual se colectaron aleatoriamente 24 tallos, los cuales fueron marcados con una regla calibrada con varias mediciones espaciadas a diferentes distancias a lo largo de la hoja y empezando en la lígula del conjunto de hojas. Esto fue posible gracias a que las hojas de *Z. marina* presentan forma de "listón" (figura 4). También se registró el número de hojas presentes de cada tallo al tiempo de marcado. Estos tallos marcados fueron recuperados cada 15 días y se marcaba un nuevo conjunto de tallos.

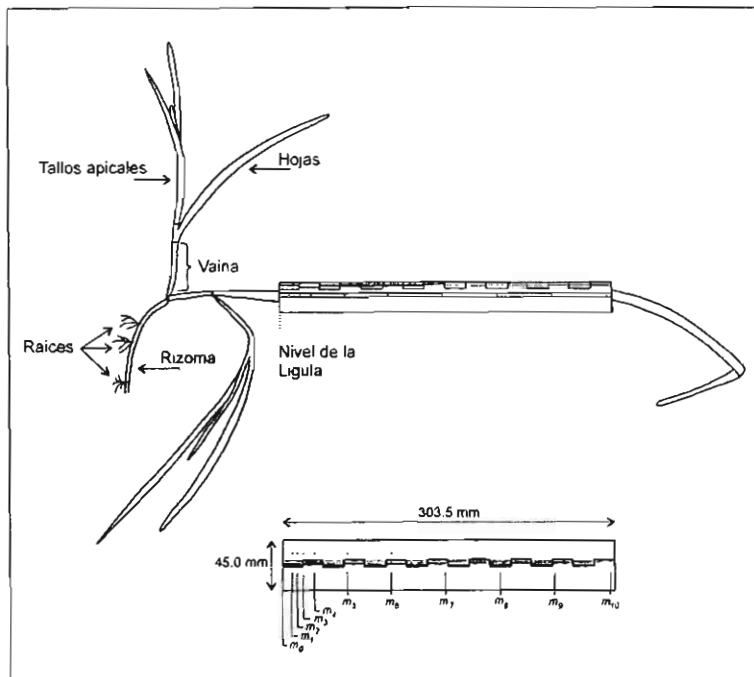


Figura 4. Morfología de *Zosteria marina* y método de marcado de tallos apicales utilizando reglilla calibrada, cuya calibración se describe en la Tabla 2.

Los tallos recuperados se trasladaron en hieleras al laboratorio de CICESE. Una vez en el laboratorio las muestras se lavaron cuidadosamente con agua destilada y se hicieron mediciones de largo, ancho, peso seco así como del crecimiento entre cada punto marcado, registrándose de tal manera que el crecimiento de la lígula a la marca inicial m_0 (en la lígula) se denotó como crecimiento nuevo o C_0 , el crecimiento entre la marca m_0 y m_1 se denotó como C_1 y así sucesivamente (Tabla 2).

Marcas	Distancias	crecimiento
$L=m_0$	0	C_1
$m_0 - m_1$	10 mm	C_2
$m_1 - m_2$	5 mm	C_3
$m_2 - m_3$	5 mm	C_4
$m_3 - m_4$	10 mm	C_5
$m_4 - m_5$	30 mm	C_6
$m_5 - m_6$	40 mm	C_7
$m_6 - m_7$	50 mm	C_8
$m_7 - m_8$	50 mm	C_9
$m_8 - m_9$	50 mm	C_{10}
$m_9 - m_{10}$	50 mm	C_{11}

Tabla 2. Representación del registro de crecimiento diferencial en hojas de *Zostera marina* en el estero de Punta Banda utilizando la reglilla calibrada. C_0 representa crecimiento nuevo esto es, hojas nuevas no marcadas

El número de tallos a ser muestreados para medir crecimiento diferencial fue definido después de un muestreo preliminar en donde se calculó el tamaño mínimo de muestra con un nivel de confianza de 0.95.

Los muestreos preliminares fueron llevados a cabo durante los meses de febrero y marzo y el muestreo definitivo se realizó de abril de 1998 a mayo de 1999. Los análisis estadísticos y los ajustes a los modelos matemáticos propuestos se realizaron con el programa STATISTICA 2000.

Una técnica modificada al método de Brouns (1987) fue utilizada para poder hacer estudios comparativos del intervalo de plastocrono. Lo anterior fue debido al hecho de que las hojas nuevas de los tallos de *Z. marina* son en ocasiones demasiado pequeñas (hasta de 10mm) lo cual nos impediría un monitoreo de estas. Además, las condiciones generales de la laguna como

turbiedad del agua, tipo de sedimento y mareas bajas nocturnas no nos permiten un muestreo por cuadrantes como lo recomienda el autor. Por lo anterior, en el estero de Punta Banda, se llevaron a cabo dos muestreos intensivos en tallos de *Z. marina* durante dos ciclos lunares completos. Uno representativo de la estación verano-otoño (octubre), y otro de la estación invierno-primavera (marzo). En ambos muestreos, se determinaron 4 intervalos de conteo diferentes, el primero con intervalos de tiempo de cada 3 días, el segundo de cada 5 días, el tercero de cada 10 días y el cuarto de cada 15 días. En cada experimento se marcaron 25 tallos, por lo que se monitorearon 100 tallos en un lapso de 28 días. Este sistema representa una modificación al método de Brouns (1985) el cual robustece el tamaño de muestra. Cada tallo se marcó en la lígula con una aguja hipodérmica de 21G (.80 mm) esto para poder reconocer las hojas nuevas de las ya presentes. En cada uno de los intervalos de tiempo antes mencionados, se registró el número de hojas presentes y el número de hojas nuevas para poder obtener el I.P. utilizando la ecuación (1.2.6.2). Terminado el muestreo se procedió a obtener un I.P. promedio para cada intervalo de tiempo de conteo y se realizaron análisis estadísticos para verificar la existencia de diferencias significativas entre los plastocronos y así obtener un plastocrono representativo de cada estación. Se realizaron análisis estadísticos no paramétricos (Kruskal-Wallis y Mann-Whitney) para probar diferencias entre Intervalos de Plastocrono dentro de cada fecha muestro y entre las dos fechas de muestreo.

Para realizar el estudio demográfico, se siguió la siguiente metodología de campo. Se realizaron muestreos quincenales en una área de 100m^2 en cada uno de los muestreos, se marcaron 20 rizomas o parte del rizoma hasta donde podíamos seguirlo, marcando cada tallo del rizoma a nivel de la lígula para medir su crecimiento. Además se contaba el número de

tallos marcados en cada rizoma con el objeto de conocer pérdidas y nacimientos. A la siguiente quincena se recuperaban los tallos marcados y se marcaba un nuevo conjunto de éstos. Una vez en el laboratorio se realizaron conteo del número de hojas, mediciones del largo y ancho de éstas, así como peso seco y crecimiento neto de cada hoja. También se contaba el número de internodos, longitud y peso seco de internodos, número de cicatrices que deja cada tallo, número de tallos con flores, número de hojas presentes en cada tallo y número de hojas nuevas. Las vainas de cada tallo se abrieron con un bisturí y se analizaron las hojas dentro de la vaina registrando su número, largo, ancho y peso seco. Esto con el propósito de incorporar al análisis de la dinámica de crecimiento las hojas que están ya presentes en la planta antes de salir de la vaina. También se contó el número de ramas laterales y número de tallos nuevos. Se realizaron estimaciones de la edad del rizoma y edad de los tallos utilizando el intervalo de plastocrono y el método de reconstrucción de Duarte *et al.* (1994). Además se realizó paralelamente un estudio de densidad por unidad de área en el cual se obtuvieron muestras mensuales de cinco cuadrantes de 20x20 cm². En el laboratorio se contó el número de tallos por cuadrante, número de hojas por cuadrante, número de vainas por cuadrante y se obtuvieron estimaciones de biomasa aérea y subterránea por unidad de área. Durante la mayor parte del estudio 1999-2000 se tomaron datos de variables abióticas como temperatura y luminosidad en aire y agua, nutrientes (nitratos y fosfatos) en la columna de agua y sedimento y salinidad. Las temperaturas y radiaciones tanto en el aire y en la columna de agua fueron registradas mediante un Li-cor 1400 data logger. Las concentraciones de nitratos y fosfatos fueron obtenidas mediante la técnica general de análisis de inyección de flujo (AIF) en el Laboratorio analítico MSI en el Instituto de Ciencias Marinas de la Universidad de California

en Santa Bárbara, California, Estados Unidos. La salinidad fue registrada mediante un refractómetro de campo marca Leica.

5. Resultados

5.1 Resultados de la hipótesis alométrica de crecimiento foliar de tallos de *Zostera marina*.

5.1.1 Biomasa e Índice a Área Foliar.

Resultados Teóricos

Denotemos a $w(\Omega)$ la biomasa aérea y a $L_{af}(\Omega)$ y el Índice de Área Foliar correspondiente para *Zostera marina* en una unidad de área dada Ω . Siguiendo las suposiciones de lineridad entre esta dos variables descritas por Wium, Andersen y Borum (1980); Poumian-Tapia (1986, 1995) y Aioi (1980, 1993), deberíamos tener

$$w(\Omega) = cL_{af}(\Omega), \quad (5.1.1)$$

donde c es un factor de escala constante. Denotemos además, el peso seco y el área de una hoja individual como w_i y a_i , respectivamente, y supongamos que en Ω , colectamos un número $N(\Omega)$ de hojas individuales. Entonces,

$$w(\Omega) = \sum_{i=1}^{N(\Omega)} w_i, \quad (5.1.2)$$

y

$$L_{af}(\Omega) = \sum_{i=1}^{N(\Omega)} a_i. \quad (5.1.3)$$

Las ecuaciones (5.1.2) y (5.1.3) implican que la ecuación (5.1.1) es cierta. Esto significa que la siguiente ecuación se cumple para $1 \leq i \leq N(\Omega)$.

$$w_i = ca_i. \quad (5.1.4)$$

En otras palabras, si suponemos que existe una relación lineal entre el peso seco de una hoja individual y su respectiva área, entonces debe de existir una relación lineal entre la biomasa y el I.A.F para una unidad de área dada. Las ecuaciones (5.1.2) y (5.1.3) implicarían también que para $1 \leq i \leq N(\Omega)$ siempre que se asuma a una relación lineal entre w_i y a_i , entonces la ecuación (5.1.1) no puede ser formalmente justificada.

Por otra parte, Duarte (1991) demuestra que existe una relación alométrica entre los tamaños de las partes de muchos pastos marinos. Más aún, Hamburg y Hommann (1986) y Solana *et al.* (1991, 1998) demuestran que existe una relación alométrica entre el peso seco de una hoja dada con respecto a su largo y ancho.

Esto es, para $1 \leq i \leq N(\Omega)$ tenemos que:

$$w_i = c l_i^\alpha h_i^\beta, \quad (5.1.5)$$

donde l_i y h_i denotan respectivamente el largo y ancho de la hoja y α y β son los parámetros a ajustar. Esta última ecuación implica que la derivación de w a partir de $L_{af}(\Omega)$ y vice-versa utilizando la ecuación (5.1.1) no tiene sentido.

Para poder derivar una ecuación que le de sentido a la relación que existe entre el peso seco en términos del Índice de Área Foliar reescribiremos la ecuación (5.1.5) de la siguiente manera.

$$w_i = c(l_i h_i) l_i^b h_i^d \quad (5.1.6)$$

donde $b=\alpha-1$ y $d=\beta-1$ son constantes. Solana *et al.* (1998) demostraron que la ecuación (5.1.5) puede ser formalmente derivada de la relación alométrica

$$\frac{dl_i}{l_i} = \frac{dh_i}{ph_i} = \frac{dw_i}{kw_i} \quad (5.1.7)$$

donde p y k son constantes positivas. Más aún, los autores demostraron que utilizando la relación alométrica descrita por la ecuación (5.1.6) se puede encontrar una relación que exprese el ancho de la hoja h_i como una potencia del largo l_i de esta. Si hacemos esto, la ecuación (5.1.6) se convierte en:

$$w_i = c a_i l_i^q, \quad (5.1.8)$$

donde q es una constante. Como l_i siempre es positiva, utilizando el logaritmo natural la ecuación (5.1.8) puede ser expresada de manera equivalente como,

$$w_i = c a_i e^{q \ln(l_i)}. \quad (5.1.9)$$

Utilizando una expansión en series de la parte exponencial de (5.1.9) tenemos,

$$w_i = c a_i + E(c, q, a_i, \ln(l_i)) \quad (5.1.10)$$

donde

$$E(c, q, a_i, \ln(l_i)) = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{c a_i (q \ln(l_i))^{k+1}}{(k+1)!} \quad (5.1.11)$$

Sumando todos los pesos secos y áreas de las hojas en Ω de la ecuación (5.1.10) tenemos

$$\sum_{i=1}^{N(\Omega)} w_i = c \sum_{i=1}^{N(\Omega)} a_i + \sum_{i=1}^{N(\Omega)} E(c, q, a_i, \ln(l_i)) \quad (5.1.12)$$

Finalmente de esta ultima ecuación podemos escribir,

$$w(\Omega) = c L_w(\Omega) + Q(c, q, a_i, \ln(l_i)) \quad (5.1.13)$$

donde de acuerdo con (5.1.12) debemos tener,

$$Q(c, q, a_i, \ln(l_i)) = \sum_{i=1}^{N(\Omega)} E(c, q, a_i, \ln(l_i)) \quad (5.1.14)$$

La ecuación (5.1.13) expresa la biomasa aérea en Ω como una función del Índice de Área foliar correspondiente, el factor de escala c y la expresión no lineal. Puesto que para una hoja típica de *Zostera marina* $\ln(l_i)$ es acotada y el parámetro q es menor que uno, el primer término de la parte derecha de la ecuación (5.1.13) (cf. Ec. (1)) se convierte en la parte dominante de dicha ecuación. Sin embargo, como será demostrado en la siguiente sección, son suficientes solamente los primeros términos de la expansión en series de la ecuación (5.1.14) para hacer los valores de $w(\Omega)$ diferentes de los obtenidos utilizando la ecuación (5.1.1).

Resultados estadísticos.

El ajuste de la ecuación (5.1.4) aún cuando obtenemos un coeficiente de determinación alto ($R^2 = 86\%$, $p < 0.005$) no puede ser aplicado legítimamente a nuestros datos. Un análisis de residuales demuestra la falta de aleatoriedad y homocedasticidad (igualdad de varianzas en los residuales). Una prueba F demostró la falta de homocedasticidad en los residuales ($p < 0.05$) (Figura 5) por lo tanto el uso de la ecuación (5.1.4) para describir la relación entre biomasa y área por hoja no es apropiada. Con un análisis de residuales como el anterior, se demostró que la heterocedasticidad es transferida al ajuste de la ecuación (5.1.1), aun cuando el coeficiente de determinación aumenta (96% $p < 0.05$).

Para el ajuste de la ecuación (5.1.1), además de un mejor coeficiente de determinación observamos una aparente mejoría en el comportamiento de los residuales (Figura 6).

Este mejoramiento podría ser explicado por el hecho de que de acuerdo con el teorema del límite central (Ross 1976), el proceso de normalización que establece la ecuación (5.1.1) como consecuencia lógica de la ecuación (5.1.4) debe producir una gran mejoría con respecto a las características estadísticas del modelo (5.1.4). Sin embargo, una inspección exhaustiva de los residuales nos mostraron que el 70% de estos se encuentran en la parte negativa de la gráfica mientras que solo el 30% de estos se encuentran en la parte positiva, de donde mediante una prueba F de Fisher demostró diferencias significativas en las varianzas de ambos grupos (prueba F con $p < 0.05$). Finalmente, una prueba de Durbin-Watson con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$ demostró falta de aleatoriedad en los residuales debida a la naturaleza heteroscedástica del área de la hoja.

El uso de la ecuación (5.1.5) resuelve el problema de la heterocedasticidad implicada por el ajuste al modelo lineal. La figura 7 representa los residuales del ajuste del modelo (5.1.5) con los primeros tres términos de la serie que define $Q(c, q, a, \ln(l,))$. (ver ecuación (5.1.11) y (5.1.14)). El coeficiente de determinación en este ajuste es de $R^2 = 98\%$, $p = 0.005$. Además, el análisis de residuales correspondiente nos muestra completa homocedasticidad (Prueba F con $p > 0.05$) aleatoriedad y distribución normal de los residuales (Durbin-Watson, $p > 0.05$).

Podemos observar en las gráficas 5, 6 y 7, una aglomeración de residuales cerca del origen. Esto se debe, a que el largo y ancho de algunas hojas (y por lo tanto área y peso seco) es muy pequeño en comparación con las otras hojas. Por ejemplo, podemos tener hojas nuevas de 10 mm de largo y 1 mm de ancho contra la siguiente mas corta de 300 mm de largo por 3 mm de ancho. Sin embargo, se observa que este efecto también disminuye cuando ajustamos el modelo descrito por la ecuación (5.1.5).

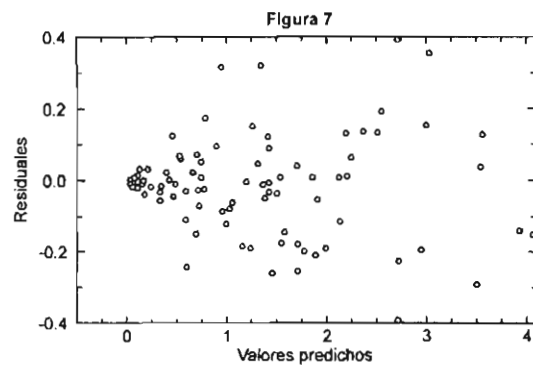
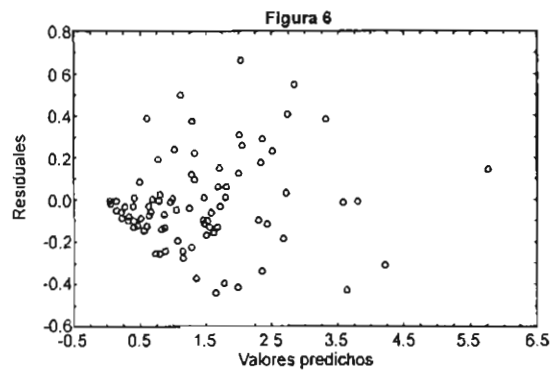
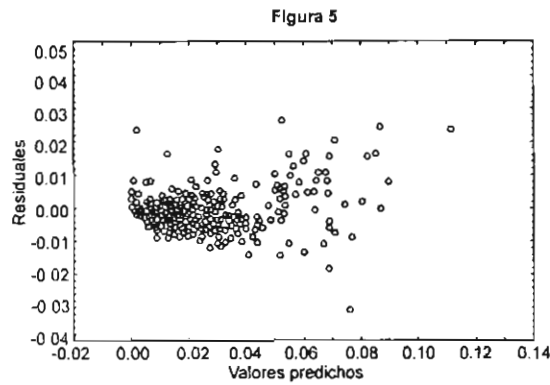


Figura 5. Gráfica de residuales del ajuste de la ecuación (5.1.4) ($R^2=0.86$), la falta de aleatoriedad y heterocedasticidad en la distribución de residuales es evidente. Figura 6. Se observa una aparente mejoría de los residuales y de R^2 (0.96), del ajuste de la ecuación (5.1.1) sin embargo, una prueba F para los residuales los revela ambas falta de constancia en las varianzas y de aleatoriedad. Figura 7. Residuales del ajuste de la ecuación (5.1.13) además de obtener una mejor R^2 (0.98) la distribución de es completamente aleatoria y el prototipo de heterocedasticidad es casi nulo. Estos dos características fueron rigurosamente demostradas median una prueba F y el estadístico de Durbin-Watson con $\alpha=0.05$

El análisis de residuales de los ajustes de los modelos (5.1.1), (5.1.4) y (5.1.5) nos ha demostrado lo siguiente: la relación lineal entre el peso seco de una hoja y su área como lo muestra la ecuación (5.1.4) es ilegítimo. El análisis de residuales demuestra también que el modelo alométrico descrito en la ecuación (5.1.6) define la relación escalar correcta entre biomasa y área de *Zostera marina*. El proceso de normalización que conduce a la ecuación (5.1.1) suponiendo que la ecuación (5.1.4) se cumple, también violó la suposición de homocedasticidad para una regresión lineal aun cuando parece haber mejorado en la obtención de los parámetros estadísticos.

La aparente consistencia de la ecuación (5.1.1) puede ser explicada fácilmente por el hecho de que los parámetros alométricos c y q encontrados al ajustar la ecuación (5.1.8) son menores que uno, (0.000005 y 0.13 respectivamente), los términos de orden mayor en la expansión en series de $Q(c, q, a, \ln(l_i))$ (c.f. ecuación (5.1.11) y (5.1.14)) son insignificantes puesto que están expresados mediante potencias y productos de estos parámetros. Esto, hace la parte lineal de la ecuación (5.1.13) el término dominante, sin embargo el uso de este término por si solo como descriptor de la relación I.A.F y biomasa es ambigua. Nuestros resultados muestran que los primeros términos de $Q(c, q, a, \ln(l_i))$ son significativos y pueden mejorar las bondades del ajuste de la ecuación (5.1.13) con respecto a la ecuación (5.1.1) y por lo tanto, mejoran también las bondades de los parámetros estimados así como las predicciones que del modelo se hagan. Por ejemplo, podemos observar que el uso de la ecuación (5.1.13) nos proporciona un mejor factor de escala c y por lo tanto reduce el sesgo en estimaciones de biomasa basados en estimaciones de índice de área foliar para *Zostera marina*. Mas aún, de acuerdo con los resultados de la tabla 3, podemos concluir que el factor de escala c obtenido mediante la regresión de la ecuación (5.1.13) reduce significativamente la incertidumbre en las estimaciones de biomasa basadas en estimaciones de I.A.F. para *Zostera marina* en nuestra área

de estudio, con respecto al uso de la regresión (5.1.1), ya que además de obtener un mayor coeficiente de determinación, el error estándar es significativamente menor.

Modelo	Factor de escala c	Error Std.
$w(\Omega) = cL_{\omega}(\Omega)$	2×10^{-5}	3.25×10^{-5}
$w(\Omega) = cL_{\omega}(\Omega) + Q(c, q, a_l, \ln(l_i))$	5×10^{-6}	1×10^{-5}

Tabla 3. Estimación del factor de escala c correspondiente a cada modelo ajustado con sus errores standard respectivos.

5.1.2 Tasas de crecimiento y producción mediante la utilización del modelo alométrico.

En esta sección introduciremos herramientas analíticas originales para estimaciones de tasas de longitud y producción de tallos de *Zostera marina*. Si a un tiempo t , $l(t)$ y $w(t)$ representan respectivamente la longitud y peso seco de una hoja de *Zostera marina* entonces siguiendo a Batschelet (1975) y Solana-Arellano *et al.* (1998) es fácil demostrar que tenemos la relación alométrica

$$w(t) = al(t)^b \quad (5.1.15)$$

donde a es una constante positiva.

Por otro lado, si una hoja de *Zostera marina* sobrevive a los efectos nocivos de fuerzas arrastre o pastoreo, su crecimiento puede suceder en un determinado lapso de tiempo. Por lo tanto, un paradigma razonable sería suponer que su crecimiento ocurre continuamente a través del tiempo y que existe un máximo asintótico longitudinal l_{∞} . Dicha longitud máxima se alcanza en el límite cuando el tiempo tiende a infinito. Esta es una suposición estándar en modelos de crecimiento, Seber y Wild (1988), Esta suposición puede ser empíricamente validada. Utilizando este marco conceptual, podemos suponer que $l(t)$ puede ser modelada a través de la forma generalizada de la ecuación de crecimiento monomolecular (Solana *et al.* 1997),

$$\frac{dl}{dt} = r(t)(l_{\infty} - l(t)), \quad (5.1.16)$$

donde la función de escala $r(t)$ puede ser considerada como un factor ambiental.

La combinación de las suposiciones que sostienen el modelo alométrico (5.1.15) y el modelo de crecimiento de la ecuación (5.1.16) nos conduce a desarrollar métodos teóricos dirigidos a la estimación de las tasas de crecimiento y producción. Las incertidumbres

asociadas a las estimaciones de estas tasas, pueden ser obtenidas como consecuencia lógica de las suposiciones invocadas. Mas aún, en el caso de las tasas de producción estas herramientas analíticas son los métodos de estimación disponibles.

Notación y resultados generales usados en las derivaciones teóricas.

Sea $X_j(t_i)$ un número aleatorio que representa el valor j -ésimo de un conjunto $N(t_i)$ de mediciones tomadas a un tiempo t_i , ie., $j = 1, \dots, N(t_i)$ con $t_i \leq t_i \leq t_F$. El valor esperado de $X_j(t_i)$ será denotado mediante el símbolo $\alpha_x(t_i)$ y su varianza mediante $\beta_x^2(t_i)$. El símbolo $\alpha_x(t_i)$ representa el valor esperado de la tasa media de cambio $X_j(t_i)$ medida sobre el intervalo de tiempo $t_i \leq t_i \leq t_F$ y su varianza asociada se denotará $\beta_x^2(t_i)$. Denotaremos las medias muestrales asociadas a los parámetros poblacionales mediante una barra arriba del símbolo.

Supongamos también que la variable aleatoria $X_j(t_i)$ para $j = 1, \dots, N(t_i)$, $t_i \leq t_i \leq t_F$ tiene una distribución normal con parámetros $\alpha_x(t_i)$ y $\beta_x^2(t_i)$. Entonces, la variable $Y_j(t_i) = \exp(X_j(t_i))$ tiene distribución lognormal con estos parámetros. Siguiendo el teorema (2.1) en in Aitchison y Brown (1957), para $a > 0$, la variable aleatoria

$$Z_j(t_i) = aY_j(t_i)^b, \quad (5.1.17)$$

tiene también una distribución lognormal. Siguiendo la ecuaciones (2.7) y (2.8) en Aitchison y Brown (1957.) es fácil demostrar que para $Z_j(t_i)$ dada en la ecuación (5.1.17) tenemos la relación,

$$\alpha_z(t_i) = a \left(\frac{\alpha_y(t_i)^2}{\sqrt{\beta_y^2(t_i) + \alpha_y(t_i)^2}} \right)^b \left(\frac{\beta_y^2(t_i)}{\alpha_y(t_i)^2} + 1 \right)^{\frac{b^2}{2}} \quad (5.1.18)$$

$$\beta_z^2(t_i) = a^2 \left(\frac{\alpha_y(t_i)^2}{\sqrt{\beta_y^2(t_i) + \alpha_y(t_i)^2}} \right)^{2b} \left(\frac{\beta_y^2(t_i)}{\alpha_y(t_i)^2} + 1 \right)^{b^2} \left(\left(\frac{\beta_y^2(t_i)}{\alpha_y(t_i)^2} + 1 \right)^{\frac{b^2}{2}} - 1 \right). \quad (5.1.19)$$

Mas aun, se sigue de la discusión en la sección (2.7) Aitchison y Brown (1957) que siempre que c y d sean constantes positivas y $Y_j(t_i)$ tenga una distribución lognormal para $j = 1, \dots, N(t_i)$, $t_i \leq t_i \leq t_F$, entonces la variable aleatoria,

$$U_j(t_i) = c + dY_j(t_i) \quad (5.1.20)$$

tiene también una distribución lognormal.

Método de estimación analítica para la tasa de crecimiento.

Sea $N(t_i)$ el número de hojas de *Zostera marina* en un tallo muestreado al tiempo t_i con $t_i \leq t_i \leq t_F$. Para $j = 1, \dots, N(t_i)$ sea $l_j(t_i)$ la longitud y $w_j(t_i)$ el peso seco de la j -ésima hoja en la muestra. Similarmente, el símbolo $\Delta l_j(t_i)$ denotará el incremento en longitud

de la hoja, $\Delta w_j(t_i)$ representa el incremento correspondiente en peso seco ($w_j(t_{i+1}) - w_j(t_i)$) y Δt_i el incremento en el tiempo ($t_{i+1} - t_i$).

Supongamos que $l_j(t_i)$ satisface el modelo de la ecuación (5.1.16). Entonces integración directa produce la tasa promedio de crecimiento,

$$\frac{\Delta l_j(t_i)}{\Delta t_i} = \frac{(l_\infty - l_j(t_i))}{\Delta t_i} \left(1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s) ds} \right). \quad (5.1.21)$$

Tomando la esperanza matemática de ambos lados a la ecuación anterior nos provee de una procedimiento de estimación del valor esperado de tasa media de longitud $\alpha_n(t_i)$ sobre el intervalo de tiempo, $t_i < t < t_{i+1}$. Esta será expresada en términos del valor esperado de la longitud de una hoja $\alpha_i(t_i)$ al tiempo t_i , y de la función de escala and $r(t)$, entonces tenemos,

$$\alpha_n(t_i) = \frac{(l_\infty - \alpha_i(t_i))}{\Delta t_i} \left(1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s) ds} \right). \quad (5.1.22)$$

La tasas muestrales correspondiente $\bar{\alpha}_n(t_i)$ son obtenidas sustituyendo l_∞ , $\alpha_i(t_i)$ y las estimaciones de $r(t)$ producidas por los datos tomados en campo. Esto se denotará mediante el símbolo $r_e(t)$.

Las estimaciones muestrales $\bar{\alpha}_i(t_i)$ se siguen de los promedios de longitud de hojas los cuales son obtenidos directamente de los datos. Por lo tanto, para obtener las estimaciones muestrales $\bar{\alpha}_n(t_i)$ para $\alpha_n(t_i)$, necesitamos una representación del factor de escala $r_e(t)$. Este puede ser identificado mediante procedimientos de regresión. Para lograr lo anterior, notemos que integración de la ecuación (5.1.16) en el intervalo $t_i < t < t_{i+1}$ da como resultado

$$l_j(t_i) = l_\infty - (l_\infty - l_j(t_{i,i}))e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s)ds} \quad (5.1.23)$$

donde $l_j(t_{i,j})$ representa la longitud que la j -ésima hoja en la muestra tomada a un t_i tenía a un tiempo inicial t_i . Obteniendo una ecuación equivalente al (5.1.23) para $l_j(t_{i+1,j})$, entonces la esperanza matemática y algunos pasos algebraicos básicos (ver apéndice I) nos produce,

$$\alpha_j(t_{i+1,j}) = l_\infty - s(t_i)(l_\infty - \alpha_j(t_{i,j}))e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1,j}} r(s)ds}, \quad (5.1.24)$$

$\alpha_j(t_{i,j})$ representa el valor esperado de la variable aleatoria $l_j(t_{i,j})$ do

$$s(t_i) = \frac{l_\infty - \alpha_j(t_{i+1,j})}{l_\infty - \alpha_j(t_{i,j})}.$$

Podemos suponer (Solana-Arellano *et al.* 1998) que la influencia estacional en el crecimiento de hojas induce a un comportamiento periódico para las funciones $s(t)$ y $r(t)$. Entonces, siguiendo a Batschelet (1975) y Charles-Edwards *et al.* (1986) estas funciones pueden ser aproximadas mediante polinomios trigonométricos (ver ecuación (5.9.10) en Batschelet (1975). Particularmente, $r(t)$ se supondrá tener la siguiente forma,

$$r(t) = a_{r0} + \sum_{k=1}^m a_{rk} \cos(c_r t) + b_{rk} \sin(c_r t), \quad (5.1.25)$$

donde $a_{r0}, \dots, a_{rm}$ y c_r son parámetros y m , es el orden del polinomio trigonométrico utilizado. Supongamos también que $s(t)$ admite una forma equivalente a la de la ecuación (5.1.25). El siguiente paso será reemplazar los polinomios trigonométricos ajustados para $r(t)$, y $s(t)$ en la ecuación (5.1.24). Entonces, utilizamos el promedio de longitud disponible de los datos $\bar{\alpha}_j(t_i)$ así como los procedimientos de regresión no-lineal para producir una representación estimada de $r_e(t)$ para $r(t)$ (ver Apéndice I).

Método de estimación de tasa de producción de hojas.

La tasa promedio de producción de hojas sobre ser obtenida directamente usando la ecuación (5.1.15) dado que

$$\frac{\Delta w_j(t_i)}{\Delta t_i} = \frac{a(l_j(t_{i+1}))^b - a(l_j(t_i))^b}{\Delta t_i}. \quad (5.1.26)$$

Equivalentemente, expresando $l_j(t_{i+1})$ en términos de $l_j(t_i)$ usando la ecuación (5.1.21)

Tenemos,

$$\frac{\Delta w_j(t_i)}{\Delta t_i} = \frac{\Theta_j(t_i) - \Phi_j(t_i)}{\Delta t_i}, \quad (5.1.27)$$

donde

$$\Theta_j(t_i) = a(p(t_i) + q(t_i)l_j(t_i))^b \text{ y } \Phi_j(t_i) = al_j(t_i)^b$$

con

$$p(t_i) = l_\infty \left(1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s) ds} \right) \text{ y } q(t_i) = e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s) ds}.$$

Puesto que para $t_i < t < t_{i+1}$, $p(t_i)$ y $q(t_i)$ siempre son positivas, entonces siempre que $l_j(t_i)$ tenga distribución lognormal se aplica el resultado de la ecuación (5.1.20). Entonces las ecuaciones (5.1.18), (5.1.19) and (5.1.27) dan como resultado el valor esperado de la tasa de producción promedio $\alpha_{pw}(t_i)$ sobre el intervalo de tiempo $t_i < t < t_{i+1}$ de la forma,

$$\alpha_{rw}(t_i) = \frac{\alpha_{\Theta}(t_i) - \alpha_{\Phi}(t_i)}{\Delta t_i}, \quad (5.1.28)$$

donde las medias $\alpha_{\Theta}(t_i)$ y $\alpha_{\Phi}(t_i)$ están dadas por aplicación directa de la ecuación (5.1.18)

y son,

$$\alpha_{\Theta}(t_i) = a \left(\frac{(p(t_i) + q(t_i)\alpha_i(t_i))^2}{\sqrt{q^2(t_i)\beta_i^2(t_i) + (p(t_i) + q(t_i)\alpha_i(t_i))^2}} \right)^b \left(\frac{q^2(t_i)\beta_i^2(t_i)}{(p(t_i) + q(t_i)\alpha_i(t_i))^2} + 1 \right)^{\frac{b^2}{2}} \quad (5.1.29)$$

y

$$\alpha_{\Phi}(t_i) = \left(\frac{\alpha_i(t_i)^2}{\sqrt{\beta_i^2(t_i) + \alpha_i(t_i)^2}} \right)^b \left(\frac{\beta_i^2(t_i)}{\alpha_i(t_i)^2} + 1 \right)^{\frac{b^2}{2}}. \quad (5.1.30)$$

$I_{\infty}, r_e(t)$, $\bar{\alpha}_i(t_i)$ y $\bar{\beta}_i(t_i)$ determinarán las medias muestrales asociadas a las tasas promedio de peso seco $\bar{\alpha}_{rw}(t_i)$ usando las ecuaciones (5.1.28), (5.1.29) y (5.1.30)

Determinación de las varianzas de las estimaciones analíticas.

En este apartado, supondremos que para $t_i < t < t_F$, y $j = 1, \dots, N(t_i)$, las variables aleatorias son $I_j(t_i)$ están distribuidas lognormalmente. Entonces, directamente de la ecuación (5.1.21) obtenemos la varianza $\beta_{ri}^2(t_i)$ de la tasa de cambio individual promedio sobre el intervalo de tiempo $t_i < t < t_{i+1}$. Esto es,

$$\beta_{ri}^2(t_i) = \left(\frac{1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(x) dx}}{\Delta t_i} \right)^2 \beta_i^2(t_i). \quad (5.1.31)$$

De la ecuación (5.1.27) las varianzas correspondientes para las tasa de pesos seco están dadas por

$$\beta_{rw}^2(t_i) = \left(\frac{1}{\Delta t_i} \right)^2 \left[\beta_{\Theta}^2(t_i) + \beta_{\Phi}^2(t_i) - 2\alpha_{\Pi}(t_i) + 2\alpha_{\Phi}(t_i)\alpha_{\Theta}(t_i) \right]. \quad (5.1.32)$$

Donde $\alpha_{\Pi}(t_i)$ representa el valor esperado del producto de las $\Theta_j(t_i)$ y $\Phi_j(t_i)$ (cf. Ec.(5.1.27)). Las medias $\alpha_{\Theta}(t_i)$ y $\alpha_{\Phi}(t_i)$ ya han sido expresadas mediante las ecuaciones (5.1.29) y (5.1.30) respectivamente. Las varianzas $\beta_{\Theta}^2(t_i)$ y $\beta_{\Phi}^2(t_i)$ se siguen directamente de las ecuaciones (5.1.19) and (5.1.27) y son,

$$\beta_{\Theta}^2(t_i) = a^2 \left(\frac{(p(t_i) + q(t_i)\alpha_i(t_i))^2}{\sqrt{q^2(t_i)\beta_i^2(t_i) + (p(t_i) + q(t_i)\alpha_i(t_i))^2}} \right)^{2b} \left(\frac{q^2(t_i)\beta_i^2(t_i)}{(p(t_i) + q(t_i)\alpha_i(t_i))^2} + 1 \right)^{b'} \left(\left(\frac{q^2(t_i)\beta_i^2(t_i)}{(p(t_i) + q(t_i)\alpha_i(t_i))^2} + 1 \right)^{b'} - 1 \right) \quad (5.1.33)$$

$$\beta_{\Phi}^2(t_i) = a^2 \left(\frac{\alpha_i(t_i)^2}{\sqrt{\beta_i^2(t_i) + \alpha_i(t_i)^2}} \right)^{2b} \left(\frac{\beta_i^2(t_i)}{\alpha_i(t_i)^2} + 1 \right)^{b'} \left(\left(\frac{\beta_i^2(t_i)}{\alpha_i(t_i)^2} - 1 \right)^{b'} - 1 \right). \quad (5.1.34)$$

Finalmente, $\alpha_{\Pi}(t_i)$ puede ser obtenida completando los cuadrados seguida del uso de las ecuaciones (5.1.20) y (5.1.18) tomando la siguiente forma,

$$\alpha_{\Pi}(t_i) = a^2 \left[\frac{\alpha_i(t_i)^2}{\sqrt{\beta_i^2(t_i) + \alpha_i(t_i)^2}} \right]^b \left[\frac{\beta_i^2(t_i)}{\alpha_i(t_i)^2} + 1 \right]^{\frac{b'}{2}}, \quad (5.1.35)$$

con

$$\alpha_r(t_i) = q(t_i) \left[\frac{\left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \right)^2}{\beta_i^2(t_i) + \left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \right)^2} \right] \left[\frac{\beta_i^2(t_i)}{\left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \right)^2} + 1 \right] - \frac{p(t_i)^2}{4q(t_i)} \quad (5.1.36)$$

y

$$\beta_r^2(t_i) = q(t_i)^2 \left[\frac{\left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \right)^2}{\beta_i^2(t_i) + \left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \right)^2} \right] \left[\frac{\beta_i^2(t_i)}{\left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \right)^2} + 1 \right] \left[\left[\frac{\beta_i^2(t_i)}{\left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \right)^2} + 1 \right]^2 - 1 \right] \quad (5.1.37)$$

Los valores muestrales determinados $\bar{\beta}_r^2(t_i)$ and $\bar{\beta}_{rw}^2(t_i)$ para las ecuaciones (5.1.31) y (5.1.32) se obtienen sustituyendo $l_\infty, r_e(t)$, $\bar{\alpha}_i(t_i)$ y $\bar{\beta}_i^2(t_i)$ en las ecuaciones arriba señaladas.

Podemos resumir en pocos pasos, las estimaciones analíticas presentadas de la siguiente manera: El primer paso es concluido al corroborar que las longitudes de las hojas tienen distribución lognormal. Después, se produce un ajuste de la ecuación (5.1.15) con los datos disponibles de longitud de hoja y peso seco. Esto permite, identificar los parámetros alométricos a y b . De observaciones directas, se obtiene una estimación de la longitud máxima asintótica l_∞ . Supongamos que $s(t)$ y $r(t)$ pueden ser representadas por polinomios trigonométricos (cf. Ecuación (5.1.25)) y desarrollar el ajuste de la ecuación resultante (5.1.24) para los datos de longitud promedio $\bar{\alpha}_i(t_i)$. Esto nos proporcionará una forma $r_e(t)$ para $r(t)$. Usar $l_\infty, r_e(t)$ y los promedios de longitud de hojas $\bar{\alpha}_i(t_i)$ para producir valores muestrales de los lasas esperadas de las ecuaciones (5.1.22) y (5.1.28). Las varianzas asociadas

son dadas directamente por los procedimientos pertinentes definidos por las ecuaciones (5.1.31) y (5.1.32) respectivamente.

Para cada conjunto de datos mensuales se realiza una prueba Ji-cuadrada de bondad de ajuste al 0.95 nivel de confianza para corroborar la distribución lognormal en las longitudes de las hojas.

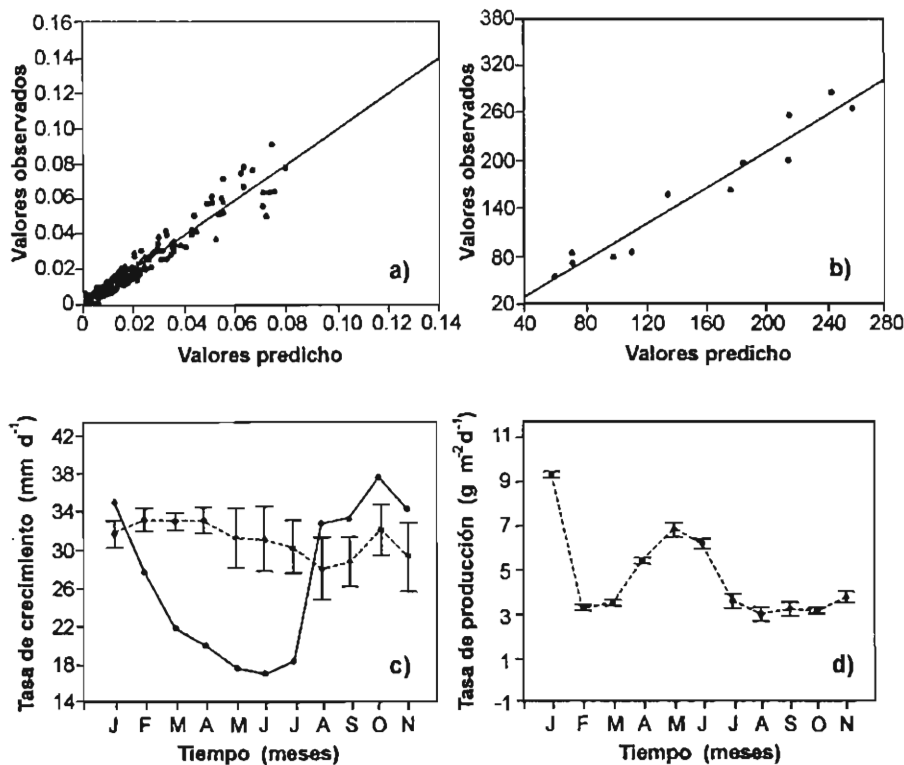


Figura 8. a) Valores predichos contra observados correspondientes al ajuste de la ecuación (5.1.15) ($R^2=0.87$, $p<0.05$). b) Gráfica correspondiente al ajuste de la ecuación (5.1.24) ($R^2=0.75$, $p=0.05$). Nuestros datos fueron utilizados para producir ambos ajustes. c) Comparación de tasas de crecimiento dadas por la ecuación (5.1.22) con tasas obtenidas directamente de los datos de Ibarra-Obando *et al* (1997) las líneas punteadas corresponden a nuestro estudio. d) Estimación de tasas de producción usando nuestros datos y la ecuación (5.1.28). En las gráficas c) y d) las barras verticales representan los errores estándar.

La Figure 8a nos muestra la gráfica correspondiente para el ajuste a la ecuación (5.1.15) con un coeficiente de determinación de 0.87 y un nivel $p < 0.05$. Expresando $r(t)$ y $s(t)$ como polinomios trigonométricos, la ecuación (5.1.24) fue ajustada a los datos. La longitud máxima observada de 1231 mm fue utilizada para representar l_{∞} . La figura 8b nos muestra los valores predichos contra observados de este ajuste ($R^2 = 0.75$, $p = 0.05$). La gráfica de la figura 8c, nos proporciona una comparación con mediciones directas de tasas de crecimiento reportadas en Ibarra-Obando *et al.* (1997) y las estimaciones hechas usando la ecuación (5.1.22) y nuestros datos. Finalmente la figura 8d muestra las tasas de producción para nuestros datos siguiendo la ecuación (5.1.28).

5.2 Resultados de la relación entre densidad y biomasa de tallos de *Zostera marina*.

Resultados Teóricos y estadísticos.

Como ya mencionamos en la introducción, para estudiar la relación densidad-biomasa es necesario analizar la mortalidad denso-dependiente. Sabemos también, que para las plantas clonales anuales y perennes como *Zostera marina* esta mortalidad se ha estudiado investigando si se sigue un patrón de auto-aclareo. Esto significa que si una población presenta auto-aclareo, dicha población es denso dependiente. Dicho de otra manera, la probabilidad de muerte aumenta a medida que aumenta la densidad de población. Yoda *et al.* (1963), establecen que si una población presenta auto-aclareo, entonces deben forzosamente que seguir la siguiente relación denominada también regla de los $-3/2$.

$$w = c\rho^{-3/2} \quad (5.2.1)$$

donde w representa el peso promedio de la planta, ρ la densidad de sobrevivientes y c es una constante positiva. La forma lineal de la ecuación parametrizada (5.2.1) estará dada por

$$\log(w) = \log(c) - \frac{3}{2}\log(\rho) \quad (5.2.2)$$

El principio fundamental de Yoda *et al.* (1963) para la ley de los $-3/2$ se basa en un argumento geométrico esto es, si suponemos que el peso de la planta es proporcional al volumen que ocupa, el cual a su vez es proporcional a las dimensiones lineales del largo l tenemos que:

$$w \propto l^3 \quad (5.2.3)$$

de la misma manera podemos suponer que el área cubierta por esta planta, s , es proporcional al cuadrado de sus dimensiones

$$s \propto l^2 \quad (5.2.4)$$

Dado que el auto-aclareo ocurre cuando el 100% del área disponible esta cubierta, entonces el promedio de área cubierto por cada planta debe ser inversamente proporcional a la densidad de tal manera que

$$s \propto \frac{1}{\rho} \quad (5.2.5)$$

Combinando las ecuaciones (5.2.3)-(5.2.5) obtenemos como resultado (5.2.1).

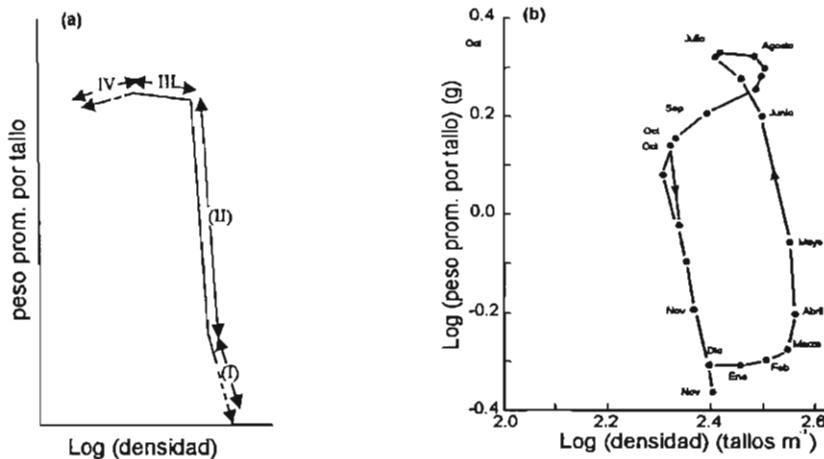


Figura 9. Prototipos de trayectorias a través del tiempo de la relación peso promedio contra densidad según Hutchings: a) Trayectorias para poblaciones que siguen la ley de auto-aclareo. b) Trayectorias típicas para poblaciones que no siguen la ley de los $-3/2$. Ambas figuras fueron obtenidas de Hutchings (1979).

Hutchings (1979) destaca que las plantas que no presentan auto-aclareo como estrategia de crecimiento, siguen una trayectoria cíclica en su gráfica de logaritmo de peso promedio por planta contra logaritmo de densidad de tallos por metro cuadrado a través del tiempo (ver gráfica 9b) y que además, las plantas que si siguen la ley de auto-aclareo o regla de los $-3/2$ presentan una tendencia decreciente con el tiempo como la presentada en la figura 9a.

Short (1984) y Solana *et al.* (1998) han demostrado que los pastos marinos presentan transferencia de materia entre diferentes partes de la planta como estrategia de crecimiento a través de las diferentes épocas de año lo cual es requisito indispensable para la posible presencia de auto-aclareo. Además, Duarte y Kaff (1987) conjeturan que las plantas acuáticas pudieran estar sujetas a la denso-dependencia. Sin embargo, Olesen y Sand-Jensen (1994) concluyen que la mayoría de las poblaciones naturales de pastos marinos, no conforman la ley de los $-3/2$ o ley de auto-aclareo.

Esta clara contradicción entre autores, nos impulsa a probar de manera matemática-estadística la existencia o falta de denso dependencia para las praderas de *Zostera marina* en nuestras áreas de estudio.

Los datos de biomasa por metro cuadrado fueron sujetos a pruebas de normalidad de Ji-cuadrada. Bajo la transformación logarítmica, los datos mostraron normalidad con una $p=0.01$, pero no hubo homogeneidad de varianzas entre los logaritmos de las biomásas por metro cuadrado a través del tiempo por lo que no podemos suponer que la varianza de la variable dependiente es constante.

Ajustando nuestros datos de densidad y biomasa a la ecuación (5.2.2) en bahía de San Quintín (Area I) obtenemos un bajo coeficiente de determinación ($R^2 = 0.42$) y el hecho que el parámetro $\alpha = .71$ es estadísticamente igual a cero ($p=0.20$) nos indican que no existe la relación descrita por la ecuación ajustada. La gráfica de valores predichos contra observados y la gráfica de residuales, nos confirman la falta de linealidad entre el logaritmo del peso seco promedio por planta por mes y el logaritmo del promedio de número de tallos por metro cuadrado por mes (figuras 9 y 10).

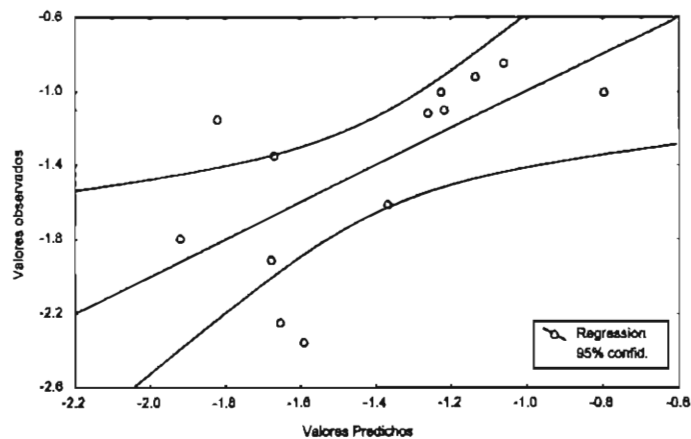


Figura 10. Valores predichos contra observados del ajuste de la ecuación (5.2.2) a los datos de densidad y biomasa de Bahía de San Quintín

En la gráfica de residuales se puede observar una clara tendencia periódica.

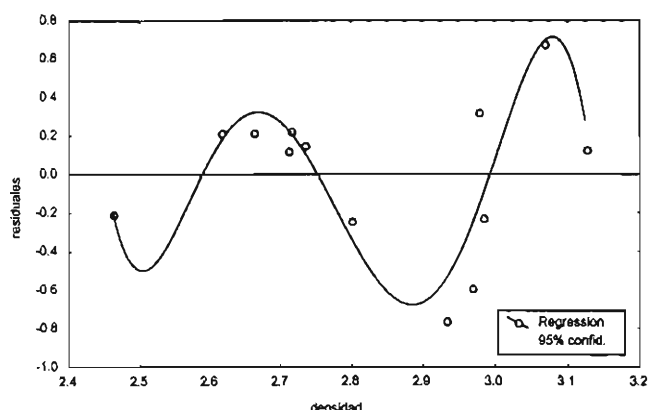


Figura 11. Tendencia periódica de los residuales. El ajuste de los residuales representa un polinomio de quinto orden.

Por otra parte, siguiendo a Hutchings (1979), la gráfica de la trayectoria a través del tiempo de la relación entre logaritmo del peso promedio por planta y logaritmo de la densidad por metro cuadrado nos exhibe un comportamiento “casi cíclico” de las variables. Además, podemos observar poca variación en la densidad de tallos durante el año y una variación casi nula durante la estación de crecimiento (mayo-julio) (puntos dentro de la elipse) (ver figura 12).

Debido a la falta de homogeneidad en las varianzas de número de tallos por metro cuadrado a través del tiempo, se realizó una prueba Kruskal- Wallis par probar diferencias entre numero de tallaos a través del tiempo. Los resultados de la prueba nos indican que existen diferencias significativas en números de tallos a través del tiempo ($H(13, n=104)=40.5$, $p<0.0005$). Por lo anterior, se efectuó la prueba estadística no paramétrica de Nemenyi Tukey (tipo-Tukey) con $\alpha = 0.05$ para encontrar las diferencias en número de tallos a través del tiempo. Los resultados del análisis (Tabla 4) nos indican que las diferencias entre densidades y

tiempo. Sin embargo, un análisis no paramétrico (Kruskal-Wallis) de los meses de mayor crecimiento (marzo-junio) nos indica que no existen diferencias significativas entre número de tallos por lo que podemos concluir que durante la temporada de mayor producción la densidad de tallos por metro cuadrado es constante ($H(3, N=32) = 1.921505$ $p = .5889$). Sin embargo, es durante este periodo de mayor crecimiento cuando se obtiene la mayor biomasa. Lo anterior indica que la biomasa promedio por planta es independiente del número de tallos por metro cuadrado, pero ambas variables dependen del tiempo.

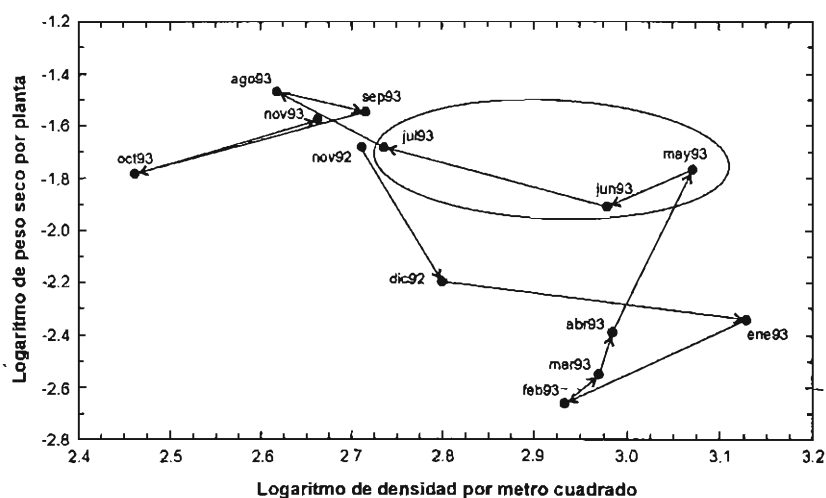


Figura 12. Gráfica de la variación temporal del logaritmo de peso promedio por planta vs el logaritmo de la densidad en la Bahía de San Quintín. Los puntos dentro de la elipse indican los meses de mayor crecimiento y reproducción.

t	Nov. R=515	Dic. R=631	Ene. R=343	Feb. R=856	Mar. R=931	Abr. R=965	May. R=115	Jun. R=953	Jul. R=543	Ago. R=415	Sep. R=518	Oct. R=290	Nov. R=443
Nov. 1992													
Dic.	1												
Ene.	0.000	0.002											
Feb.	0.649	0.972	0.130										
Mar.	0.332	0.809	0.344	1									
Abr.	0.219	0.675	0.484	1	1								
May.	0.006	0.052	0.998	0.740	0.948	0.984							
Jun.	0.257	0.727	0.431	1	1	1	0.974						
Jul.	1	1	0.000	0.763	0.444	0.310	0.010	0.356					
Ago.	1	0.979	0.000	0.247	0.084	0.047	0.001	0.058	1				
Sep.	1	1	0.000	0.662	0.344	0.228	0.006	0.267	1	1			
Oct.	0.972	0.647	0.000	0.035	0.008	0.004	0.000	0.005	0.932	1	0.968		
Nov. 1993	1.	0.993	0.000	0.343	0.131	0.076	0.001	0.093	1	1	1	1	

Tabla 4. Análisis estadístico no-paramérico Tipo-Tukey de Nemenyi, para todos los meses de muestreo. Los valores en negrillas representan los niveles p y nos indican las diferencias estadísticas significativas.

Para los datos del Estero de Punta Banda, el ajuste al modelo linearizado de Yoda *et al* (1963). (i.e $\ln(w) = \ln(c) + \alpha \ln(\rho)$) para un ciclo de 21 meses nos proporciona un coeficiente de determinación de solamente el 0.12 Con un error estándar de 0.41 (ver tabla 6).

N=104	Parámetro	Error Estd.	<i>t</i>	Nivel <i>p</i>	<i>R</i> ²
	<i>ln(c)</i>	0.74159	2.09324	0.388808	0.12
	<i>α</i>	-0.49060	-3.86727	0.00194	

Tabla 5. Resumen del ajuste al modelo linearizada de Yoda *et al.* (1963). Nótese que el valor de α está muy lejos de -1.5. El error estándar de la estimación fue de 0.41

Más aún, las pruebas estadísticas así como el análisis de residuales nos proporcionan suficientes evidencias de la falta de ajuste entre los datos y el modelo representado por la ecuación (5.2.2).

La gráfica de los valores predichos contra los valores esperados (Figura 13), claramente nos indica la falta de concordancia entre los valores observados y los encontrados por el ajuste del modelo.

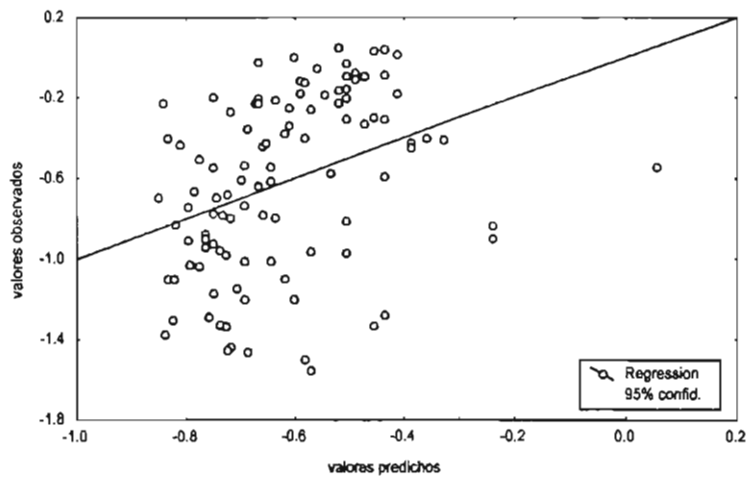


Figura 13. Valores predichos contra valores observados del ajuste de la ecuación (5.2.5).

La gráfica las trayectorias de las variables a través del tiempo para esta área de estudio durante dos ciclos anuales casi completos (abril de 1999-diciembre del 2000) nos provee evidencias que para esta fanerógama, el fenómeno de auto-aclareo es poco probable (Figura 14).

Además, de la figura 15 de los valores predichos contra los observados del ajuste se desprende que la dinámica de la población tanto en peso como en densidad es anual ya que podemos observar claramente una trayectoria cíclica bien definida para cada año (figura 14).

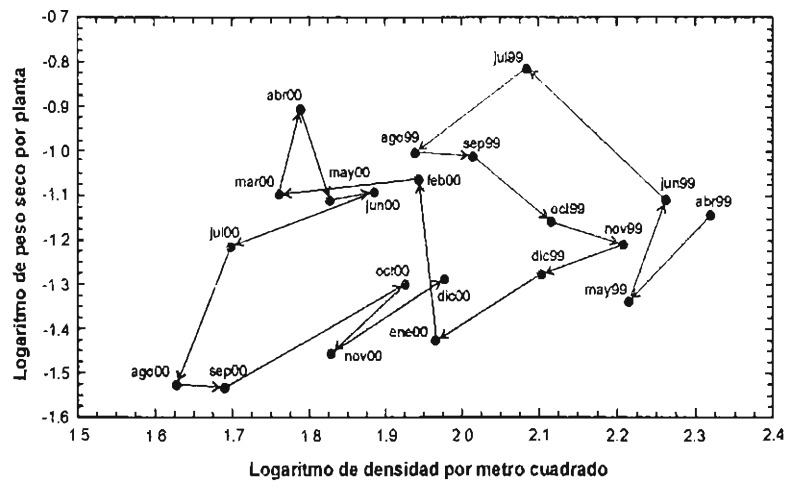


Figura 14. Gráfica de la variación temporal del logaritmo de peso promedio por planta vs el logaritmo de la densidad en el Estero de Punta Banda.

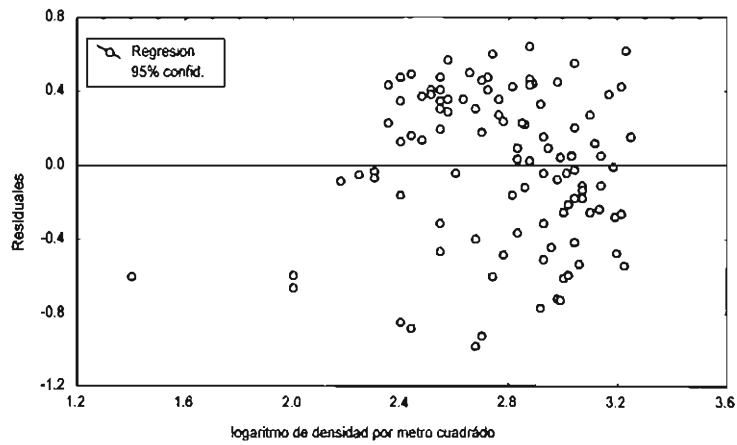


Figura 15. gráfica de residuos para el ajuste del modelo linealizado del modelo de Yoda *et al.* (1963) para datos del estero de punta banda.

Lo anterior confirma la hipótesis de Olesen y Sand-Jensen (1994) en la que infieren que para *Zostera marina*, el fenómeno de auto-aclareo o ley de $-3/2$ en un fenómeno poco pronunciado aún para la estación de máximo crecimiento y reproducción. Aún cuando el trabajo de Olesen & Sand-Jensen (1994) es el único reportado sobre aclareo para pastos marinos, el trabajo de Duarte y Kalff (1987) para macrófitas sumergidas contradice lo encontrado por Olesen y Sand-Jensen. Sin embargo, como podemos observar de la figura 16a-16c para nuestros datos en la Bahía de San Quintín, ninguna de las tendencias mensuales nos proporciona una buena representación de la ecuación (5.2.1).

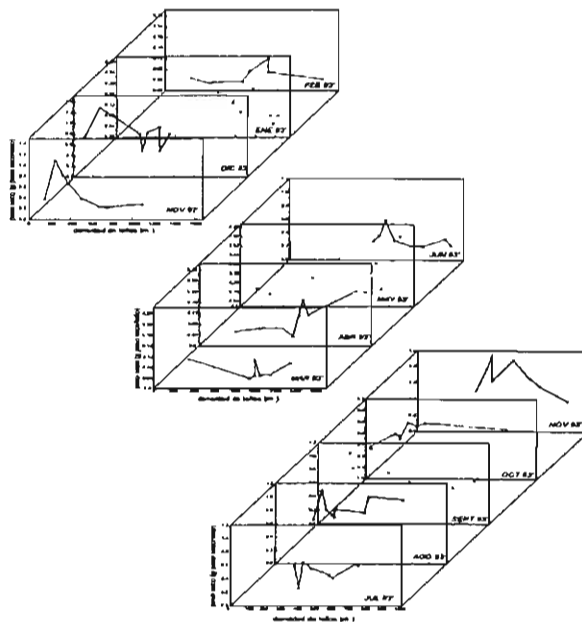


Figura 16. Gráficas de la relación peso seco vs densidad para cada mes del ciclo de muestreo

La poca manifestación del fenómeno de auto-aclareo puede sustentarse en el hecho de que debido a su estrategia de crecimiento y expansión, la mortalidad en las praderas de *Zostera marina* no es denso-dependiente el cual es requisito para auto-aclareo (Harper 1977), por el contrario, mientras más se expande un rizoma de *Zostera marina*, mas alta es la probabilidad de sobrevivencia del genet que lo creó y por lo tanto la muerte de tallos es solo parte de su estrategia de crecimiento y expansión. Miyanishi et al. (1979) señalan que una generalización del modelo representado por la ecuación (5.2.1) seria el mas apropiado, esto es, la pendiente de auto-aclareo debe cambiar según la estrategia de crecimiento de la planta en cuestión pero sigue considerando la mortalidad como resultado de la denso-dependencia de las poblaciones.

Por otra parte, en la mayoría de las descripciones de las estrategias de crecimiento no se incluye el factor tiempo como parte de estas estrategias. Se ha demostrado que las praderas de *Zostera marina* tienen una tendencia de crecimiento estacional (McRoy 1970; Jacobos 1979; Ibarra-Obando & Huerta-Tamayo 1987; Solana et al. 1997) por lo tanto, podríamos suponer que el tiempo es parte de la estrategia de crecimiento de las plantas, lo que significaría que la población podría perder tallos como estrategia para proveer de luz a los tallos más pequeños en la época reproductora o podría aumentar su tasa de reclutamiento para fijar el sedimento y servir de protección contra las corrientes en época de lluvia. Por lo anterior, podríamos deducir que tanto la biomasa por planta como la densidad de tallos tienen que ser representadas como funciones dependientes del tiempo y estaríamos interesados en modelar la tasa de cambio en peso seco por planta a través del tiempo con un modelo de la forma

$$w_t = \rho(t)$$

Donde w_t representa el peso seco unidad de área a través del tiempo y $\rho(t)$ representa la densidad de tallos como una función del tiempo.

De las figuras 17 y 18 se puede suponer, que para los datos de la Laguna de San Quintín la función apropiada podía ser periódica, sin embargo, sería necesario tener una serie de tiempo mucho más grande para poder hacer las consideraciones necesarias, observar la tendencia generales y poder ajustar el modelo periódico correspondiente.

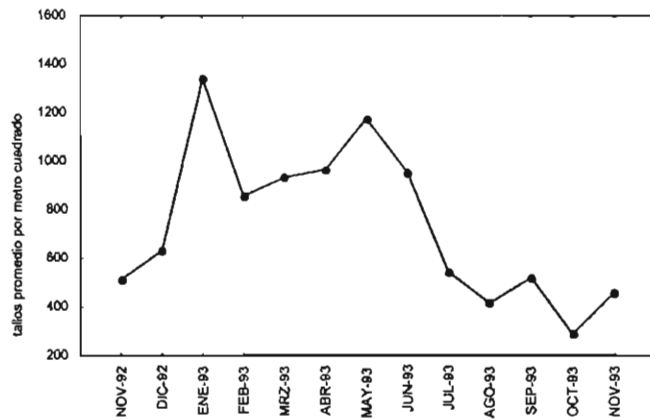


Figura 17. Tendencia de las densidades para datos de Bahía de San Quintín a través del tiempo.

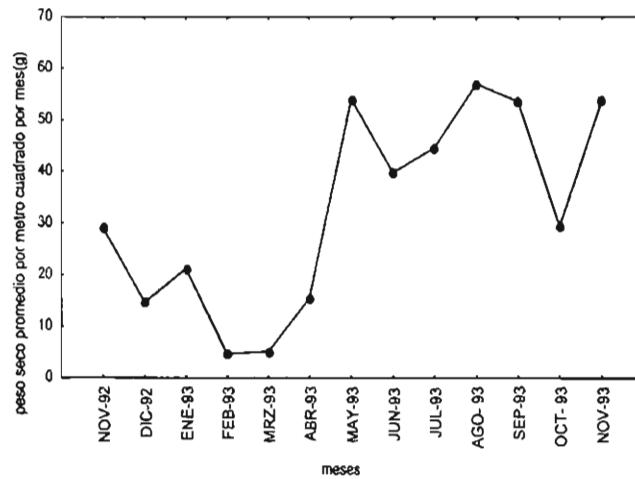


Figura 18. Tendencia de las biomásas por metro cuadrado través del tiempo para datos de Bahía de San Quintín.

De manera similar, para el Estero de Punta Banda las gráficas de las tendencias de las variables a través del tiempo están representadas por las figuras 18 y 19:

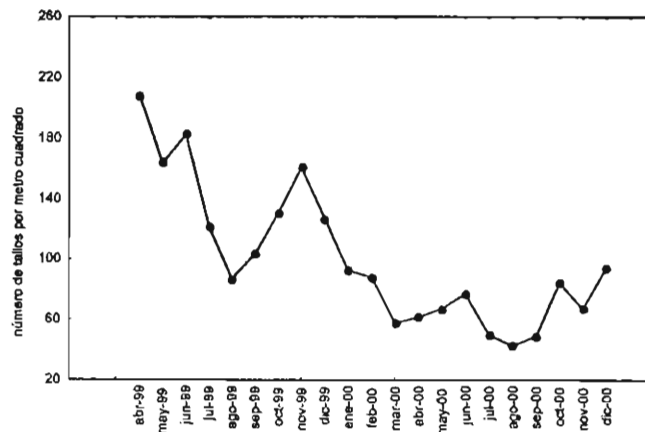


Figura 19. Tendencia de las densidades a través del tiempo para datos del Estero de Punta Banda.

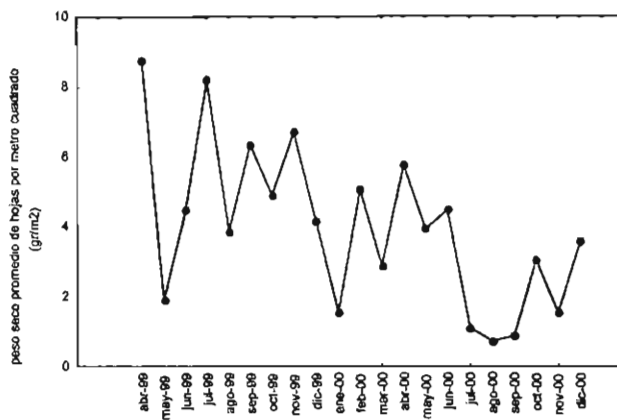


Figura 20. Tendencia de biomasa por metro cuadrado a través del tiempo para datos del Estero de Punta Banda.

Aún cuando la serie de tiempo de estos datos es mucho más grande que la de los datos provenientes de la Laguna de San Quintín, creemos, que es todavía insuficiente para poder realizar un análisis de series de tiempo y encontrar la periodicidad y/o la función $w_t = \rho(t)$ apropiada que represente las variables antes señaladas.

5.3 Resultados sobre el crecimiento diferencial en los tallos de *Zostera marina* L.

Como señalamos en la sección de materiales y métodos, para los estudios de crecimiento diferencial se utilizó la arquitectura de la planta. Dentro de esta arquitectura se encuentra la lígula y utilizando esta estructura como base del marcado, se llevó a cabo el método de marcado de crecimiento diferencial tal y como es descrito en la sección de materiales y métodos, obteniendo los siguientes resultados:

Se procesaron aproximadamente 1500 hojas de tallos apicales y 825 hojas de ramas laterales. Además cada hoja tenía entre 1 a 11 marcas en 13 meses de muestreo lo que dio un total de 4016 datos. Antes de explorar un modelo que tome en cuenta la tasa de crecimiento a diferentes marcas de la hoja (o a diferentes edades) . Probar la hipótesis de diferencias de crecimiento somático entre marcas, hojas y tiempos de suma importancia debido a que de no haber diferencias entre marcas, implicaría la no existencia de crecimiento diferencial de ningún tipo. Las pruebas de hipótesis se realizaron mediante un análisis de varianza con $\alpha = 0.05$. Después de corroborar los supuestos para el análisis. (linealidad por medio de una Ji-cuadrado y homoscedasticidad por medio de la prueba de Bartlett) Además se realizaron pruebas a posteriori de Tukey para ver exactamente donde se encuentran las diferencias.

Resultados del análisis de varianza:

Para probar la existencia de diferencias significativas en crecimientos entre meses del año, hojas y marcas, se realizaron pruebas *a posteriori* en un análisis de varianza de tres factores utilizando el estadístico de Tukey HSD (Neter *et al.* 1985) los resultados obtenidos de esos análisis son los siguientes:

Existen diferencias significativas ($p=0.0005$) de crecimiento entre los meses del año siendo el mes de junio de 1998 el de mayor crecimiento de ese año y en mayo para el año 1999. Sin embargo, se puede observar que no existen diferencias significativas entre los meses de abril-agosto siendo agosto-septiembre el mes de transición entre dos estaciones sucesivas de crecimiento, la primera del mes de abril al mes de agosto. (Figura 21 y tabla 6).

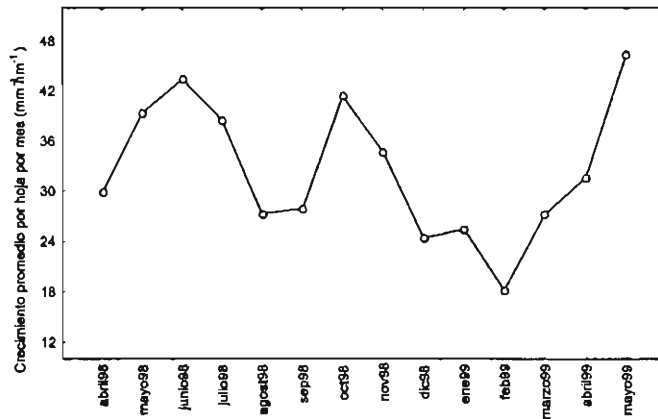


Figura 21, Crecimiento promedio por hoja por mes 1998-1999

Mes	ABR-98	MAY-98	JUN-98	JUL-98	AGO-98	SEP-98	OCT-98	NOV-98	DIC-98	ENE-99	FEB-99	MAR-99	ABR-99	MAY-99
ABR-98	1													
MAY-98	0.529	1												
JUN-98	0.077	0.987	1											
JUL-98	0.793	1.000	0.978	1										
AGO-98	0.999	0.003	0.000	0.058	1									
SEP-98	1.000	0.012	0.000	0.124	1.000	1								
OCT-98	0.268	0.999	0.999	0.999	0.001	0.000	1							
NOV-98	0.996	0.869	0.110	0.993	0.361	0.579	0.513	1						
DEC-98	0.978	0.000	0.000	0.000	0.998	0.991	0.000	0.001	1					
ENE-99	0.999	0.000	0.000	0.014	0.999	0.999	0.000	0.116	1.000	1				
FEB-99	0.144	0.000	0.000	0.000	0.056	0.042	0.000	0.000	0.248	0.406	1			
MAR-99	0.999	0.014	0.003	0.114	1.000	1.000	0.004	0.533	0.999	1.000	0.190	1		
ABR-99	1.000	0.919	0.414	0.980	0.999	0.999	0.730	0.999	0.942	0.999	0.148	0.999	1	
MAY-99	0.115	0.955	0.955	0.933	0.001	0.006	0.998	0.288	0.000	0.001	0.000	0.005	0.370	1

Tabla 6. Prueba *a posteriori* de Tukey para verificar diferencias estadísticas entre crecimiento promedio por hoja por mes y la variable tiempo (meses), en un análisis de varianza de tres factores (tiempo, hojas y marcas). Los valores de la tabla son niveles p y las regillas representan diferencias significativas.

La segunda estación de crecimiento se ubica entre los meses de septiembre-diciembre, donde el intervalo de tiempo de diciembre-enero representa el intervalo de transición. Durante este período el máximo crecimiento se alcanzó en el mes de noviembre y el crecimiento alcanzado no fue estadísticamente diferente al mes de junio ($p=.11$) (Figura 21 y Tabla 6).

Un tercer período o estación de crecimiento se registró entre los meses de enero-abril. En esta estación del año, se registra el menor crecimiento promedio por hoja por mes del ciclo anual muestreado el cual se registró en febrero. Por otro lado, el mes de abril de 1998 no presenta diferencias significativas con respecto al crecimiento obtenido en el mes de abril de 1998 ($p=.99$). De igual manera, no se observan diferencias significativas entre los meses de mayo de 1998 y mayo de 1999 ($p=.95$). Estas últimas comparaciones nos hacen suponer que la tendencia es la misma para todos los años.

Para corroborar la hipótesis de la existencia de diferencias significativas en crecimiento promedio entre las tres estaciones del año, se realizó un análisis de varianza de un factor entre las tres estaciones descritas en la página anterioro. (tabla 7)

factor	Grados de Libertad del Factor	Cuadrado medio del factor	Grados de Libertad del error	Cuadrado Medio del error	F	Nivel-p
Estación del año	2	217439.9	4106	9420.871	23.0807	<0.0005

Tabla 7. sumen del análisis de varianza para probar diferencias significativas en crecimiento de hojas de *Zostera marina* entre estaciones del año.

Como se puede observar los resultados del análisis de varianza nos indica que efectivamente existen diferencias altamente significativas entre las tres estaciones. Además,

pruebas a *posteriori* de Tukey nos señalan que las tres estaciones son significativamente diferentes entre sí (tabla 8).

Factor	Estación 1 (68.54)	Estación 2 (49.84)	Estación 3 (41.29)
Estación 1			
Estación 2	0.000025		
Estación 3	0.000022	0.042782	

Tabla 8. . Valores p de la prueba paramétrica de Tukey para diferencias en crecimiento entre estaciones del año. Los números entre paréntesis representan los promedios de crecimiento por hoja por estación y los números en negrillas representan diferencias altamente significativas.

Para la variable hoja, los resultados del análisis de varianza se puede sintetizar de la siguiente manera. Existen diferencias significativas entre hojas. Sin embargo, no existen diferencias entre la hoja uno (hoja más joven) y la hoja dos. Pero existen diferencias significativas entre la hoja 2 y las tres a la hoja externa. No existen diferencias significativas entre las hojas cinco, seis y siete. La hoja externa no es estadísticamente diferente con respecto a su crecimiento a las hojas seis y siete pero significativamente diferente a las demás hojas (tabla 9).

hoja	hoja 1 (66.8)	hoja 2 (73.9)	hoja 3 (56.24)	hoja 4 (27.89)	hoja 5 (11.03)	hoja 6 (5.15)	hoja 7 (1.24)	hoja ext. (5.01)
hoja 1	1							
hoja 2	0.225	1						
hoja 3	0.001	0.0001	1					
hoja 4	0.000	0.000	0.000	1				
hoja 5	0.000	0.000	0.000	0.000	1			
hoja 6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.940	1		
hoja 7	0.000	0.000	0.000	0.002	0.813	0.999	1	
hoja ext.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.074	1.000	0.997	1

Tabla 9. . Valores p de la prueba paramétrica de Tukey para demostrar diferencias significativas en Crecimiento promedio entre hojas. Los valores entre paréntesis representan los promedio de crecimiento por hoja. Los valores en negrillas representan diferencias significativas con $\alpha = 0.05$.

La tabla 10 muestra los resultados del análisis de varianza realizado para ver diferencias en crecimiento entre marcas, además el crecimiento nuevo C_0 es incluido. Estos resultados exhiben diferencias significativas entre el crecimiento nuevo y el crecimiento de la ligula a la marca inicial $m_0 (C_1)$ con respecto a las demás marcas. El crecimiento de la marca m_0 a la marca $m_1 (C_2)$ aunque estadísticamente no presenta diferencias con respecto a la demás marcas, no debe ser despreciado ya que en algunos meses fue de hasta 33 mm. De hecho una prueba estadística Z de dos colas con $\alpha = 0.05$ nos muestra que el promedio mensual de crecimiento $C_2 = 6.2$ es significativamente diferente de cero.

Marcas	C_0 (213.5)	C_1 (14.5)	C_2 (6.2)	C_3 (0.02)	C_4 (0.003)	C_5 (0.06)	C_6 (0.09)	C_7 (0.14)	C_8 (0.007)	C_9 (0.002)	C_{10} (0.02)	C_{11} (0.09)
C_0	1											
C_1	0.000	1										
C_2	0.000	0.000	1									
C_3	0.000	0.000	0.993	1								
C_4	0.000	0.000	0.993	1	1							
C_5	0.000	0.000	0.995	1	1	1						
C_6	0.000	0.000	0.997	1	1	1	1					
C_7	0.000	0.000	0.998	1	1	1	1	1				
C_8	0.000	0.000	0.999	1	1	1	1	1	1			
C_9	0.000	0.000	0.999	1	1	1	1	1	1	1		
C_{10}	0.000	0.000	0.999	1	1	1	1	1	1	1	1	
C_{11}	0.000	0.000	0.999	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Tabla 10. Valores p de la prueba de Tukey para verificar diferencias estadísticas en crecimiento entre las marca una hoja. Los números en paréntesis representan promedio de crecimiento de la marca correspondiente. negrillas nos representan diferencias significativas

Otro aspecto importante que puede ser observado en la tabla XI, es el hecho de que podemos percibir crecimiento (aunque mínimo) entre todas las marcas, esto es, la hoja sigue creciendo lo que disminuye es la tasa de crecimiento.

Este resultado es muy importante puesto que nos demuestra un crecimiento diferencial entre las marcas, principalmente entre las dos primeras marcas. Dicho crecimiento diferencial tiende a cero a medida que la hoja envejece. Esto va de acuerdo con lo establecido por algunos

autores (Harper 1977) en el sentido de que las hojas no dejan de crecer pero su tasa de crecimiento tiende a cero con la edad de la planta.

Por otro lado, los resultados acerca de la existencia de crecimiento diferencial, nos dan la pauta para explorar un nuevo modelo de crecimiento en *Zostera marina*, de tal manera que no se subestime el crecimiento y la producción de tallos.

Consideremos el siguiente modelo hipotético de una hoja típica de *Zostera marina*. Supongamos que el crecimiento de una hoja que es marcada en un tiempo t_0 utilizando el método de marcado de la reglilla calibrada y colectada después de un intervalo de tiempo t . Entonces el largo total de cada hoja $l(t)$ al tiempo t de recolección lo podemos representar como se indica en la figura 22.

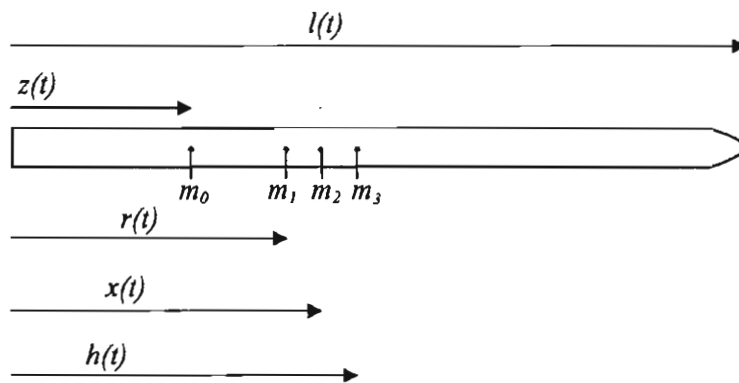


Figura 22. Modelo hipotético de crecimiento de una hoja típica.

Donde $z(t)$ representa el crecimiento de la lígula al punto m_0 , $r(t)$ representa el crecimiento de la lígula al punto m_1 y así sucesivamente.

Supongamos también, que el largo de una hoja al tiempo t sigue la ecuación de crecimiento de Gompertz, esto es,

$$\frac{dl}{dt} = kl(t) \ln \left(\frac{l(t)}{l_{\infty}} \right) \quad (5.3.1)$$

Donde $l(t)$ representa el largo de la hoja al tiempo t , l_{∞} es el crecimiento máximo asintótico de la hoja y k es una constante. En virtud de carácter asintótico del crecimiento foliar en *Zostera marina*, podemos esperar que $z(t)$ varíe en función del largo de la hoja l_0 al momento de marcar, así como del largo agregado al tiempo t es decir $l(t)$. Resulta natural suponer la existencia de una función de proporcionalidad $\rho(l_0, l(t))$ tal que

$$z(t) = \rho(l_0, l(t))l(t) \quad (5.3.2)$$

donde

$$0 < \rho(l_0, l(t)) < 1 \quad (5.3.3)$$

Como primera aproximación se puede suponer que $z(t)$ es una proporción del largo total de la hoja al tiempo t , es decir:

$$z(t) = \rho l(t) \quad (5.3.4)$$

donde p es la constante de proporcionalidad. Si se da la ecuación (5.3.4) entonces tenemos:

$$\begin{aligned} \frac{dz}{dt} &= \frac{\rho dl}{dt} \\ &= k\rho l(t) \ln \left(\frac{l(t)}{l_{\infty}} \right) \\ &= kz(t) \ln \left(\frac{z(t)}{\rho l_{\infty}} \right) \end{aligned} \quad (5.3.5)$$

y entonces la solución de la ecuación (5.3.5) nos indica que el crecimiento $z(t)$ también sigue un modelo de Gompertz. Un ajuste a la ecuación (5.3.5) para $z(t)$ y $r(t)$ dio los resultados que se muestran en las tablas 11 y 12.

	ρ	Error std.	R^2	nivel-p
hoja 2	0.80	0.02	0.95	<0.0001
hoja 3	0.66	0.02	0.89	<0.0001
hoja 4	0.55	0.02	0.85	<0.0001
hoja 5	0.32	0.03	0.71	<0.0001
hoja externa	0.28	0.04	0.63	<0.000001

Tabla 11. Resultados del ajuste al modelo (5.3.5) para cada hoja tipo y utilizando los datos de crecimiento para $z(t)$ crecimiento de la lígula al primer punto (ver figura 21)

	ρ	Error std.	R^2	nivel-p
hoja 2	0.82	0.03	0.74	<0.0001
hoja 3	0.72	0.02	0.35	<0.0001
hoja 4	0.50	0.02	0.13	<0.0001
hoja 5	0.32	0.03	0.10	<0.0001
hoja externa	0.10	0.01	0.10	<0.0001

Tabla 12. Resultados del ajuste al modelo (5.3.5) para cada hoja tipo y utilizando los datos de crecimiento para $r(t)$ crecimiento de la lígula al segundo punto (ver figura 21)

Los resultados de las tablas 11 y 12 indican que tanto para $z(t)$ como para $r(t)$ el coeficiente de proporcionalidad (ρ) entre estos crecimientos y $l(t)$ va disminuyendo con la edad de la hoja. Recordemos que las hojas se numeran de la hoja mas joven del centro (hoja 1) a la hoja mas externa la cual es la hoja mas vieja (hoja externa). El coeficiente de determinación del ajuste de la ecuación (5.3.5) para cada hoja, también disminuye con la edad, lo que significa que la determinación de crecimiento es mas preciso en hojas jóvenes.

Con el propósito de probar si los coeficientes de proporcionalidad entre los dos crecimientos ($z(t)$ y $r(t)$) son iguales para cada hoja, se realizó una comparación estadística entre los parámetros ρ los encontrados para cada hoja típica obteniendo los resultados de la tabla 13.

hoja	$S_{\rho_1-\rho_2}$	t	$t_{n_1+n_2-2}$	n_1, n_2	Nivel- p
hoja 2	0.021	-0.577	-1.65	44,28	$0.09 < p < 0.13$
hoja 3	0.04	-1.95	-1.64	88,103	$p < 0.05$
hoja 4	0.057	0.70	1.64	121,157	$0.31 < p < 0.35$
hoja 5	0.057	0.11	1.65	39,76	$p = 0.4$
hoja externa	0.062	3.066	1.65	24,85	$p = .004$

Tabla 13. Prueba t de student para probar diferencias entre los parámetros ρ encontrados En cada ajuste de $z(t)$ y $r(t)$.

De acuerdo con la tabla XIV los parámetros encontrados para los modelo con $z(t)$ y $r(t)$ respectivamente son iguales (o no existen diferencias significativas entre ellos) para las hojas 2,4,y 5. Sin embargo existen diferencias significativas entre los parámetros encontrados para la hoja 3 y la externa. Esto significa que para la hoja 2, (la cual es más joven que la 3,4,5, y externa) el crecimiento es de la lígula a la primera marca (m_0) y representa el 80% del largo total de la hoja al tiempo t . Por otro lado el crecimiento de la lígula a la segunda marca m_1 en la hoja 2, representa el 82% del largo total de la hoja, lo que significa que de la marca m_0 a m_1 existe un aumento de solo el 2% del total de la hoja. Sin embargo, dada la diferencia entre los parámetros para los ajustes de los datos de la hoja 3, el crecimiento a la marca (m_0) representa el 66% mientras que el crecimiento de m_0 a m_1 aumento en un 6%.

Estos crecimientos de 2% y 6% pueden considerarse casi nulos, pero si pensamos en la evaluación del crecimiento total del tallo, podríamos estar sub-evaluándolo en por lo menos 8% por cada tallo suponiendo que sólo tenemos hoja 2 y hoja 3 y si además consideramos el

crecimiento anual en una pradera, ese 8% podría aumentar considerablemente. No obstante, un análisis del crecimiento promedio por tallo por quincena durante el periodo de muestreo 98-99 (30 quincenas) no muestra diferencias altamente significativas entre los dos conjuntos de datos. El primero tomando solamente el crecimiento de la lígula a m_0 y el segundo tomando el crecimiento de la lígula a m_1 . Sólo en algunos meses de año se hicieron presentes las diferencias entre los dos tipos de crecimiento. La grafica de crecimiento promedio por hoja por quincena (figura 23), nos muestra diferencias (entre los dos crecimientos) en algunas quincenas.

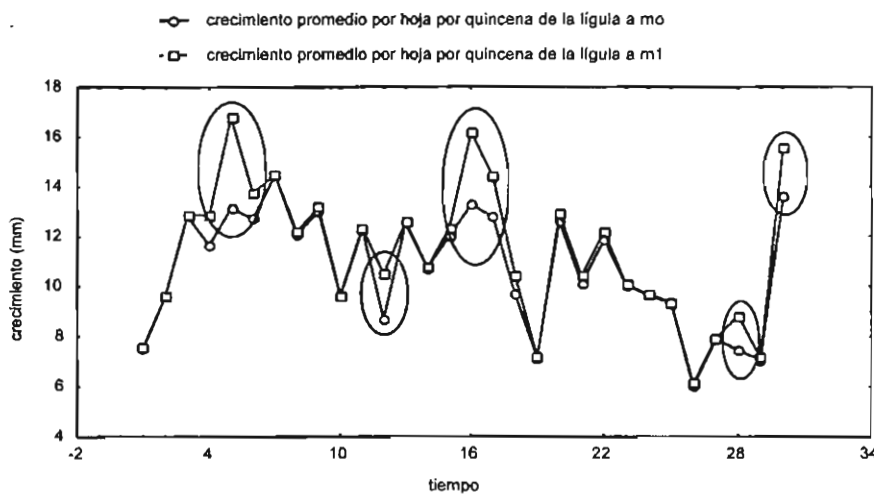


Figura 23. Crecimiento promedio por hoja por quincena. Los valores promedios dentro de las elipses, resultaron ser estadísticamente diferentes para esas épocas del año.

Aun cuando el crecimiento entre m_0 y m_1 puede ser considerado mínimo, si pretendemos proponer modelos predictivos robustos, pudiera ser que dicho crecimiento marcara la diferencia entre un modelo de crecimiento que explicarán de manera clara y precisa

la correspondencia entre el modelo sugerido y los datos observados y un modelo que lo subestimara a tal manera que la predicción de crecimiento de la hoja fuera inexacta y poco confiable.

5.4 Resultados sobre el intervalo de plastocrono para tallos de *Zostera marina* L. en una pradera del Estero de Punta Banda.

Como ya mencionamos anteriormente, conocer el intervalo de plastocrono (IP) nos provee la edad de una planta en una escala de tiempo que ha sido probada ser más confiable que la edad cronológica. Además, en estudios que relacionan desarrollo morfológico y fisiológico de una planta completa u órgano de una planta (Jacobson 1979; Brouns 1985), el intervalo de plastocrono nos proporciona una herramienta para el cálculo de producción de diferentes partes de plantas como por ejemplo:

$$\text{producción de hojas por tallo} = \frac{\text{biomasa promedio de hojas completas}}{I.P} \quad (5.4.1)$$

$$\text{producción de vainas por tallo} = \frac{\text{biomasa promedio de vainas}}{\text{número de hojas por tallos}} I.P \quad (5.4.2)$$

$$\text{producción de rizomas por tallo} = \frac{\text{biomasa promedio de internodos completos}}{I.P} \quad (5.4.3)$$

$$\text{producción de raíces por tallo} = \frac{\text{biomasa promedio de raíces}}{I.P} \quad (5.4.4)$$

Además, como lo señala Gallegos-Martínez (1995) el cálculo preciso del I.P es indispensable en estudios demográficos y técnicas de reconstrucción de la edad en estas plantas.

De manera general, la literatura reporta la duración media anual en días de un intervalo de plastocrono y ésta es una característica de cada especie. Sin embargo, debido a que estas

plantas presentan una marcada variación estacional en su dinámica de crecimiento, es importante el estudio de la variabilidad estacional del intervalo de plastocrono de cada una de estas especies. A dicha variaciones puede atribuírsele las diferentes estimaciones del IP reportadas en la literatura para diferentes pastos marinos, algunas de las cuales son de la misma área. También, a la variación temporal del I.P, pudiera explicar las diferentes respuestas de las plantas a perturbaciones naturales o antropogénicas.

En la tabla 14 se presentan valores para los diferentes intervalos de plastocrono reportados por diversos autores para diferentes especies de pastos marinos.

FUENTE	I.P	ESPECIE
Brouns, 1985	10	<i>Thalassia hemprichii</i>
Duarte 1991	13.1	<i>Zostera marina</i>
Duarte 1991	10.6	<i>Thalassia testudinum</i>
Duarte 1991	15.6	<i>Thalassia hemprichii</i>
Durako, 1994	14.1-20.6	<i>Thalassia testudinum</i>
Gallegos et al. 1992	24.3	<i>Thalassia testudinum</i>
Ibarra-obando y Huerta-Tamayo, 1987	9.5 $\pm$ 0.5	<i>Zostera marina</i> ^o
Ibarra-Obando et. al 1997	7	<i>Zostera marina</i> ^o
Ibarra-Obando y Bodouresque, 1999	9.7-10.3	<i>Zostera marina</i> ^o
Jacobs 1979	6.8-19.3	<i>Zostera marina</i>
Patriquin, 1973	14-16	<i>Thalassia testudinum</i>

Tabla 14. Diferentes estimaciones de Intervalo de Plastocrono anual promedio reportados en la literatura. El símbolo ^o significa que los muestreos fueron en la misma área de estudio.

Además de que en la literatura sólo presenta el Intervalo de Plastocrono promedio anual, otra dificultad en la estimación de un I.P más preciso, es el sistema de conteo de las hojas nuevas en los diseños experimentales así como los días de exposición de los tallos marcados ya que la mayoría de los autores, obtienen sus estimaciones del I.P mediante

intervalos de tiempos fijos durante el periodo de estudio (generalmente 15 días), pero para otros este intervalo de tiempo puede variar.

Por otro lado, según Brouns (1985), la sincronización de los fenómenos biológicos con los ciclos de mareas (ciclos lunares) es conocida para varios organismos marinos. Por ejemplo, en pastos marinos las mareas sincronizan las floraciones de *Enhaulius acoroides* (L.f) Royle (Troll 1931). Sin embargo, Brouns sugiere que debe ser ampliamente estudiada.

En nuestro trabajo proponemos un muestreo intensivo durante un ciclo de mareas completo para dos estación del año las cuales pudieran ser representativas de la dinámica foliar de *Zostera marina* L. otoño-invierno y primavera-verano (ver figuras 18, 19 y 21) en nuestra área de estudio.

En el diseño experimental se siguió un muestreo modificado del método de Brouns (1985) (ver sección de Materiales y Métodos). Se pretende probar estadísticamente la probable existencia de diferencias significativas entre la estimación de un intervalo de plastocrono promedio anual y la estimación promedio estacional. Además calcular el tiempo de exposición de los tallos marcados que represente mejor el intervalo de plastocrono de la estación.

El muestreo iniciado el 12 de octubre del 2000 se terminó el día 10 de noviembre del mismo año. De los 105 tallos marcados se perdieron 23 principalmente del periodo de conteo de cada 3 días (esto puede deberse entre otras cosas a la excesiva manipulación de los tallos). Con los datos registrados se obtuvo una I.P para cada fecha, esto es, un I.P para los tallos marcados en los diferentes periodos de conteo (i.e conteos cada 3 días I.P₁, conteos cada 5 días I.P₂, conteos cada 10 días I.P₃ y conteos cada 15 días I.P₄). Debido a número de tallos

perdidos, limitamos el error estándar de la media en menos del 10% de la misma. Los promedios obtenidos para este experimento se muestran en la tabla 15.

Intervalo de Plastocrono	Intervalo de Plastocrono promedio para el muestreo de octubre
I.P ₁	16.641
I.P ₂	6.324
I.P ₃	10.204
I.P ₄	9.829
Global	12.125

Tabla 15. Promedios de los diferentes Intervalos de Plastocrono obtenidos en el experimento de octubre del 2000.

Puesto que fue imposible probar normalidad en los datos ya que para los experimentos (IP₃) y (I.P₄) se cuentan solamente con tres y dos datos respectivamente, además, una prueba de Bartlett demostró falta de homogeneidad en las varianzas por lo que se procedió a hacer un análisis de Kruskal-Wallis para probar diferencias entre los intervalos de plastocrono obtenidos en los diferentes tiempos de conteo, obteniéndose los resultados que se muestran en la tabla 16.

Intervalo de Plastocrono	N	Suma de Rangos
I.P ₁	9	120
I.P ₂	6	29
I.P ₃	3	39
I.P ₄	2	22
Kruska-wallis: H(3, N=20)=8.125 P=0.043		

Tabla 16. Prueba de Kruskal-Wallis por rangos para el experimento de octubre del 2000.

La tabla 16 nos indica que existen diferencias significativas entre los diferentes I.P_i 's utilizados en el experimento. Se realizaron pruebas a posteriori de Nemenyi (tipo-Tukey) con $\alpha = 0.05$ para verificar las diferencias entre cada par de intervalo de plastocrono dichas

pruebas indican que existen diferencias altamente significativas entre $I.P_1$ y $I.P_2$. Además, no existen diferencias entre el resto de los intervalos de plastocrono. En la tabla 17 sintetizamos dicha prueba con sus valores p correspondientes.

Comparación	Q	$Q_{\alpha,0.5,t}$	nivel- p	Conclusión.
$I.P_1$ vs $I.P_2$	2.73	2.639	$0.05 < p < 0.02$	Diferencias significativas
$I.P_1$ vs $I.P_3$	0.08	2.639	$p > 0.5$	No hay diferencias significativas
$I.P_1$ vs $I.P_4$	0.051	2.639	$p > 0.5$	No hay diferencias significativas
$I.P_2$ vs $I.P_3$	1.95	2.639	$p > 0.5$	No hay diferencias significativa
$I.P_2$ vs $I.P_4$	0.370	2.639	$p > 0.5$	No hay diferencias significativa
$I.P_3$ vs $I.P_4$	1.27	2.639	$p > 0.5$	No hay diferencias significativas

Tabla 17. Pruebas estadísticas de Nemenyi con $\alpha = 0.05$

Similarmente para el muestreo de marzo-abril del 2001 representando la estación de primavera-verano tenemos como resultados las siguiente tabla de medias.

Intervalo de Plastocrono	Intervalo de Plastocrono promedio para el muestreo de marzo del 2001
$I.P_1$	7.2
$I.P_2$	10.3
$I.P_3$	8.0
$I.P_4$	7.4
Global	8.2

Tabla 18. Promedios de los diferentes Intervalos de Plastocrono obtenidos en el experimento de marzo del 2001.

Un análisis de Kruskal-Wallis mostró que no existen diferencias significativas entre los periodos de exposición del experimento tabla 19.

Intervalo de Plastocrono	N	Suma de Rangos
I.P ₁	10	88
I.P ₂	6	76
I.P ₃	3	41
I.P ₄	2	26
Kruska-wallis: $H(3, 21)=2.47282$ $P=0.48$		

Tabla 19. Prueba de Kruskal-Wallis por rangos para el experimento de marzo del 2001.

Un análisis de Mann-Whitney para evaluar diferencia entre los plastocronos correspondientes a ambas fechas de muestreo nos arroja los siguientes resultados (Tabla 20). Existen diferencias altamente significativas entre Plastocrono 1 de octubre (I.P_{1-oct}) y plastocrono 1 de marzo (I.P_{1-mar}). No existen diferencias significativas entre Plastocrono 2 de octubre (I.P_{2-oct}) y plastocrono 2 de marzo (I.P_{2-mar}). Además, no existen diferencias significativas entre Plastocrono 3 de octubre (I.P_{3-oct}) y plastocrono 3 de marzo (I.P_{3-mar}) y finalmente, existen diferencias poco significativas entre Plastocrono 4 de octubre (I.P_{4-oct}) y Plastocrono 4 de marzo (I.P_{4-mar}).

Variables	U	Z	nivel-p	Conclusión.
I.P _{1-oct} vs I.P _{1-mar}	13.0	2.8	0.005	Diferencias significativas
I.P _{2-oct} vs I.P _{2-mar}	12.0	-0.96	0.33	No hay diferencias significativas
I.P _{3-oct} vs I.P _{3-mar}	2.00	1.09	0.27	No hay diferencias significativas
I.P _{4-oct} vs I.P _{4-mar}	0.0	1.54	0.12	No hay diferencias significativas

Tabla 20. Prueba estadística de Mann-Whitney con $\alpha = 0.05$

Similarmente de la tabla 21 podemos concluir que para el muestreo de otoño 2000, el periodo de exposición de los tallos marcados que nos proporciona un intervalo de plastocrono con un error estándar de la media de menos del 10% se encuentra entre 5-10 días. Sin embargo, para reducir el número de muestreos podríamos recomendar que el intervalo de plastocrono

para la estación de otoño-invierno tenga un tiempo de exposición de 10 días para este periodo. Por otra parte, la misma tabla 21 no muestra que para el muestreo de primavera el periodo de exposición con menor error estándar de el intervalo de plastocrono es el de 15 días.

Variable	N	media	varianza	Desv. Est.	Error est.	% del error de la media
I.P _{1-oct}	10	16.64	60.5	7.78	2.46	15.06
I.P _{2-oct}	6	6.32	0.08	0.3	0.12	1.9
I.P _{3-oct}	3	10.20	1.18	1.09	0.63	6.07
I.P _{4-oct}	2	9.83	1.7	1.25	0.88	9
I.P _{1-mar}	10	7.2	16.7	4.08	1.29	18
I.P _{2-mar}	6	10.26	36.6	6.05	2.47	23.3
I.P _{3-mar}	3	8.0	5.7	2.39	1.38	15.5
I.P _{4-mar}	2	7.42	2.15	1.47	1.04	13.5

Tabla 21. Estadísticas básicas de los diferentes Intervalos de Plastocronos obtenidos en las dos fechas de muestreo.

Por otro lado, para el año 2000 y durante el periodo en el que se llevó a cabo el primer experimento del intervalo de plastocrono estacional se calcularon las ecuaciones (5.4.1)-(5.4.4) utilizando el intervalo de plastocrono anual, el cual es de 8.3 días y el intervalo estacional correspondiente a la estación de otoño-invierno el cual es de 10.2 días.

Los resultados fueron comparados con mediciones directas de dichas variables obteniéndose los resultados en la Tabla 22.

Variable	Formula Texto con IP anual (8.3)	Formula Texto con IP estacional (10.2)	Estimación directa
Producción de hojas por tallo por día	0.009 g/d	0.007 g/d	0.003 g/d
Producción de vainas por tallo por día	0.07 g/d	0.09 g/d	0.09 g/d
Producción de rizomas por tallo por día	0.007 g/d	0.006 g/d	0.002 g/d
Producción de raíces por tallo por día	0.003 g/d	0.0.002 g/d	0.0003 g/d

Tabla 22. Cálculos de las ecuaciones (5.4.1)-(5.4.6) utilizando el Intervalo de Plastocrono anual y el estacional y comparándolos con estimaciones directas de las mismas cantidades

De la tabla anterior, podemos observar que los valores estimados directamente y los valores utilizando el intervalo de plastocrono promedio estacional de 10.2 son mas cercanos.

En la figuras 24-26 se presenta los intervalos de plastocrono quincenales calculados de la manera tradicional con un tiempo de exposición de los tallos marcados de 15 días. La figura 24 muestra dichos intervalos para el año 1998, durante el cual se presento un fuerte fenómeno del niño.

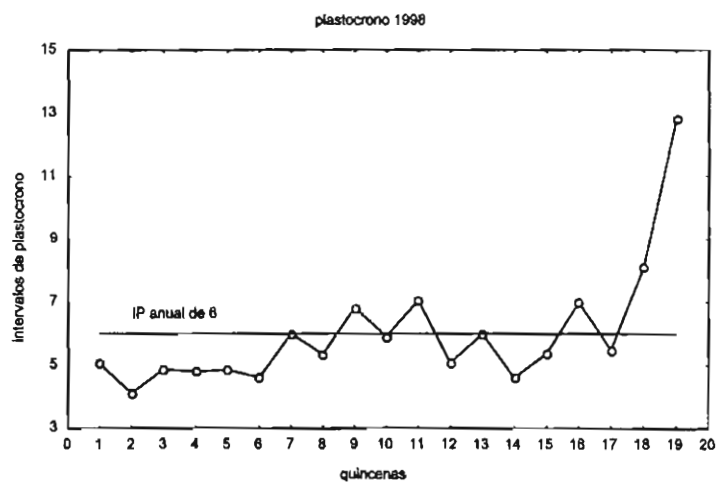


Figura 24. Intervalo de Plastocrono para 1998. La línea continua representa el promedio anual.

La gráfica 25 nos muestra los intervalos de plastocrono para 1999. En abril de este año, se presentó un pronunciado fenómeno de la niña cuyo efecto se aprecia claramente en la figura.

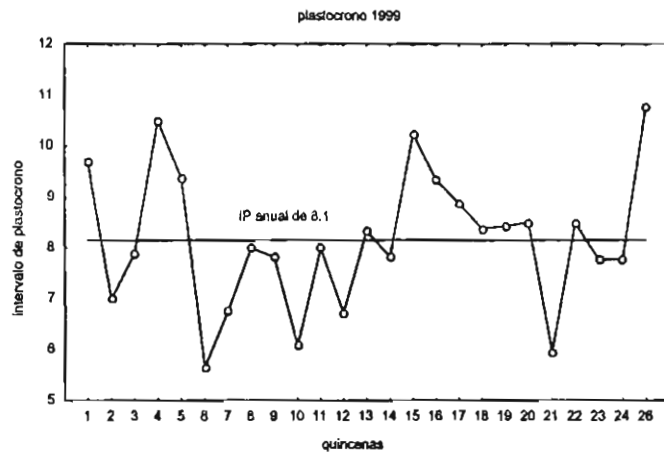


Figura 25. Intervalo de Plastocrono para 1999. La línea continua representa el promedio anual.

Finalmente, los intervalos de plastocrono quincenales para el año 2000 se presentan en la figura 27. Cabe señalar, que este año es considerado como "normal" con respecto a las anomalías de temperatura del agua del mar frente a las costas de Ensenada las cuales son reportadas de manera continua y sistemática por el departamento de Oceanografía física de CICESE.

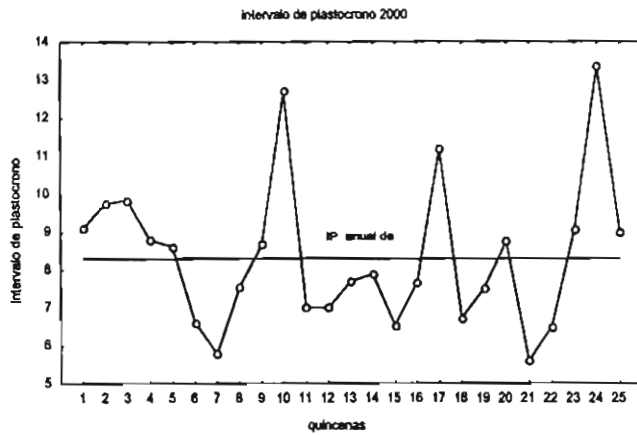


Figura 26. Intervalo de Plastocrono para el año 2000. La línea continua representa el promedio anual.

Una inspección gráfica de los intervalos de plastocrono quincenales de abril de 1998 a diciembre del 2000 nos indican que debido a que la dinámica de *Zostera marina* es estacional, la estimación promedio anual del intervalo de plastocrono resulta estar muy alejada de los promedios mensuales o quincenales. Más aún, los efectos de fenómenos biológicos o climáticos como los eventos del niño no se perciben mediante una estimación media anual del IP pero si serían perceptibles con estimaciones estacionales promedio. Se presentan también, los Intervalos de Plastocrono quincenales para el ciclo completo 1998-2000 con el objeto de poder apreciar en su conjunto los posibles efectos de fenómenos climáticos (Figura 27).

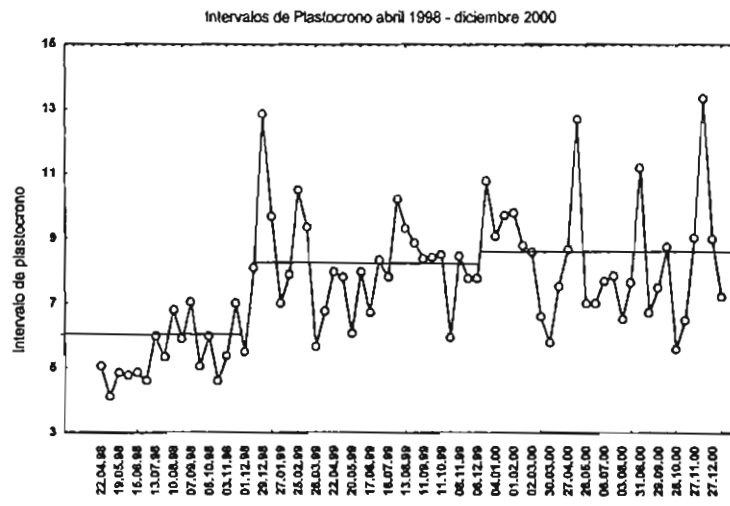


Figura 27. Intervalos de Plastocrono quincenales para el ciclo 1998-2000

5.5 Resultados sobre el estudio demográfico en la pradera de *Zostera marina* L. del Estero de Punta Banda.

La demografía es definida como el estudio de los cambios dinámicos en tamaño, densidad y distribución de una población (Purbes *et al.* 1992). Los procesos demográficos de nacimiento, muerte, emigración e inmigración son los procesos que determinan el número de individuos en una población. Las tasas a las cuales estos eventos ocurren, son influenciadas por factores ambientales y por las propiedades de la especie, por lo tanto al realizar un estudio demográfico es necesario estudiar los procesos y las tasas que los definen.

Como mencionamos en la introducción, usualmente, un análisis de la dinámica de la población, se realiza en términos del número de individuos. Para muchas poblaciones los organismos unitarios son organismos fácilmente distinguibles y la mayoría de los adultos son similares en tamaño y forma. En los organismos modulares, como la mayoría de las plantas terrestres y marinas, sin embargo, los individuos no son fácilmente distinguibles y los miembros de la población tienen una gran variedad de formas y tamaños. Usualmente estos módulos permanecen atados unos a otros y el agregado es inmóvil. Los límites de los organismos modulares son difíciles de determinar y el impacto de estos organismos a su ambiente frecuentemente depende menos del número de individuos genéticamente diferentes que del número y tamaño de sus módulos. Además, los módulos de un organismo en particular, pueden diferir marcadamente en forma y edad por lo tanto, el estudio de los organismos modulares debe centrarse primeramente en el número, tamaño y forma de sus módulos (arquitectura) más que en el número de individuos genéticamente diferentes (Purbes *et al.* 1992). Por otro lado, debemos tomar en cuenta los pulsoa vitales (tasa de mortalidad y

nacimiento) para obtener un estudio demográfico completo por lo que el método de cohortes será también inspeccionado, ya que puede proporcionar valiosa información.

La palabra cohorte, proviene del latín *cohors* que significa compañía de soldados. Según la definición de Purbes *et al.* 1992, una cohorte es un grupo de organismos de la misma edad considerados al paso del tiempo. Otros autores definen a una cohorte como un grupo de individuos de la misma generación (i.e. Haper *et al.* 1977 y Krebs 2001). Margalef (1977) define una cohorte como un conjunto de individuos nacidos simultáneamente y que forman una población homogénea. Este conjunto está sometido a cierta mortalidad y crecimiento de cada uno de los individuos supervivientes. Además, Margalef señala que puesto que la duración de la vida no es la misma en todos los individuos, es de poca utilidad hablar de la duración de la vida media calculada para todos los individuos de una especie, y que debe hacerse referencia a una población más limitada, que vive en condiciones más uniforme, puntualizando que un grupo de referencia adecuado es la cohorte. Una definición más amplia de cohorte, es la de Stearns (1992) en la cual define una cohorte como un conjunto de individuos nacidos en una misma estación del año.

Los métodos para la obtención de tasas de reclutamiento y mortalidad, son ampliamente utilizados en pesquerías, en donde se define una cohorte como una conjunto de peces de aproximadamente la misma edad y que pertenecen al mismo banco o conjunto de peces y en donde la edad de los individuos es usualmente medida en años (Sparre *et al.* 1995). Sin embargo, al realizar sus análisis para la obtención de tasas de reclutamiento, mortalidad así como edad de reclutamiento, suponen que todos los peces de una cohorte son de la misma edad a un tiempo dado lo cual se contradice con las definiciones anteriores en el sentido de que los individuos de una cohorte no necesariamente deben tener la misma edad sino edad similar.

La utilización de cohortes, además de ofrecernos una herramienta para el cálculo de tasas de mortalidad y reclutamiento, nos proporciona importante información sobre la distribución de edades de los individuos que estamos analizando a un tiempo dado y/o a través del tiempo. Lo anterior, conforma importante información ecológica la cual nos ayudará a interpretar los cambios demográficos de una población a través del tiempo.

Analizar la arquitectura de *Zostera marina* en el estero de Punta Banda será la primer aproximación en nuestro estudio durante los muestreos quincenales iniciados en febrero de 1999 hasta diciembre del 2000 (49 quincenas) los cuales se describen en la sección de metodología. Para las Figuras 29-33, 36 y 39, la quincena 1 se refiere a la primera de enero de cada año, quincena 2 a la segunda del mismo mes y así sucesivamente. Posteriormente utilizaremos cohortes para encontrar las tasas de reclutamiento y mortalidad de la pradera.

Resultados para tallos vegetativos.

En las 49 quincenas muestreadas se obtuvieron 820 rizomas con 12599 internodos equivalentes a 177,442 milímetros de largo con aproximadamente 4,014 tallos y 16,143 hojas. Al recuperase cada uno de los rizomas estos fueron dibujados para poder apreciar detalladamente su arquitectura. Lo que significa que de observaciones directas en el área de estudio el rizoma típico de *Zostera marina* L., en el estero de Punta Banda sigue la arquitectura presentada en la figura 28, donde cada parte del rizoma tiene las siguientes características.

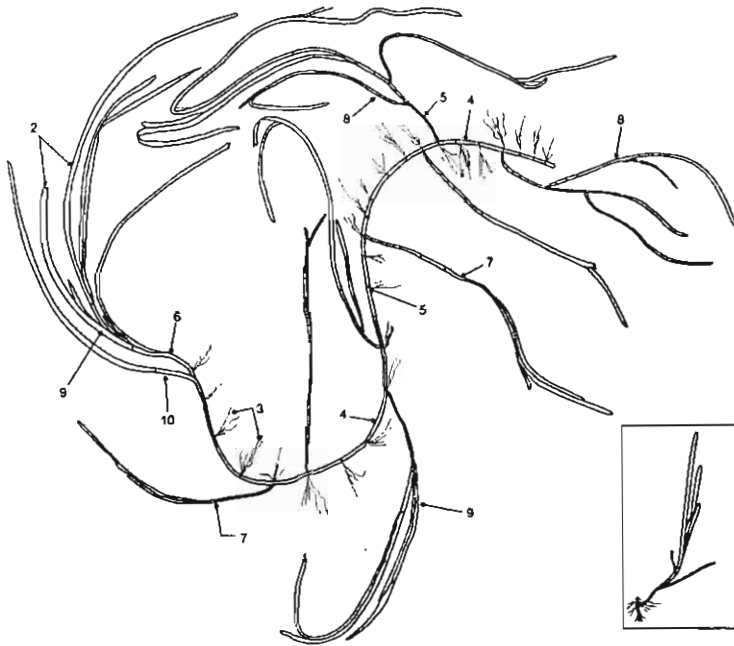


Figura 28. Arquitectura típica de un rizoma vegetativo de *Zostera marina* L. basada en observaciones directas de 820 rizomas en el área de estudio.

Donde:

1. Rizomas: Aseguran la diseminación vegetal del organismo. Pueden ser horizontales o verticales dependiendo de cómo es la diseminación de la planta hacia arriba o hacia los lados. Varios autores mencionan que para el caso de *Zostera marina* no existen rizomas verticales (Duarte *et al.* 1994) pero otros autores si los contemplan (Patriquin 1973). Para nuestra área de estudio encontramos que la arquitectura de esta planta no incluye tallos verticales.

2. Hojas: Donde ocurre la fotosíntesis y la toma de nutrientes de la columna de agua. Estas hojas surgen de los meristemos en los ápices de los rizomas .
3. Raíces: Sirven como anclas y toman nutrientes del sedimento. Las raíces surgen a internodos regulares a lo largo del rizoma.
4. Internodo: La porción del rizoma entre dos cicatrices consecutivas se le llama internodo y son producidos en un intervalo de tiempo entre la formación de dos hojas consecutivas a este intervalo se le denomina Intervalo de Plastocrono (I.P)
5. Nodos: El punto de inserción de las hojas en los rizomas se les denomina nodos y son identificables por las cicatrices que quedan después de la abscisión de la hoja.
6. Tallos vegetativos apicales o principales. Llamamos tallos principales a los tallos apicales de cada rizoma.
7. Tallos secundarios. Llamamos tallos secundarios a las ramificaciones que le siguen al tallo principal a lo largo de todo el rizoma. Estos pueden independizarse del rizoma y convertirse en tallos apicales individuales dando lugar a una nueva ramificación.
8. Tallos terciarios. Llamamos tallos terciarios a las ramificaciones de los tallos secundarios.
9. Ramas laterales. A diferencia de los tallos secundarios y terciarios la ramas laterales están pegadas a la vaina del tallo al cual pertenece y no deja cicatrices.
10. Vaina. Estructura en forma de saco en la cual se forman las hojas.

Las estadísticas básicas para tallos vegetativos se presentan en la Tabla 23 y en las figuras 30-32.

rizomas año 2000	variable	Media	Error est.	error de estimación
	número de cicatrices	15.8	0.526	3.33
	hojas presentes	4.4	0.1	2.27
	edad	20.19	0.5	2.48
	hojas nuevas	1.77	0.0677	3.82
	hojas dentro de vaina	0.48	0.052	10.83
	ramas laterales	0.4	0.059	14.75
rizomas año 1999	tallos nuevos	0.61228	0.1133	18.50
	número de cicatrices	16.95	0.62	3.66
	hojas presentes	4.3	0.12	2.79
	edad	21.25	0.63	2.96
	hojas nuevas	1.8	0.08	4.44
	hojas dentro de vainas	0.71	0.069	9.72
	ramas laterales	0.55978	0.172	30.73
tallos secundarios año 2000	tallos nuevos	0.89	0.083	9.33
	número de cicatrices	2.92	0.11	3.77
	hojas presentes	3.61	0.1	2.77
	edad	6.42	0.22	3.43
	hojas nuevas	1.87	0.1	5.35
	hojas dentro de vaina	0.21	0.025	11.90
	ramas laterales	0.11	0.02	18.18
tallos secundarios año 1999	número de cicatrices	3.5	0.56	16.00
	hojas presentes	3.41	0.51	14.96
	edad	6.95	0.71	10.22
	hojas nuevas	1.75	0.29	16.57
	hojas dentro de vaina	0.4	0.19	47.50
	ramas laterales	0.94	0.11	11.70
tallos terciarios y mayores año 2000	número de cicatrices	0.46	0.12	26.09
	hojas presentes	1.66	0.28	16.87
	edad	2.11	0.39	18.48
	hojas nuevas	1.2	0.21	17.50
	hojas dentro de vaina	0.06	0.025	41.67
	ramas laterales	no hubo	no hubo	
tallos terciarios y mayores año 1999	número de cicatrices	1.17	0.19	16.24
	hojas presentes	2.61	0.18	6.90
	edad	3.78	0.29	7.67
	hojas nuevas	1.72	0.14	8.14
	hojas dentro de vaina	0.27	0.04	14.81
	ramas laterales	0.025	0.011	44.00

Tabla 22. Estadísticas básicas correspondientes a dos años de muestreo.

RIZOMAS Y TALLOS PRICIPALES

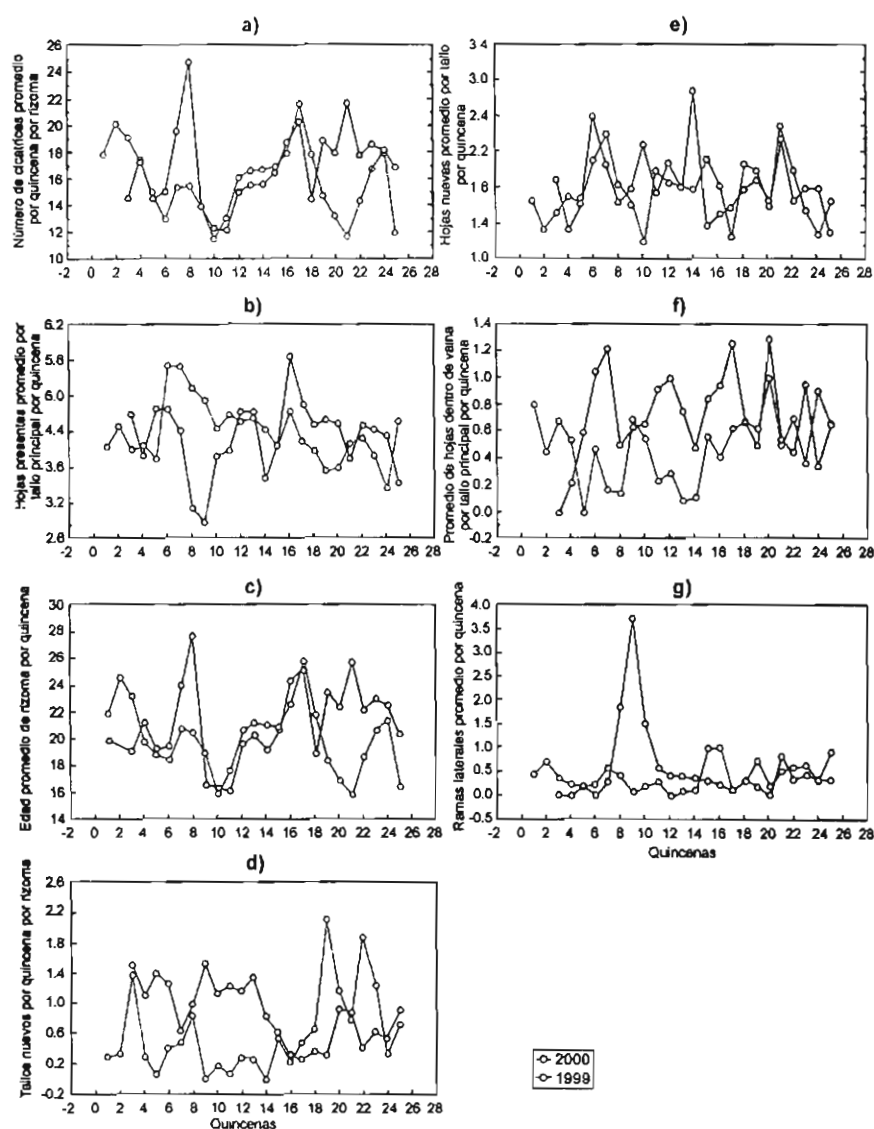


Figura 29. Gráficas de estadísticas generales para Rizomas principales. Promedios quincenales para los dos años de estudio a) número de cicatrices por rizoma, b) hojas nuevas por tallo c) hojas presentes de tallos d) hojas dentro de vaina e) edad de rizoma, f) ramas laterales g) tallos nuevos por rizoma

Podemos observar en las figuras 29 diferencias significativas en las tendencias de las variables analizadas en los dos años de muestreo. Estas posibles diferencias serán probadas estadísticamente más adelante. Por ejemplo, las hojas presentes en los tallos principales (figura 29b) presentan una tendencia inversa de marzo a junio y de julio a diciembre, el número de hojas presentes fue generalmente mayor en 1999 que en 2000. Así mismo, el número de hojas dentro de la vaina fue generalmente mayor para el año 1999 que para el 2000 (figura 29f). Las diferencias en número de ramas laterales presentes (figura 29g) para los tallos principales muestran un gran incremento en los meses de abril y mayo para el año 1999. Así mismo, el número de tallos nuevos por rizoma es claramente mayor durante las primeras 16 quincenas del año de 1999 invirtiéndose esta tendencia hasta aproximadamente noviembre (quincena 20-21) (figura 29d). Únicamente el número de cicatrices en los rizomas y la edad de los tallos principales presentan tendencias similares durante los meses de abril a agosto de ambos años (Figura 29a y 29c respectivamente).

Para los tallos secundarios (Figura 30) tenemos un comportamiento similar, con diferencias significativas de las variables entre los dos años de estudio siendo las más notorias la figuras 30 e y 30 f las cuales representan el número promedio de hojas dentro de vaina y el número promedio de ramas laterales de tallos secundarios. En la figura 30 e, podemos observar que para la mayor parte de 1999 se obtuvieron valores promedio mayores que en el año 2000, mientras que en la figura 30 f se presentan valores promedio mayores en 1999 durante finales de mayo a principios de agosto (quincenas 8 a la 14) y después se mantienen tendencias invertidas.

TALLOS SECUNDARIOS

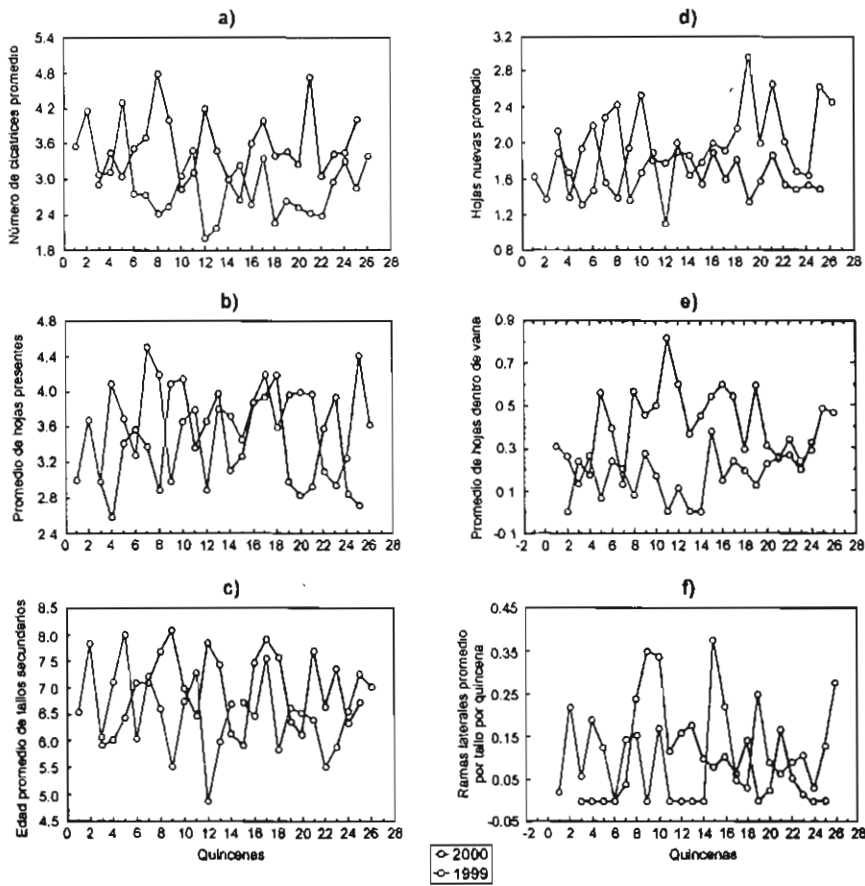


Figura 30. Gráficas de estadísticas básicas de tallos secundarios. Promedios quincenales de a) número de cicatrices, b) número de hojas presentes, c) edad, d) número de hojas nuevas e) hojas dentro de vaina y f) número de ramas laterales

RAMIFICACIONES DE TALLOS SECUNDARIOS (TALLOS TERCIARIOS)

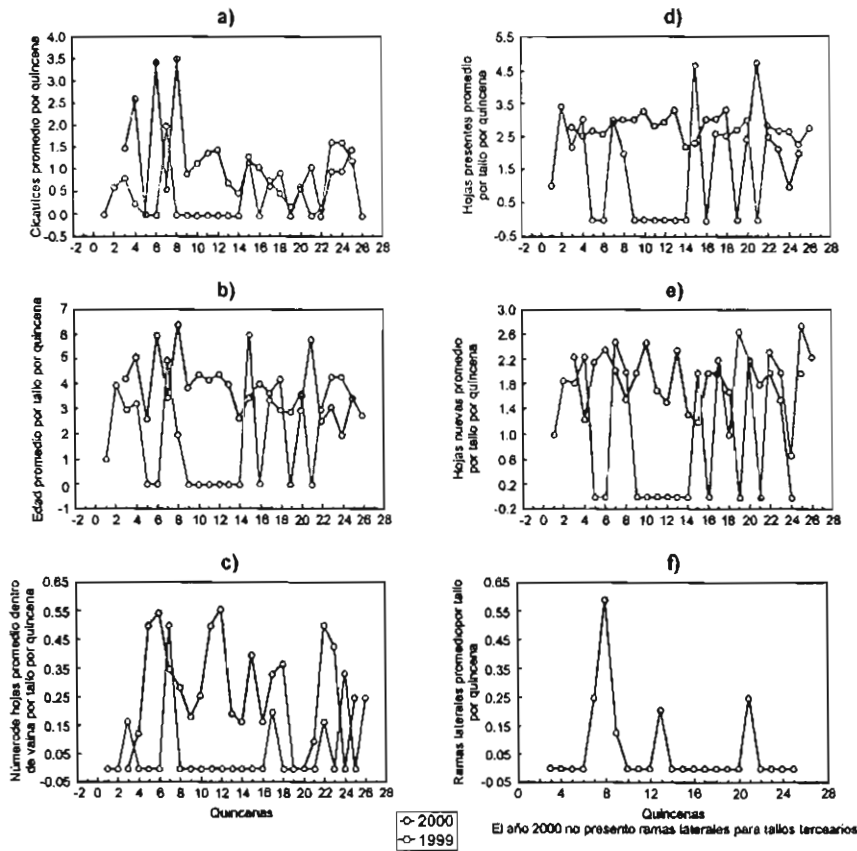


Figura 31. Estadísticas básicas de ramificaciones de tallos secundarios denominados también tallos terciarios durante dos años de muestreo. Se presentan promedios de a) número de cicatrices, b) Edad, c) hojas dentro de vaina, d) número de hojas presentes, e) número de hojas nuevas y f) Número de ramas laterales.

Todas las gráficas de los tallos terciarios, presentan tendencias claramente diferentes entre los años de estudio y parecidas a la de la figura 31d) en donde los promedios de 1999

Todas las gráficas de los tallos terciarios, presentan tendencias claramente diferentes entre los años de estudio y parecidas a la de la figura 31d) en donde los promedios de 1999 son mayores que los promedios del 2000 en los primeros meses de año. Para el año 2000 los tallos terciarios muestreados no presentaron ramas laterales.

RAMAS LATERALES

Hemos definido las ramas laterales como ramificaciones dependientes de los tallos ápicales (principales, secundarios o terciarios), las cuales aún no dejan cicatrices por lo tanto si utilizamos el método de Duarte *et al.* (1994) para estimar la edad de éstas pequeñas estructuras por definición resulta ser igual al número de hojas presentes.

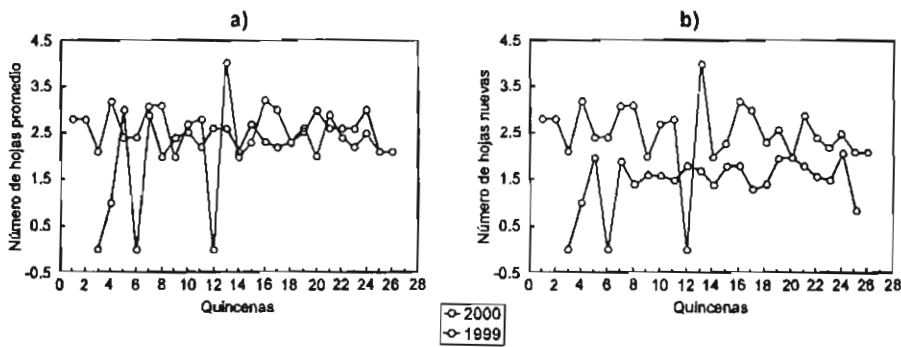


Figura 32. Comparaciones de promedios quincenales de las ramas laterales para dos años de muestreo. a) número de hojas presentes y b) número de hojas nuevas.

Las tendencias del número de hojas de las ramas laterales no muestran ser significativamente diferentes con excepción de las quincenas donde no se encontraron ramas laterales para ambos años (figura 32a). Sin embargo, como podemos observar de la figura 32b del promedio de número de hojas nuevas para las ramas laterales fue en lo general significativamente mayor en el año 2000 que para el año 1999.

Las diferencias observadas en las figuras anteriores (figuras 29-32) pueden ser explicadas por varias razones (fenómenos de niño y/o niña, autoecología de la planta, perturbaciones locales etc). Dichas diferencias fueron corroboradas para casi todas las variables. Sin embargo, debido a que las tablas estadísticas originales son demasiado largas solo presentamos a manera de ejemplo las diferencias para número de cicatrices (Tabla 23)

Fecha	Feb. 2000	Mar. 2000	Abr. 2000	May. 2000	Jun. 2000	Jul. 2000	Agos. 2000	Sep. 2000	Oct. 2000	Nov. 2000	Dic. 2000
Feb. 1999	0.17	0.43	0.56	0.09	0.76	0.61	0.12	0.49	0.20	0.45	0.30
Mar. 1999	0.70	0.01	0.03	0.00	0.21	0.26	0.83	0.03	0.00	0.40	0.01
Abr. 1999	0.09	0.00	0.00	0.00	0.02	0.02	0.12	0.00	0.00	0.04	0.00
May. 1999	0.00	0.37	0.41	0.69	0.07	0.03	0.00	0.60	1.00	0.02	0.72
Jun. 1999	0.01	0.65	0.63	0.53	0.17	0.09	0.00	0.80	0.79	0.05	0.97
Jul. 1999	0.08	0.25	0.44	0.03	0.75	0.56	0.05	0.40	0.10	0.37	0.17
Agos. 1999	0.45	0.00	0.01	0.00	0.11	0.12	0.58	0.01	0.00	0.22	0.00
Sep. 1999	0.15	0.30	0.45	0.05	0.82	0.66	0.10	0.41	0.13	0.47	0.20
Oct. 1999	0.30	0.00	0.00	0.00	0.06	0.07	0.40	0.01	0.00	0.14	0.00
Nov. 1999	0.92	0.01	0.05	0.00	0.35	0.43	0.75	0.06	0.00	0.64	0.01
Dic. 1999	0.50	0.03	0.10	0.00	0.57	0.69	0.45	0.11	0.01	0.93	0.02

Tabla 23. Prueba a posteriori LSD para demostrar diferencias significativas (en negrillas) entre los meses de ambos años de estudio para la variable "número de cicatrices"

Debido al gran número de variables que estamos analizando se presenta en la Tabla 24 un concentrado del análisis de varianza correspondiente para ver diferencias entre meses para los dos años de muestreo.

Variable	diferencias	nivel- <i>p</i>
Número de cicatrices	marzo	0.01
	abril	0.001
	octubre	0.0001
	diciembre	0.02
Número de hojas presentes	marzo	0.04
	abril	0.01
	mayo	0.0001
	agosto	0.02
Edad	abril	0.001
	mayo	0.05
	agosto	0.01
	octubre	0.0004
	diciembre	0.03
Número de hojas nuevas	Marzo	0.002
Número de hojas dentro de la vaina	Febrero	0.004
	Marzo	0.000
	Abril	0.01
	Junio	0.0005
	Julio	0.0001
Número de ramas laterales	Marzo	0.01
	Abril	0.01
	Agosto	0.04
	Diciembre	0.0004
Número de tallos nuevos	Marzo	0.02
	Mayo	0.001
	Septiembre	0.007
	octubre	0.005

Tabla 24. Tabla de análisis de varianza correspondiente a las variables y meses que presentaron diferencias significativas.

Resultados sobre el crecimiento de hojas de *Zostera marina* L.

La tasa de crecimiento de un individuo, es uno de los pulsos vitales más importantes para describir el desarrollo de éste a lo largo de su vida. Como ya mencionamos anteriormente, la respuesta de los pulsos vitales a los cambios ambientales determinarán la dinámica poblacional. Para nuestro estudio demográfico, se analizaron tallos ápicales vegetativos, tallos reproductivos y ramas laterales por separado y se tomaron en cuenta solamente los tallos

completos teniendo un total de 2355 tallos vegetativos, 300 tallos reproductivos y 525 ramas laterales para los dos años de muestreo (49 quincenas), obteniéndose los siguientes resultados preliminares para los tallos vegetativos. (Tabla 25)

	Promedio	Error estándar
Crecimiento 1999	132.24	3.9
Crecimiento 2000	125	4.7

Tabla 25. Promedio anual de crecimiento. (mm /hoja/tallo/quincena)

Las tendencias de crecimiento somático promedio por hoja durante los dos años de muestreo presentan marcadas diferencias las cuales se pueden visualizar en la figura 33.

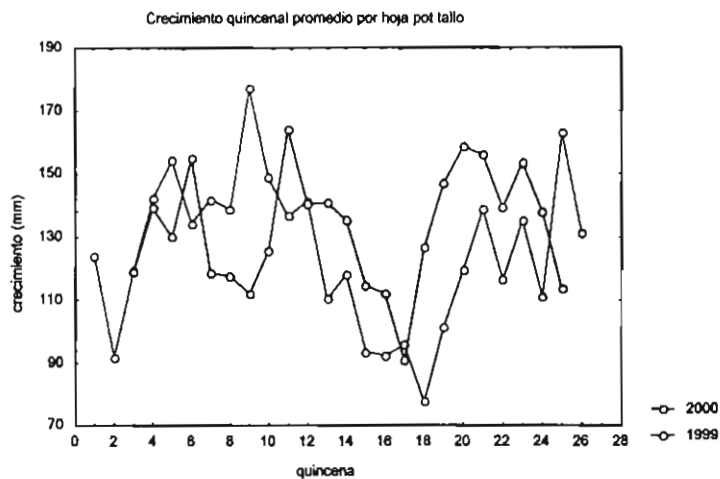


Figura 33. Tendencias de crecimiento somático promedio por hoja por tallo.

Como podemos observar en la figura 33, existen marcadas diferencias en el crecimiento promedio a partir de la mitad de marzo (quincena 5) hasta el mes de diciembre (quincena 24-26) con excepción de la primera quincena de junio y la última quincena de

agosto. De marzo a junio podemos observar una tendencia inversa entre los dos años, esto es cuando en un año aumenta el crecimiento promedio en el otro disminuye. A partir de julio, el crecimiento promedio de 1999 fue mayor o igual que el correspondiente para el año 2000 con excepción de la última quincena de diciembre.

La tabla 26 de análisis de varianza muestra que existen diferencias significativas en crecimiento promedio entre años, meses e interacción años-meses

Factor	Grados de Libertad del factor	Cuadrado Medio del factor	Grados de Libertad del error	Cuadrado Medio del error	F	Nivel-p
Año	1	23368.23	2415	3282	7.12	0.008
Meses	10	43722.7	2415	3282	13.3	0.00
Interacción	10	25466.47	2415	3282	7.75	0.00

Tabla 26. Análisis de varianza para probar diferencias significativas en crecimiento entre los años de muestreo, los meses. También se muestra la interacción entre años y meses.

Además una prueba a posteriori LDS (Tabla 27) muestra las siguientes diferencias significativas en los meses de abril-junio y de septiembre a diciembre entre 1999 y el año 2000.

Fecha	nivel-p
feb-1999 vs feb-2000	0.96
mar-1999 vs mar-2000	0.57
abr-1999 vs abr-2000	0.00
may-1999 vs may-2000	0.02
jun-1999 vs jun-2000	0.01
jul-1999 vs jul-2000	0.00
agos-1999 vs agos-2000	0.07
sep-1999 vs sep-2000	0.01
oct-1999 vs oct-2000	0.00
Nov-1999 vs nov-2000	0.01
dic-1999 vs dic-2000	0.02

Tabla 27 Prueba a posteriori LSD para demostrar diferencias significativas (en negrillas) en crecimiento entre los mismos meses de los dos años de estudio

Presentamos una figura comparativa (figura 34) de los promedios mensuales de algunas variables abióticas entre los años de estudio. Debemos notar en el año de 1999 no fue posible la toma de mediciones de luminosidad y las concentraciones de nutrientes fueron tomadas solo en parte del año. Ésta figura nos podría explicar las diferencias encontradas en las figuras anteriores (Figuras 29-33). Estos es, los cambios en las variables bióticas, podrían estar explicadas en términos de los cambios en las variables abióticas las cuales podrían ser el resultado de fenómenos climáticos como el fenómeno del niño y la niña.

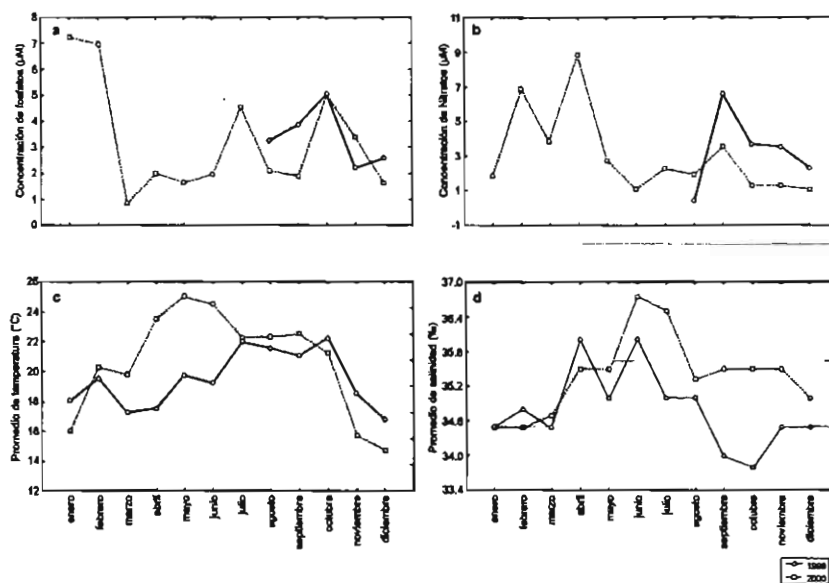


Figura 34. valores promedios mensuales de algunas variables abióticas durante los dos años de estudio.

Ibarra-Obando 1992 y Solana *et al.* 1997 demostraron que la temperatura superficial del mar es el factor más importante para determinar la dinámica de crecimiento de tallos de *Zostera*

marina. Por otro lado, las temperaturas promedio mínima y máxima del estero de punta banda se encuentran entre 12.0-26.0.

Similarmente la salinidad del estero fluctúa entre 33.85 ‰ - 37.74 ‰ (De la Lanza y Caceres 1994). De lo anterior podríamos concluir que las praderas de *Zostera marina* están adaptadas a dichas temperaturas y salinidades y que cualquier cambio drástico provocado por fenómenos ambientales (niño/niña) podrían cambiar la dinámica de crecimiento de la pradera.

Silva-Cota y Alvarez-Borrego (1988) reportan aumento en la temperatura superficial del agua de mar y disolución de nutrientes durante el fenómeno del niño de 1987. En virtud de la ley de tolerancia, el aumento en la temperatura del agua del estero podría provocar tasas de crecimiento sub-óptimas (Solana *et al.* 1998). Similarmente, el descenso en la temperatura superficial del agua de mar podría dar como consecuencia tasas de crecimiento mayores a las normales. Mas aún, se ha reportado estrés por alta temperatura como la responsable de un efecto negativo en el crecimiento de tallos de *Zostera marina* (Rasmusen, 1977). Además, la reducción en la abundancia de tallos y cambio en los patrones estacionales de dichas abundancias se ha atribuido al aumento de la temperatura en Chesapeake Bay (Pénale, 1977, Wetzel y Pénale, 1983, Evans *et al.*, 1986).

Por lo anterior, podríamos atribuir las diferencias en crecimiento a los fenómenos del niño o la niña registrados durante los años de estudio. Según datos de la NOAA, durante 1997-1998 se registró un fenómeno de niño de alto impacto y de septiembre de 1998 a mayo de 1999 se registró un fenómeno de la niña de igual magnitud. Aunque el año 2000 -2001 se consideran años normales, las anomalías de temperatura del agua superficial del mar frente al estero de Punta Banda, muestran aguas frías durante casi todo el año 1999 y los primeros seis meses del 2000 lo cual pudo dar lugar a las altas tasas de crecimiento observados durante el

año 2000 (Figura 35 y figura 36).

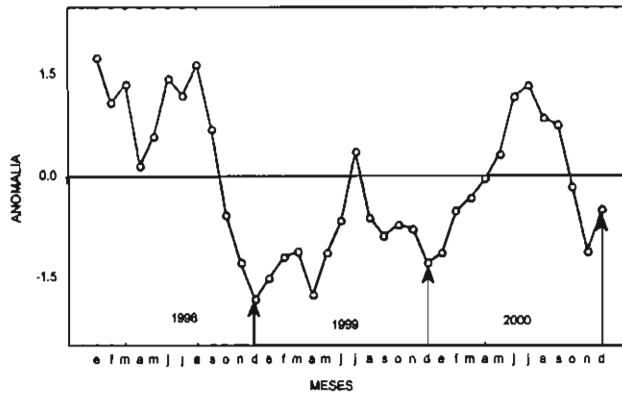


Figura 35. Anomalías de temperatura superficial del mar para el periodo enero de 1998 a diciembre del 2000.

Se hace necesario, un análisis de correlación entre anomalías de temperatura, salinidad y nutrientes disueltos para explicar el posible efecto entre el crecimiento de *Zostera marina* L y los eventos del niño y niña. Esto será objeto de un análisis futuro.

Resultados del análisis de densidad por unidad de área:

Recordemos que un estudio demográfico no puede llevarse a cabo sin un análisis de densidad. Nuestro estudio de densidad se desarrolló mediante muestreos mensuales de abril de 1999 a diciembre del 2000 obteniéndose los resultados que se presentan en la tabla 29.

variable	N	media	mínimo	máximo	Desv. Estd.	Error estd.
Número de tallos	21	99.0	42.5	208.6	46.4	10.13
Número de ramas laterales	21	20.7	1.0	95.0	23.0	5.01
Peso seco de rizomas	21	3.0	1.2	6.8	1.5	0.33
Peso seco de vainas	21	3.2	0.5	10.4	2.8	0.61
Número de hojas	21	328.7	116.0	596.0	125.7	27.43
Peso seco de hojas	21	4.0	0.7	8.8	2.4	0.52
Peso seco de raíces	21	1.0	0.3	2.3	0.5	0.10
Biomasa aérea	21	7.3	1.3	18.6	4.6	1.0

Tabla 28. Resultados generales de las variables de densidad, medidas en unidades por m²

El análisis gráfico de los resultados anteriores para los dos años de muestreo se presenta en la figura 35, en la que podemos observar que de manera general todos los promedios fueron mayores durante 1999. Por ejemplo, el número de tallos fue mayor en 1999 (figura 35a), sin embargo el número de ramas laterales es similar en la parte final de cada año con un aumento drástico durante mayo a junio de 1999 con respecto a la misma fecha del 2000 (figura 35d). Esto puede deberse a que durante abril de 1999 se registró un pronunciado fenómeno de "la niña." El número de hojas por metro cuadrado presenta tendencias parecidas al número de tallos por metro cuadrado, esto aumentó a lo largo del año 1999 con respecto al año 2000 (Figura 36c).

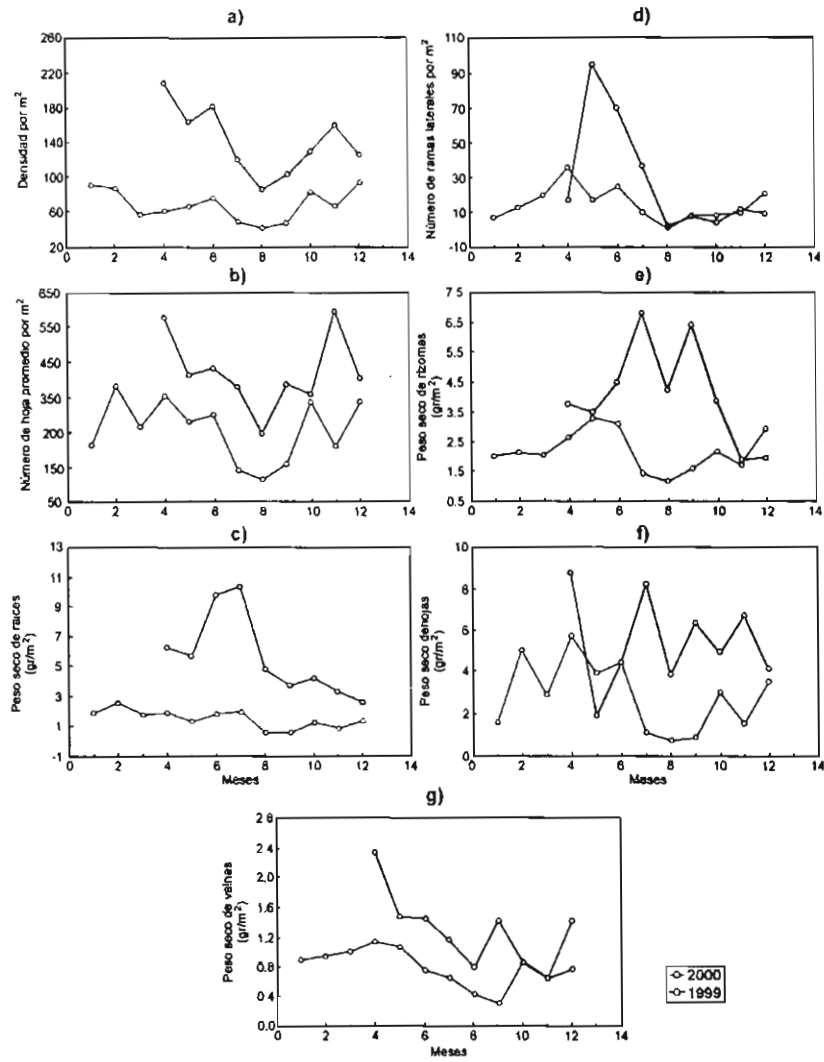


Figura 35. Gráficas del análisis de densidad y biomasa se presenta promedios por metro cuadrado de a) densidad, b) número de ramas laterales, c) número de hojas, d) peso seco de rizomas, e) peso seco de raíces, f) peso seco de hojas y g) peso seco de vainas.

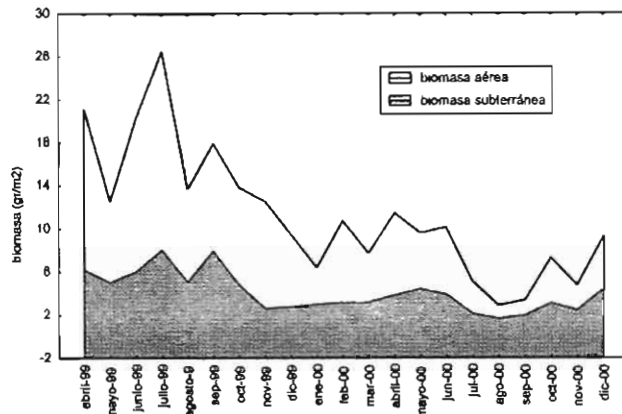


Figura 37. Biomasa aérea y biomasa subterránea a través de los dos años de muestreo.

De lo anterior podemos concluir que en el año 1999 la biomasa fue mucho mayor, especialmente de abril a agosto, a partir de septiembre del mismo año empezó a disminuir "estabilizándose" durante todo el año 2000.

Estadísticas básicas de internodos.

De los 820 rizomas muestreados, se obtuvieron 12,599 internodos equivalentes a aproximadamente 200 metros de rizoma. Durante el ciclo de muestreo se observó una alta variación del tamaño de los internodos tanto dentro de cada rizoma como entre rizomas y entre fechas o estaciones del año. En lo general, el tamaño máximo de internodo en tallos vegetativos fue de 95 mm presentándose este valor en primavera e invierno y el tamaño mínimo fue de 2 mm presentándose este valor a lo largo de todo el ciclo de muestreo. La varianza de los internodos fue de 79.63, la desviación estándar de 8.9. Debido a esta gran variación, el largo promedio por internodo por quincena no representa una medida de tendencia central apropiada.

Sin embargo, dicho análisis estadístico proveyó de la información que se presenta en la figura 38.

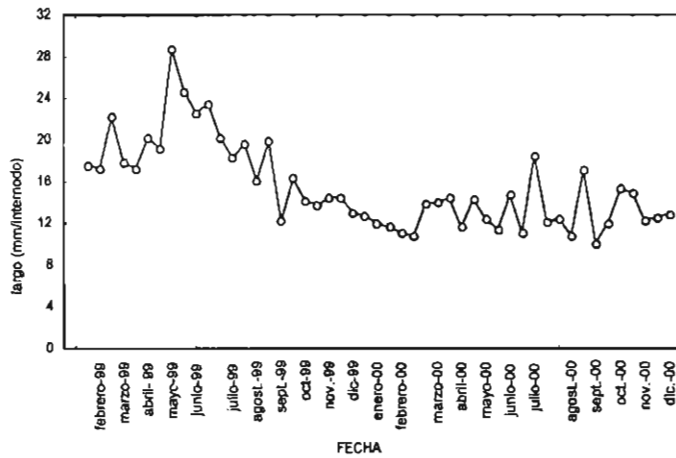


Figura 38. Largo promedio de internodos a través de los dos años de muestreo

La figura 38 nos muestra la tendencia general del promedio de largo de internodo a través de todo el ciclo de muestreo (febrero de 1999 a diciembre del 2000). Podemos observar también, que en 1999 se presentó el promedio de internodos más largos que los registrados en el año 2000. Sin embargo, un análisis de varianza al 0.05 nos muestra mediante sus pruebas múltiples a *posteriori* que esta diferencia está más acentuada durante los meses de abril-junio, meses durante los cuales se presentó un pronunciado fenómeno de la niña en el año de 1999. Durante los meses de otoño e invierno no hubo diferencias significativas entre los dos años. Lo anterior se observa más claramente en la gráfica 39 la cual representa el promedio de largo por internodo por quincena separando los dos años.

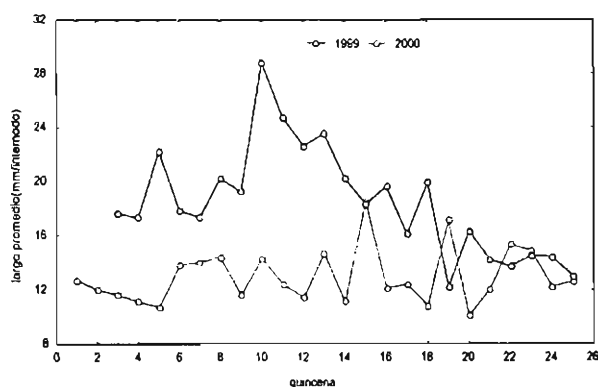


Figura 39. Largo promedio de internodos por rizoma graficados para cada año por separado para poder visualizar las diferencias entre 1999 y el año 2000.

Las gráficas anteriores, nos indican que la producción y crecimiento de internodos también pudieran ser afectados por los fenómenos climáticos.

Mortalidad y Reclutamiento.

Los promedios de tallos muertos y tallos reclutados por rizoma por quincena se presentan en gráfica 40. Se puede observar de manera muy clara la existencia de diferencias entre las estaciones para los dos años de estudio. También se muestra que los promedios de tallos muertos por quincena y los promedio de reclutas por quincena tienen una tendencia cíclica. El promedio anual de mortalidad fue de 1.1 tallos por quincena tanto en 1999 como en el 2000. Por otro lado, el promedio anual de reclutas fue de 1.3 tallos por quincena para 1999 y de 1 recluta por quincena para el año 2000.

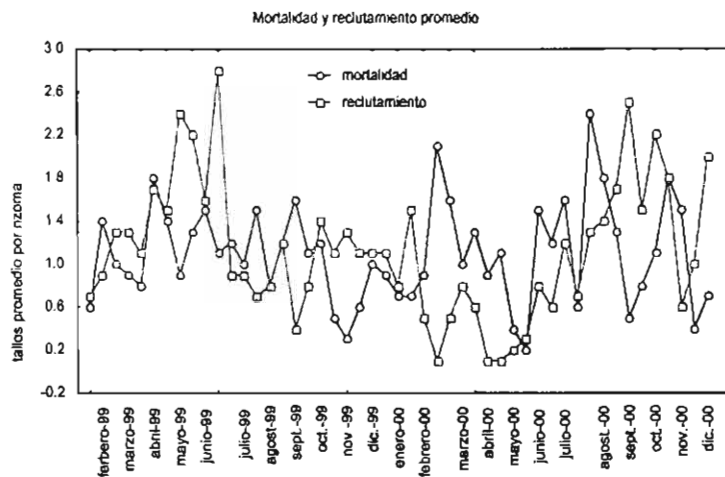


Figura 40. Gráfica de la mortalidad y reclutamiento promedio por tallo por quincenas para los dos años de estudio.

Tasas de mortalidad y reclutamiento.

La aplicación de los métodos reconstructivos propuestos por Duarte *et al.*, (1994) proporcionan grandes ventajas en el estudio de la dinámica de pastos marinos. Dichos métodos, basados en el uso de técnicas de determinación de la edad de la planta a partir de las cicatrices de los rizomas y utilizando solamente uno o pocos muestreos pudieran proporcionar información valiosa para la obtención de tasas de reclutamiento y mortalidad de pastos marinos. Dichos métodos, han sido probados para pastos de vida mas larga como *T. testudinum*. y *C. nodosa*. La arquitectura de estos tallos y el hecho de que las cicatrices que deja la absición de las hojas son fácilmente identificables, permiten que la utilización de estos métodos sea sencillo. Sin embargo, dichas técnicas no han sido validadas para tallos de vida corta como *Z. marina*. Además, puesto que las cicatrices de los tallos secundarios son en sus

primeras etapas tan pequeñas que la distancia entre nodos tiene que ser medida mediante un Vernier, hace que la aplicación del método de Duarte *et al.*, (1994) sea laborioso e impreciso.

Duarte *et al.*, (1994) proponen la obtención de la tasa de mortalidad (M en unidades logarítmicas) definida como la pendiente negativa de la siguiente ecuación a un tiempo t .

$$N_t = N_0 e^{-M t} \quad (5.5.1)$$

Donde N_0 = número de tallos con edad igual a la moda y N_t = número de tallos con edad mayor que la moda. Despejando M de la ecuación anterior tenemos que

$$M = \frac{\ln(N_0) - \ln(N_t)}{t} \quad (5.5.2)$$

Fijando $t=1$ para un muestreo único, M quedaría representada por $M = \ln(N_0) - \ln(N_t)$. El cálculo de M , supone reclutamiento y mortalidad anual constante (Duarte *et al.*, 1994).

Un análisis de varianza con los datos de reclutamiento y mortalidad por quincena nos demuestran que aunque existen diferencias significativas en mortalidad y reclutamiento entre las mismas estaciones de los dos años de muestreo, dentro de cada año no existen diferencias significativas en el tiempo, tanto para reclutamiento como para la mortalidad. Lo anterior demuestra que mortalidad y crecimiento permanecen constantes durante el año y por lo tanto tenemos mortalidad y reclutamiento anual constantes (Tabla 29 a y b) condición necesaria para aplicar el método reconstructivo de Duarte *et al.* (1994).

Factor 1999	Suma de cuadrados del factor	Grados de libertad del factor	Cuadrado medio del factor	Suma de cuadrados del error	Grados de libertad del error	Cuadrado medio del error	F	Nivel-p
Mortalidad	1.66	10	0.1664	1.42	12	0.1183	1.4	0.48
reclutamiento	3.51	10	0.3512	3.71	12	0.309	1.13	0.41

a)

Factor 2000	Suma de cuadrados del factor	Grados de libertad del factor	Cuadrado medio del factor	Suma de cuadrados del error	Grados de libertad del error	Cuadrado medio del error	F	Nivel-p
Mortalidad	3.50	11	0.31	3.98	13	0.306	1.03	0.47
reclutamiento	7.52	11	0.689	2.80	13	0.215	3.1	0.05

b)

Tabla 29. a) Diferencias de mortalidades y reclutamientos entre los meses de muestreo para 1999.
b) diferencias de mortalidades y reclutamientos entre los meses de muestreo para 2000.

Un cálculo de M utilizando el método reconstructivo de Duarte *et al.* (1994), esto es, utilizando la ecuación (5.5.2) para nuestros datos quincenales (49 quincenas, de febrero de 1999 a diciembre del 2000), nos proporciona de manera general tasas de mortalidad negativas (tabla 30) únicamente la quincena del 12 de mayo del 2000 nos presenta un valor positivo para la tasa de mortalidad. Lo anterior, resulta ser ecológica y matemáticamente imposible. Por otra parte Duarte *et al.*, (1994) señalan que la tasa anual de reclutamiento (r_n) puede ser calculada del número total de tallos y el número de tallos mayores de un año de edad en la población mediante la ecuación :

$$r_n = \ln \sum_{t=0}^{\infty} N_t - \ln \sum_{t=1}^{\infty} N_t .$$

Fecha	Moda	N_t	N_0	M
11.02.99	6	26	10	-0.955
25.02.99	7	22	6	-1.299
12.03.99	2	34	5	-1.917
26.03.99	7	41	11	-1.316
09.04.99	3	77	15	-1.636
22.04.99	4	52	10	-1.649
06.05.99	2	103	16	-1.862
20.05.99	8	35	15	-0.847
03.06.99	4	80	18	-1.492
17.06.99	2	70	9	-2.051
02.07.99	4	94	14	-1.904
16.07.99	3	52	7	-2.001
30.07.99	3	61	10	-1.808
13.08.99	9	28	10	-1.030
27.08.99	6	47	8	-1.771
11.09.99	3	87	14	-1.827
27.09.99	4	16	3	-1.674
11.10.99	6	41	13	-1.149
25.10.99	7	42	12	-1.253
08.11.99	6	45	12	-1.322
22.11.99	7	43	10	-1.459
06.12.99	6	45	10	-1.504
20.12.99	6	44	15	-1.076

1999

Fecha	Moda	N_t	N_0	M
04.01.00	9	28	9	-1.135
17.01.00	7	41	8	-1.634
01.02.00	4	53	12	-1.485
16.02.00	7	33	12	-1.012
02.03.00	10	16	6	-0.981
16.03.00	6	31	7	-1.488
30.03.00	5	33	8	-1.417
13.04.00	7	16	6	-0.981
27.04.00	5	22	7	-1.145
12.05.00	17	2	3	0.405
25.05.00	9	12	4	-1.099
08.06.00	5	9	2	-1.504
22.06.00	7	14	3	-1.540
06.07.00	6	14	4	-1.253
20.07.00	7	27	8	-1.216
03.08.00	6	27	7	-1.350
17.08.00	6	20	6	-1.204
31.08.00	5	27	6	-1.504
15.09.00	3	29	7	-1.421
29.09.00	6	12	7	-0.539
13.10.00	4	31	5	-1.825
26.10.00	3	42	11	-1.340
10.11.00	5	30	9	-1.204
27.11.00	6	26	11	-0.860
12.12.00	8	24	8	-1.099
27.12.00	5	39	9	-1.466

2000

Tabla 30. Cálculo de la tasa de mortalidad utilizando el método de Duarte *et al.*, (1994) y nuestros datos.

Sin embargo, es importante recordar que nuestra área de estudio fue perturbada y que al momento de empezar el ciclo de muestreo, los tallos presentes tenían una edad menor que un año por lo que el método de Duarte *et al.*, (1994) para obtener la tasa anual no es aplicable por el momento a esta pradera. Por otro lado, es importante señalar que en este tipo de organismos, tallos nuevos se reclutan continuamente al rizoma (en promedio 1.8 tallos por quincena para cada año). De igual manera la muerte de tallos es igualmente continua (promedios) por lo que en un muestreo dado es poco probable encontrar tallos mayores de un año y en consecuencia la

tasa de reclutamiento anual mediante el método de Duarte *et al.*, (1994) estaría sobre evaluada.

Podemos concluir, aún cuando los métodos reconstructivos de Duarte *et al.* (1994) se aplican de manera exitosa a tallos de vida larga y plantas rizomatosas debido a sus estrategias demográficas y de crecimiento, dichos métodos no son aplicables a tallos de vida corta como *Zostera marina*.

Método de cohortes.

Para pastos marinos, son pocos los estudios demográficos que utilizan cohortes. En este apartado usaremos métodos similares a los utilizados por Olesen y Sand-Jensen (1994) y Perez *et al.* (1994) para proveer de una estimación de las tasas promedio anual de reclutamiento y mortalidad para nuestra pradera en los dos años de muestreo. Es muy importante resaltar que la arquitectura de la planta juega un papel determinante en la esperanza de vida, también es importante señalar la edad promedio para tallos de *Zostera marina* reportada en la literatura es < a 5 años (Olesen y Sand-Jensen 1994).

Recordemos que nuestra pradera está compuesta de organismos "jóvenes" esto es, tras la perturbación sufrida por la construcción del dique en 1983 la pradera en su totalidad sufrió una drástica disminución en densidad, de tal manera que en prospecciones mensuales realizadas durante 1997 a lo largo del estero de Punta Banda, sólo se encontraron pequeños parches de *Zostera marina* de menos de un metro cuadrado de área. En una nueva prospección en enero 1998 se localizó una mayor área poblada por este pasto (Aproximadamente 49 m de largo por 1 metro de ancho) en donde se diseñó el muestreo para el análisis de crecimiento diferencial iniciado en abril de 1998. Para estas fechas, el manchón original de *Zostera marina* se había

extendido hasta cubrir una área aproximada de 100 metros de largo por 1.5 metros de ancho la cual fue delimitada en su totalidad por medio de estacas de maderera y banderillas para el estudio del crecimiento diferencial. En 1999, se seleccionó un área recién poblada adyacente al área anterior para realizar nuestro estudio demográfico. Por lo tanto, puesto que esta área había sido colonizada por *Z. marina* a partir de 1998, en 1999 la probabilidad de encontrar un individuo de edad mayor a un año era nula. De la misma manera la probabilidad de encontrar un individuo de edad mayor o igual a dos años para el año 2000 es pequeña. De lo anterior, podemos concluir que la edad de nuestra población en estudio es menor que dos años. Las figuras 41 y 42 muestran las distribuciones de edades de cada mes en cohortes para los dos años de estudio, en donde las cohortes son clasificadas de la siguiente manera. Edades en meses fueron calculadas utilizando estimaciones directas del Intervalo de Plastocorno promedio (I.P) para los años de muestreo, las cuales fueron de 8.2 y 8.3 días para 1999 y 2000 respectivamente. Por lo tanto para 1999 un tallo de un mes de edad equivale a 3.7 Intervalos de Plastocorno. Similarmente para el año 2000, un tallo con edad de un mes le corresponde una edad en plastocornos de 3.6. Luego entonces, podemos definir nuestras cohortes como individuos de un mes, dos meses etc. y equivalentemente 3.6 I.P, 7.4 I.Ps, 11.1 Ips etc., para el año 1999 y para el 2000 definimos individuos de un mes, dos meses, tres meses, etc., forman cohortes de 3.6 I.P's , 7.2 I.P's , 10.82 I.P's etc. Por otro lado, puesto que los individuos menores o iguales de 3.7 intervalos de plastocorno son considerados nuevos reclutas, éstos no son considerados para el análisis de tasas de mortalidad. Siguiendo la ecuación (5.5.2) para cada intervalo de tiempo (1 mes), consideraremos la tasa de mortalidad de tallos (en unidades logarítmicas) como la reducción exponencial de tallos en cohortes consecutivos.

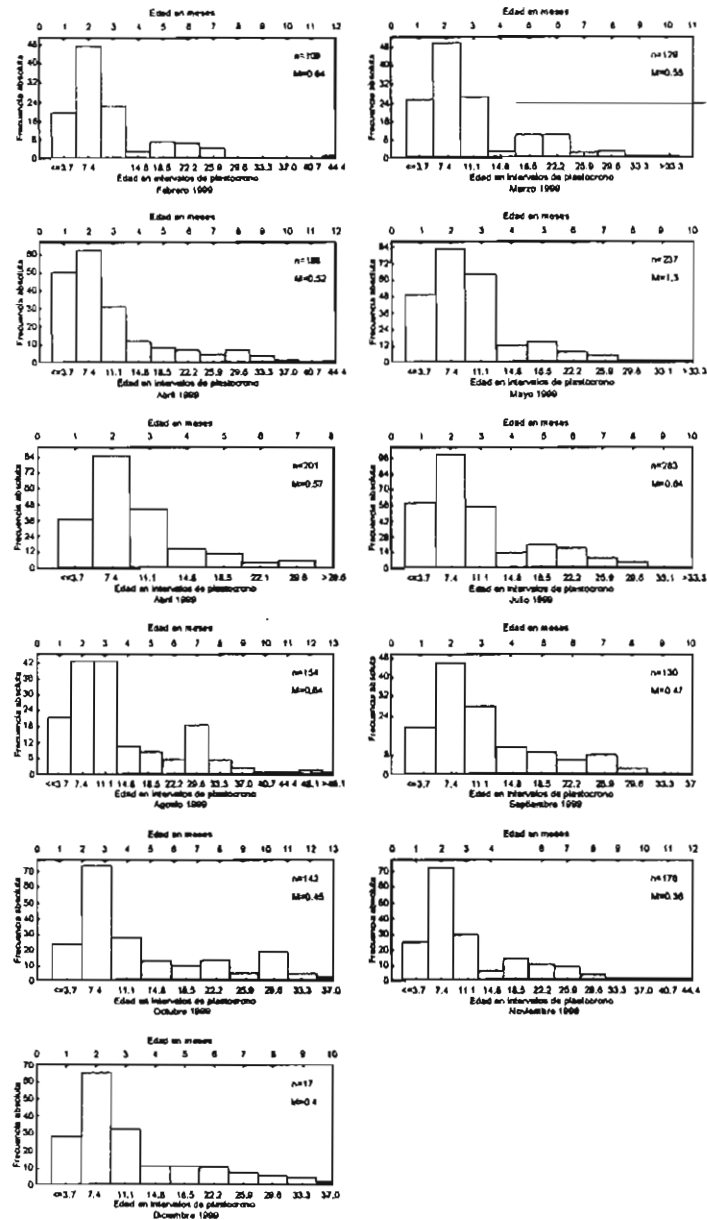


Figura 41. Distribución de Cohortes mensuales para 1999. La tasa anual promedio $M=0.58$ está calculada de los promedios mensuales por el método de Pérez *et al.*, (1994).

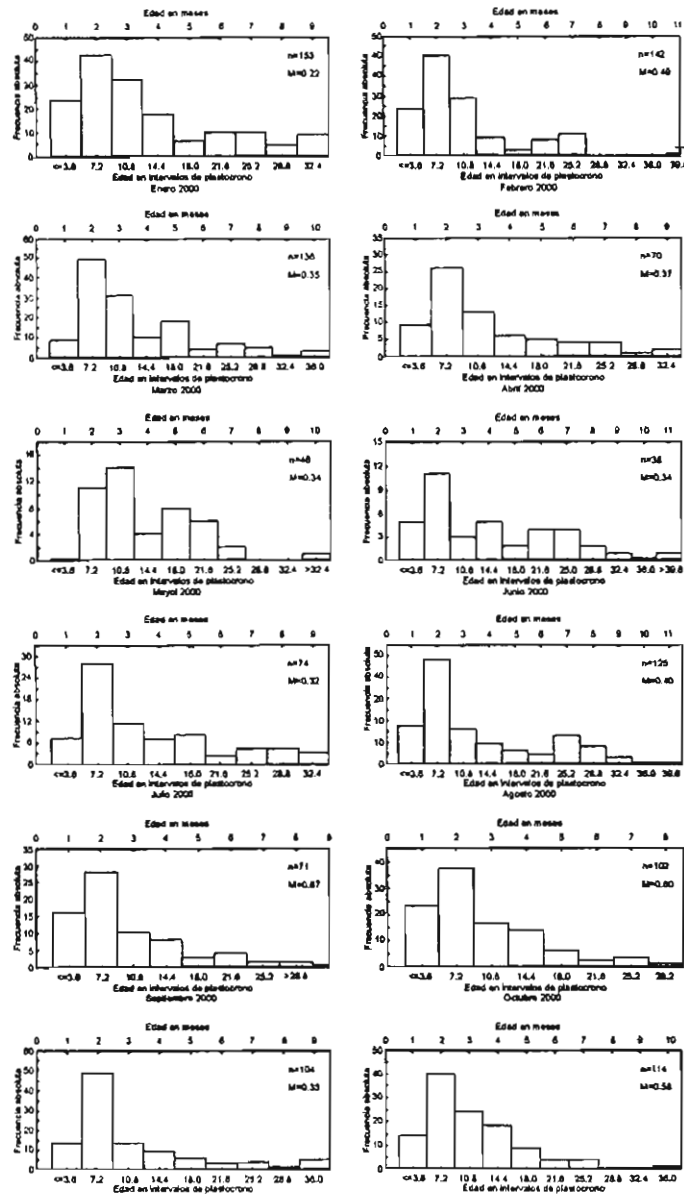


Figura 42. Distribución de Cohortes mensuales para 2000. La tasa anual promedio $M = 0.55$ es calculada de los promedios mensuales por el método de Pérez *et al.*, (1994).

Pérez *et al.* (1994) utilizó este mismo criterio para obtener tasas de reclutamiento en diferentes gradientes de nutrientes para tallos de *C. nodosa* obteniendo resultados confiables. En nuestro caso, calculamos primeramente las tasas de mortalidad mensual y obtuvimos de estas una tasa promedio anual para la mortalidad. Alternativamente, calculamos esta misma tasa utilizando el método de Pérez *et al.* (1994) pero con los datos agrupados tanto para 1999 como para el año 2000. (Figuras 43 y 44).

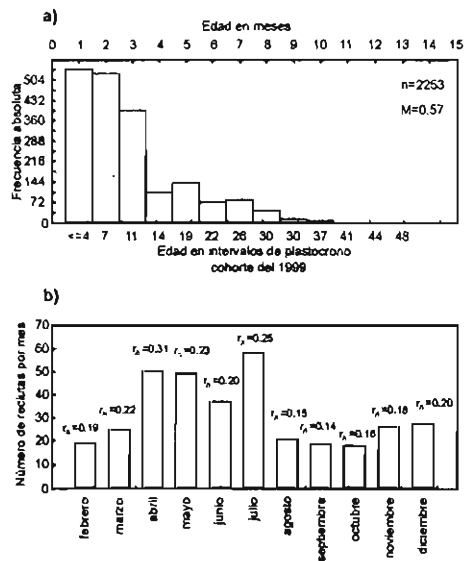


Figura 43. a) Distribución agrupada de Cohortes tallos de *Zostera marina* para 1999. b) Distribución de reclutas por mes para 1999.

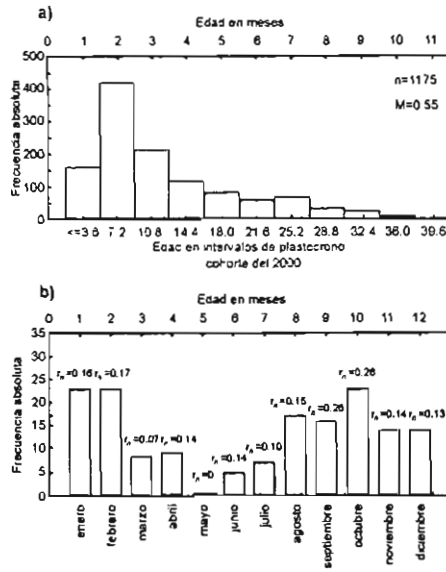


Figura 44. a) Distribución agrupada de Cohortes tallos de *Zostera marina* para 2000. b) Distribución de reclutas por mes para 2000.

Similarmemente, las tasas de reclutamiento (r_n) fueron calculadas mensualmente como el incremento exponencial de individuos nuevos, proporcional al número total de individuos a un tiempo t esto es:

$$r_n = \ln \left(\frac{N_t}{N_t - N_{\text{nuevos}}} \right) t^{-1} = \frac{\ln(N_t) - \ln(N_t - N_{\text{nuevos}})}{t}$$

Asumiendo otra vez que $t=1$ para cada tiempo de muestreo tenemos que

$$r_n = \ln(N_t) - \ln(N_t - N_{\text{nuevos}}) \quad (5.5.3)$$

La gráficas (43 b) y (44 b) nos muestran la distribución mensual de los reclutamientos con sus tasas para cada mes muestreado en 1999 y 2000 respectivamente. La tasa promedio anual de reclutamiento se calculó en 0.20 para 1999 y de 0.14 para el año 2000.

Finalmente, datos de campo fueron ajustados a los modelos propuestos por de Olesen y Sand-Jensen (1994) para tasas de mortalidad y reclutamiento. Estos modelos están representados en las siguientes ecuaciones, para mortalidad

$$N_t = N_{\text{nuevos}} + N_0 e^{-Mt} \quad (5.5.4)$$

y para reclutamiento

$$N_t = \frac{N_{\text{nuevos}} e^{r_n t}}{e^{r_n t} - 1} \quad (5.5.5)$$

Donde N_t representa el número de individuos a la fecha de muestreo, N_{nuevos} es el número de tallos nuevos reclutados durante el periodo t que precedió a la fecha de muestreo y N_0 simboliza el número de tallos presentes a un tiempo $t-1$. Los resultados de los ajustes de las ecuaciones (5.5.4) y (5.5.5) para los dos años de muestreo se resumen en la tabla 32.

Año	M	R^2	Nivel- p	r_n	R^2	Nivel- p
1999	0.46	0.66	0.000026	0.22	0.46	<0.0001
2000	0.21	0.26	0.01	0.16	0.10	<0.0001

Tabla 31. Estimaciones de los parámetros M y r_n utilizando las ecuaciones (5.5.4) y (5.5.5) para los dos años de estudio.

Para el año 2000 las cohortes se formaron de 3.6 I.P's , 7.2 I.P's , 10.82 I.P's etc. equivalentes a uno, dos, tres meses de edad. Para este año los individuos menores o iguales de 3.7 intervalos de plastocrono son considerados nuevos reclutas, y no son considerados para el análisis de mortalidad (figuras 42 y 44)

La edad máxima alcanzada para 1999, fue de 46 I.Ps equivalente a un poco mas de 12 mese de edad y fue alcanzada en julio del mismo año. En este mismo mes, se obtuvo la frecuencia máxima de tallos (99 tallos) de una edad de dos meses. Menos de diez de estos tallos sobrevivieron al mes de diciembre de 1999 (ver figura 42, meses julio y diciembre). En general, como fue demostrado en la Tabla 29, las tasas de mortalidad y reclutamiento fueron constantes a través del tiempo. Sin embargo, el valor máximo que alcanzó la tasa de mortalidad en 1999 fue de 1.3 (ver figura 44) en el mes de mayo y corresponde a la drástica disminución en biomasa y densidad en este mismo mes. El valor mínimo de la tasa de mortalidad para este año se alcanzó en noviembre y tuvo un valor de 0.36.

La tasa máxima de reclutamiento para 1999 se alcanzó en abril. Sin embargo, la mayor frecuencia de reclutas fue en julio, mientras que el valor mínimo de esta tasa se alcanzó en septiembre.

La tasa anual promedio de mortalidad obtenida de los estimaciones mensuales para 1999 fue de 0.58 y la estimada por el método de Pérez *et al.*, (1994) con los cohortes agrupados fue de 0.57 (ver gráficas 41 y 43 a). Por otra parte el ajuste de la ecuación (5.5.4) para la tasa promedio anual de mortalidad arrojó un valor de 0.46 con un coeficiente de determinación de 0.66. No se encontraron diferencias significativas entre la evaluación de la tasa anual de mortalidad por el método de Pérez *et al.* (1994) y la tasa promedio obtenida mediante la ecuación (5.4.4) ($t = 0.8450$, $gl = 20$, $p > .30$).

Similarmente, la tasa promedio anual de reclutamiento obtenida de las estimaciones mensuales (ecuación 5.5.3) se calculó para este año en 0.20 y la estimada mediante la ecuación (5.5.5) fue de 0.22 con $R^2 = 0.46$. Estas dos estimaciones no presentaron diferencias significativas. ($t = 0.28856$, $gl = 20$, $p > .30$).

Para el año 2000, la edad máxima alcanzada en febrero fue de 38 IPs equivalente a 11 meses de edad, sin embargo, en julio y agosto se alcanzaron edades de 37 IPs cercanas a la edad máxima. Febrero y marzo de este año, presentaron las frecuencias máximas de tallos de dos meses de edad (50 tallos) pero ninguno de estos tallos sobrevivió a diciembre del 2000. (figura 42, meses febrero marzo y diciembre).

Para el año 2000, las tasas mensuales de mortalidad se mostraron más constantes que en 1999. El máximo fue de 0.67 y el mínimo de 0.22 alcanzados en septiembre enero respectivamente. Sin embargo, el valor máximo no se vió reflejado en la biomasa y densidad de octubre probablemente a que septiembre y octubre presentaron la tasa de reclutamiento máxima (0.26) para este año. La tasa mínima de reclutamiento se presentó en mayo con cero reclutas registrados. Esto pudiera deberse, al hecho de que mayo es el mes con máxima floración y durante este periodo el reclutamiento debe ser mínimo y la mortalidad máxima para dejar espacio libre donde puedan fijarse las semillas en el sustrato. La diferencia entre los meses de mayo de 1999 y mayo del 2000 con respecto a las tasas de reclutamiento y mortalidad, pudieran deberse al fenómeno de la “niña” presentado durante 1999 y en el cual la anomalía máxima de temperatura se presentó en abril de 1999 con aguas más frías de lo normal para estas fechas propiciando, probablemente, una tasa de mortalidad alta para estas fechas.

Las diferentes estimaciones de la tasa promedio anual de mortalidad fueron de 0.42 utilizando los valores mensuales y el método de Pérez *et al.* (1994), de 0.55 mediante las cohortes agrupadas (figura 42 y 43 a) y de 0.21 a través del ajuste de la ecuación (5.5.4) con un coeficiente de determinación de 0.51. Sin embargo, encontramos diferencias poco significativas entre la estimación mediante el método Pérez *et al.* (1994) y la obtenida por el ajuste al modelo representado por la ecuación (5.5.4) ($t=1.945$, $gl=22$, $0.1 < p < 0.05$).

De la misma manera, la tasa promedio anual de reclutamiento obtenida de las estimaciones mensuales (ecuación 5.5.3) fue calculada para este año en 0.14, mientras que el ajuste a la ecuación (5.5.5) nos proporciona un valor de 0.16 con una $R^2 = 0.10$ no observándose diferencias poco significativas entre estas dos últimas estimaciones de la tasa anual de reclutamiento. ($t= 0.859$, $gl = 22$ $p > 1$).

Por lo anterior podemos concluir que debido al bajo coeficiente de determinación obtenido en el ajuste de las ecuaciones (5.5.4) y (5.5.5) para la obtención de las tasas anuales de mortalidad y reclutamiento para los dos años de muestreo, el método simple de cohortes presenta una mejor representación de estos parámetros. Este método, nos permite también observar algunas estrategias de crecimiento de *Zostera marina*. Esto es, por ejemplo, a una tasa de mortalidad alta en mayo de 1999 le acompañó una tasa de reclutamiento baja y a un valor bajo de reclutamiento bajo para mayo del 2000 le correspondió una tasa de mortalidad baja en ese mes de tal manera que la planta cambia su estrategia de expansión y crecimiento.

Análisis de correlación.

En la sección de materiales y métodos de esta tesis, se puntualiza que se efectuaron mediciones de variables abióticas durante la mayor parte del experimento, las cuales fueron:

concentraciones de fosfatos y nitratos tanto en la columna de agua como en el agua intersticial (micro Molar (μM)), temperaturas máximas, mínimas y promedios ($^{\circ}C$), salinidad (‰), y luminosidad dentro del agua (fotones por segundo).

Aunque las concentraciones promedios de fosfatos y nitratos en el agua intersticial fueron muy parecidas (3.15 y 3.45 micro molar) respectivamente, con mínimos de $0.3 \mu M$ para ambas y máximos de $12.0 \mu M$ para fosfatos y $15.0 \mu M$ para nitratos, las disponibilidad de fosfatos estuvo siempre presente no siendo así para los nitratos. En la columna de agua, las concentraciones de nitratos fueron muy bajas teniendo un mínimo de $0.09 \mu M$. Las concentraciones de fosfatos en la columna de agua también fueron elevadas teniendo mínimo de 0.39 y máximo de $3 \mu M$. La temperatura máxima promedio en la columna de agua fue de $22^{\circ}C$ mientras que la mínima de $18^{\circ}C$. Las mediciones de luz disponible en el agua tuvo un promedio de 48 fotones por segundo con un mínimo de 0.47 y un máximo de 170.5 fotones por segundo cabe mencionar que esta variable tuvo una alta desviación estándar (0.46) debido a las mediciones fue de 0.05. Los resultados son presentados en la tabla 33 con la siguiente nomenclatura:

CTPQ= Crecimiento promedio por tallo por quincena (mm).

FOSFAA= Concentración de fosfatos en el agua intersticial (μM).

NITAA= Concentración de nitratos en el agua intersticial (μM).

FOSCL= Concentración de fosfatos en la columna de agua (μM).

NITCL= Concentración de fosfatos en la columna de agua (μM).

CICRIZ= Número de cicatrices promedio por tallo por quincena.

HPRIZ= Número de hojas promedio presentes por tallo por quincena.

EDRIZ= Edad promedio de tallo por quincena (IP)
 HNRIZ= Número promedio de hojas nuevas por tallo por quincena.
 HDVRIZ= Número promedio de hojas dentro de la vaina por tallo por quincena.
 RLRIZ= Número promedio de ramas laterales por tallo por quincena.
 TEMM= Temperatura promedio máxima en el agua por día ($^{\circ}C$).
 TEMN= Temperatura promedio mínima en el agua por día ($^{\circ}C$).
 BIO= Biomasa promedio por metro cuadrado por mes. (gr)
 DEN= Número promedio de tallos por metro cuadrado por mes.
 LUMAG = Luminosidad promedio en la columna de agua quincena. (fotones /seg.).
 LARNO = Largo promedio de nodo por rizoma por quincena (mm).

Los números en azul en la tabla 33, parecen indicar correlaciones altamente significativas entre las variables ($R \geq 0.50$). Podemos observar que crecimiento, temperatura, luminosidad, biomasa y densidad podrían estar altamente correlacionadas con el tiempo. Lo anterior corroboraría, la estacionalidad de las variables correlacionadas. También podríamos suponer una correlación significativa entre número de cicatrices y edad de un tallo con el crecimiento de este. Una alta correlación entre crecimiento y temperatura tanto máxima como mínima (0.56,0.68) nos confirmaría lo señalado por McRoy (1970) y Solana *et al.* (1997) en el sentido de que la temperatura es el principal factor que influye en el crecimiento de *Zostera marina*. Sin embargo, estos autores así como McRoy (1972) y Short (1987) también destacan que los nutrientes son factores determinantes en la dinámica foliar de los pastos marinos.

Los valores que en la tabla 33 aparecen en rojo, indican que sería razonable probar la hipótesis de que existe una correlación relativamente alta entre las variables asociadas ($R \geq 0.25$). Es decir, podríamos inferir por ejemplo, una alta correlación de los fosfatos de la

columna de agua con algunas variables demográficas como número de cicatrices, hojas presentes, hojas dentro de la vaina, número de ramas laterales y largo promedio de nodos por rizoma por quincena. Por otra parte, la luminosidad en la columna de agua presenta un coeficiente de correlación mayor de 0.25 ($R = 0.36$) solamente con el número de ramas laterales por quincena.

Sin embargo, la validación estadística de las hipótesis de los párrafos anteriores, demanda la corroboración de los supuestos inherentes a un análisis de correlación, lo cual no fue realizado en este apartado. Por lo tanto, los valores de la tabla 33 pueden ser considerados indicadores previos a la realización de un análisis de componentes principales u otros análisis pertinentes.

	FECHA	CPTQ	FOSAA	NITAA	FOSCL	NITCL	CICRIZ	HPRRIZ	EDRIZ	HNRRIZ	HIDVRIZ	RURIZ	TEMAM	TEMAMN	BIO	DEN	LUMAG	LARNO
FECHA	1.00	-0.68	-0.21	-0.40	0.03	0.30	0.12	-0.41	0.10	0.02	0.37	0.22	0.56	0.68	-0.78	0.74	-0.59	0.14
CPTQ	-0.68	1.00	-0.20	0.11	-0.05	-0.21	-0.58	0.36	-0.53	-0.18	-0.25	-0.46	-0.06	-0.69	0.74	0.46	0.22	-0.24
FOSAA	-0.21	-0.20	1.00	0.28	0.26	-0.21	0.34	-0.33	0.23	0.03	0.28	0.50	-0.28	0.08	-0.05	0.11	0.53	0.27
NITAA	-0.40	0.11	0.28	1.00	-0.14	-0.16	-0.07	0.28	-0.01	0.07	0.06	0.18	-0.31	-0.25	-0.07	0.07	0.39	0.22
FOSCL	0.03	-0.05	0.26	-0.14	1.00	-0.18	-0.13	-0.05	-0.20	0.36	0.03	0.14	0.19	0.04	0.13	0.12	0.06	-0.05
NITCL	0.30	-0.21	-0.21	-0.16	-0.18	1.00	0.23	-0.09	0.23	-0.13	-0.18	-0.13	0.30	0.34	-0.38	-0.29	-0.22	-0.28
CICRIZ	0.12	-0.58	0.34	-0.07	-0.13	0.23	1.00	-0.25	0.58	-0.12	0.04	0.12	-0.17	0.41	-0.19	0.12	0.12	-0.12
HPRRIZ	-0.41	0.36	-0.33	0.28	-0.05	-0.09	-0.25	1.00	-0.01	0.40	-0.42	-0.01	-0.13	-0.08	0.58	0.20	0.03	0.12
EDRIZ	0.10	-0.53	0.23	-0.01	-0.20	0.23	0.58	-0.01	1.00	-0.03	-0.08	0.13	-0.14	0.45	-0.13	-0.06	0.09	-0.07
HNRRIZ	0.02	-0.18	0.03	0.07	0.36	-0.13	-0.12	0.40	-0.03	1.00	-0.28	0.45	-0.15	-0.07	-0.24	-0.34	0.03	0.35
HIDVRIZ	0.37	-0.25	0.28	0.06	0.03	-0.15	0.04	-0.42	-0.06	-0.28	1.00	0.08	-0.10	0.22	-0.57	-0.48	-0.05	-0.07
RURIZ	0.22	-0.46	0.50	0.18	0.14	-0.13	0.12	-0.01	0.13	0.45	0.08	1.00	-0.16	0.37	-0.37	-0.36	0.36	0.59
TEMAM	0.56	-0.06	-0.28	-0.31	0.19	0.30	-0.17	-0.13	-0.14	-0.15	-0.10	-0.16	1.00	0.31	0.02	-0.30	-0.51	0.18
TEMAMN	0.68	-0.69	0.08	-0.26	0.04	0.31	0.41	-0.08	0.45	-0.07	0.22	0.57	0.31	1.00	0.12	0.32	0.29	0.09
BIO	0.78	0.74	-0.05	-0.07	0.13	-0.28	-0.19	0.58	-0.13	0.24	-0.57	-0.17	0.02	-0.13	1.00	0.81	0.08	0.01
DEN	0.74	0.46	0.11	0.07	0.12	-0.29	0.12	0.20	-0.08	-0.34	-0.48	-0.36	-0.30	-0.32	0.81	1.00	0.19	-0.06
LUMAG	-0.59	0.22	0.53	0.36	0.06	-0.22	0.12	0.03	0.09	0.03	-0.05	0.36	-0.51	-0.29	0.08	0.19	1.00	-0.14
LARNO	0.14	-0.24	0.27	0.22	-0.05	-0.28	-0.12	0.12	-0.07	0.35	-0.07	0.59	0.18	0.08	0.01	-0.06	-0.14	1.00

Tabla 33. Correlaciones entre todas las variables utilizadas en el estudio demográfico.

En ese contexto, Solana Arellano *et al.* (2004) encontraron que la temperatura y la luminosidad son los factores que tienen mas efecto en las variables bióticas para nuestra

pradera de *Zostera marina*. Las concentraciones de nutrientes (fosfatos y nitratos) fueron también importantes pero en menor escala. Además, nuestro estudio demostró que las variables bióticas son determinadas por dos factores principales, uno determinado por luminosidad y temperaturas y el otro por la concentración de nutrientes en la columna de agua. Esto en conjunción con la figura 34 sugiere que las diferencias de las variables bióticas entre los años de estudio presentadas en las figuras 29-32,36,37,39 y 40 son producto de las diferencias observadas en las variables abióticas para esos mismos años.

6. Discusión y conclusiones

La consecución de los objetivos de la presente investigación, permitió la integración de herramientas analíticas para reducir la incertidumbre asociada con los procedimientos de estimación de variables descriptoras de la dinámica foliar de *Zostera marina*. Las metodologías desarrolladas incluyen la determinación de una relación estadísticamente consistente entre biomasa e Índice de Área Foliar, la cual se obtuvo utilizando modelos alométricos para la descripción de la relación entre peso seco y la longitud foliar. Mediante la combinación de las hipótesis de escalado alométrico y crecimiento asintótico foliar fue posible, aplicar métodos indirectos de estimación de las correspondientes tasas de crecimiento y producción. Los resultados también permitieron generar el paradigma de crecimiento diferencial foliar lo cual permite introducir un factor de corrección para reducir la incertidumbre en las estimaciones de crecimiento basadas en métodos tradicionales de marcado.

La exploración de la relación entre biomasa aérea y densidad de tallos es otra contribución que permite corroborar la no existencia de un control denso-dependiente en praderas de *Zostera marina*. Adicionalmente, la integración de la información del estudio demográfico bianual nos permite concluir que *Zostera marina* no mantiene una estrategia única de crecimiento. También se demostró, que la determinación del promedio anual del Intervalo de Plastocrono induce un importante nivel de incertidumbre en la determinación de la edad de los tallos de *Zostera marina* concluyéndose que dichos promedios deben analizarse estacionalmente.

Biomasa Índice de Área Foliar.

Las determinaciones de biomasa aérea por unidad de área en *Zostera marina* han sido obtenidas por otros autores a través de la utilización del Índice de Área Foliar (I.A.F). De manera general, se ha considerado que entre dichas variables existe una relación lineal (*cf ec. 5.1.1*). Sin embargo, en el apartado 5.1 hemos demostrado que tal relación funcional sólo puede ser derivada y justificada matemáticamente sustituyendo la ecuación alométrica (5.1.5) en la ecuación (5.1.4) para obtener una relación no-lineal entre biomasa aérea y I.A.F (*cf ec. 5.1.13*) en la cual, aun cuando la mayor variabilidad es explicada por los dos primeros términos, el tercer término intrínsecamente no-lineal, nos proporciona una mejor estimación de los parámetros y una considerable reducción en el error y por lo tanto un mayor coeficiente de determinación ($R^2 = 98\%$ para los datos utilizados). Además, la heterocedasticidad mostrada en el análisis de residuales del ajuste de la ecuación (5.1.1) es eliminada al incluir el término no lineal en el modelo. Como consecuencia, la ecuación (5.1.13) nos presenta una adecuada relación entre biomasa aérea e Índice de Área Foliar para *Zostera marina*.

La aparente relación lineal entre las variables antes mencionadas, puede ser explicada al constatar que los parámetros alométricos encontrados en el ajuste de la ecuación (5.1.13) son menores a uno y por lo tanto los términos de orden superior en la expansión en series de potencias de la expresión (5.1.10) se hacen muy pequeños y por lo tanto pueden ser omitidos. Esto hace que el término lineal de la ecuación (5.1.13) sea dominante. Sin embargo, se puede comprobar estadísticamente que su uso como único descriptor de la relación entre biomasa y I.A.F sería erróneo. Nuestros resultados muestran que los primeros términos de la expresión (5.1.11) son estadísticamente diferentes de cero y que su inserción en el modelo descrito

mediante la ecuación (5.1.13) aumenta la bondad del ajuste de esta ecuación con respecto a la ecuación (5.1.1) y por lo tanto los estimadores ajustados mediante el uso de (5.1.13) son adecuados. Como conclusión, se demostró que con los datos obtenidos la ecuación (5.1.13), representa un mejor modelo para la obtención del factor de escala del Índice de Área Foliar (I.A.F) y por lo tanto se reduce el sesgo estadístico en las estimaciones de biomasa aérea basadas en dicha variable. Mas aún, para nuestro estudio y de acuerdo con los resultados de la Tabla III, podemos concluir que el factor de escala del Índice de Área Foliar obtenido mediante el ajuste de la ecuación (5.1.13) reduce significativamente la incertidumbre y el error en las estimaciones de biomasa aérea mediante el uso del I.A.F. Por lo tanto, el modelo representado por dicha ecuación es un mejor predictor de la biomasa producida por *Zostera marina*.

Determinaciones *in situ*. del Índice de Área Foliar mediante aparatos como el "plant canopy analyzer" y otros similares, aunado al uso de la ecuación (5.1.13) proveen un método de estimación que evita muestreos destructivos en la determinación de la biomasa aérea en praderas de *Zostera marina* L.

Tasas de crecimiento y producción mediante la utilización del modelo alométrico.

Por otra parte, la mayoría de los métodos utilizados para estudiar crecimiento y biomasa a un determinado tiempo t en fanerógamas marinas, resultan ser muy costosos, consumen demasiado tiempo en el laboratorio y requieren de técnicas de muestreo destructivas como las técnicas de marcado de hojas (Sand-Jensen 1975; Jacobs 1979). Más aún, se ha demostrado que la excesiva manipulación del material por parte del investigador aumenta el error de estimación de estadísticos y parámetros de los datos colectados (Mandel 1964). Otras técnicas

para medir la producción de pastos marinos involucran cosecha de hojas (McRoy y McMillan 1977) sin embargo, Hamburg and Homann (1986) demostraron que tales métodos perturban los procesos de crecimiento y fisiológicos a nivel foliar. Los métodos analíticos originales pueden simplificar considerablemente las estimaciones de las tasas de crecimiento foliar en *Zostera marina* ya que sólo se requieren mediciones del largo de las hojas, las cuales pueden realizarse directamente en el campo sin necesidad de desprender los tallos del sustrato. Más aún, estas técnicas permiten valorar las correspondientes tasas de producción. Nuestros resultados, pueden ser aplicados a datos similares de una manera directa. Las ventajas de la presente aproximación teórica, consisten en la simplificación de las estimaciones directas, las cuales resultan ser tediosas y largas. Además, tomando en cuenta los parámetros alométricos de la ecuación (5.1.1) previamente estimados, los métodos antes señalados podrían evitar métodos destructivos de muestreo puesto que las estimaciones involucradas pueden estar basadas en mediciones directas de las longitudes de las hojas haciendo innecesaria la remoción de los tallos. Además, los métodos desarrollados en este trabajo permiten conocer una estimación de las incertidumbres asociadas a las cantidades estimadas.

Relación entre densidad y biomasa de tallos de *Zostera marina*.

La existencia de una relación matemática entre dos variables, permite la predicción de una en término de la otra. Decir que la biomasa depende de la densidad de tallos de *Zostera marina* por unidad de área, equivale a aseverar que su estrategia de crecimiento es denso-dependiente.

La relación de denso-dependencia para plantas terrestre, ha sido estudiada ampliamente por Yoda *et al.* (1963) quienes establecen que si una población presenta denso-dependencia,

entonces debe seguir la ley de auto-aclareo o ley de los $-3/2$, la cual esta representada por la ecuación (5.2.1). Por otro lado, Hutchings (1979) sugiere que las plantas que no siguen la ley de auto-aclareo como estrategia de crecimiento presenta una trayectoria cíclica en la gráfica de la variabilidad temporal del logaritmo del peso seco promedio por planta contra la densidad por metro cuadrado (Figura 9b). Aún cuando algunos autores (Duarte & Kalf 1987) conjeturan que las plantas acuáticas presentan auto-aclareo, los resultados de la presente investigación confirma la conjetura de Olesen & Sand-Jensen (1994) acerca de la poca posibilidad de que praderas de *Zostera marina* conformen la ley de los $-3/2$.

Tanto los datos obtenidos en la bahía de San Quintín como los del estero de Punta Banda presentaron el prototipo de las gráficas cíclicas de Hutchings (1979) las cuales indican la ausencia de una relación de denso-dependencia entre biomas y densidad. (Gráficas 12 y 14). Más aún, para los datos del estero de Punta Banda, tanto el año 1999 como el 2000 los valores obtenidos graficados en la forma propuesta por Hutchings (1979) en donde se muestran tendencias cíclicas individuales. Lo anterior confirma que en los sitios de estudio, *Zostera marina* presenta un ciclo anual de crecimiento y su estrategia no es denso-dependiente. Además de la demostración gráfica de la ausencia de auto-aclareo, el ajuste de la versión lineal de la ecuación parametrizada de la ley de los $-3/2$ (c.f. ec. 5.2.2) obtuvo bajos coeficientes de determinación para ambas áreas de estudio $R^2 = 0.42$ para Bahía de San Quintín y $R^2 = 0.13$ para el estero de Punta Banda. También se confirmó mediante el ajuste que los valores del factor de escala del logaritmo de la densidad de tallos por unidad de área fueron diferentes a $-3/2$ para ambas áreas (0.71 y 0.5 respectivamente). Por otra parte, el

análisis de residuales correspondiente a cada área muestran el prototipo de falta de linealidad en el modelo ajustado.

Olesen & Sand-Jensen (1994), concluyen que la mayoría de las praderas naturales de *Zostera marina* no conforman la ley de los $-3/2$ pero señalan que este fenómeno pudiera presentarse sólo en las fechas de máxima productividad. No obstante, una análisis estadístico de Kruskal-Wallis para la temporada de máxima biomasa en nuestras áreas de estudio, corroboró que la producción de tallos en este periodo es constante (Tabla 5) aún cuando se hayan alcanzando la máxima biomasa en el mismo. Por lo anterior, podemos concluir que la biomasa es independiente del número de tallos presentes, ya que a un número determinado de tallos puede asociársele valores diferentes de biomasa dependiendo del largo promedio y del número de hojas que los tallos contengan en una época del año.

La ausencia de denso-dependencia como estrategia de crecimiento en praderas de *Zostera marina*, puede ser explicada por el hecho de que el crecimiento de esta planta se lleva a cabo fundamentalmente por expansión vegetativa (i.e iteraciones consecutivas de sus módulos) y por lo tanto no existe competencia por el sustrato, de tal manera que dependiendo de las condiciones ambientales la planta adopta diferentes estrategias de crecimiento. Puede presentar por ejemplo una estrategia tipo guerrilla en la cual se ramifican poco, tienen internodos y rizomas muy largos de manera que estos quedan muy separados entre sí haciendo que su expansión sea muy rápida y permitiendo la colonización de grandes extensiones. También puede adoptar la estrategia de expansión tipo falange, con expansión lenta, tallos más agrupados y con mayor ramificación de rizomas e internodos cortos (Lovett-Doust 1981). A cada una de estas estrategias le corresponden modos diferentes de aprovechar los recursos (Kays & Harper 1974) por lo que en algunas estaciones del año podemos

observar alta densidad y baja biomasa contrastando con otras de poca densidad y alta biomasa. Aunado a lo anterior, la periodicidad observada de la biomasa y densidad a través del tiempo (Gráficas 17-20) nos hace suponer que la estrategia de crecimiento de la planta está en función del tiempo, refiriéndonos obviamente a la estacionalidad que este representa por lo que el estudio de series de tiempo de las variables antes mencionadas nos ayudaría a dilucidar la relación entre éstas. También sería de gran utilidad para entender como auto-regula la planta la densidad y la biomasa dependiendo de las condiciones ambientales. Dichos análisis, podrían explicar los efectos de fenómenos biológicos y climáticos como los del niño y la niña en estas poblaciones. Sin embargo, para un estudio de este tipo es necesario conformar con los datos grandes series de tiempo mayores a 50 fechas (Tabachnick & Fidell 1996) para obtener resultados confiables. Por lo anterior, es necesario proponer estudios que consideren estas características para futuras investigaciones.

Crecimiento diferencial.

A diferencia de muchos animales, las plantas continúan creciendo durante toda su vida. El crecimiento ocurre tanto en zonas de división celular como en aquellas zonas de crecimiento celular. La arquitectura de *Zostera marina* presenta en cada hoja, al igual que en todos los pastos marinos (con excepción de las especies de la familia *Hydrocharitaceae*), una pequeña estructura en forma de cicatriz denominada lígula. Esta estructura es fácilmente identificable a simple vista por lo que ha sido tomada como referencia de marcado en estudios de crecimiento en pastos marinos. Zieman (1968) y modificaciones hechas por otros autores a su método original (Patriquin, 1973; Zieman, 1974; Kentula & McIntire, 1986) entre otros han tomado la lígula como el único punto de referencia posible en técnicas de marcado para la

medición del crecimiento. Sin embargo, este tipo de marcado deja sin respuesta algunas preguntas importantes. Por ejemplo ¿el crecimiento después de este punto no es significativo? o ¿en cuantos días alcanza una hoja su crecimiento máximo?, ¿se está sub-evaluando el crecimiento y la producción?

La introducción del método de marcas múltiples de la sección 5.3 y los análisis de varianza realizados, muestran diferencias significativas entre tiempo, hojas y marcas con ($\alpha = 0.05$). Mas aún, de estos análisis podemos confirmar la teoría de crecimiento continuo que a nivel de toda la hoja hubo entre todas las marcas según muestran las Tablas 6, 10 y 11. Esto ocurrió en todas las hojas incluyendo las hojas externas las cuales son las más viejas. Otro resultado importante, es la información presentada en la Tabla 5, en la cual observamos que el crecimiento promedio entre la hoja 1 y la hoja 2 no presentaron diferencias significativas. No obstante se exhiben diferencias altamente significativas entre las hojas 2,3 y 4 con respecto a todas las demás. Así mismo, las hojas 5,6,7 y la hoja externa no muestran diferencias significativas en sus promedios de crecimiento. Lo anterior corrobora la hipótesis biológica de Harper (1977) en la cual conjetura que algunas plantas acuáticas presentan cuatro etapas de crecimiento. La primera etapa de crecimiento temprano es hasta que la planta alcanza cierta talla, que en *Zostera marina* es de aproximadamente 7 mm. La fase II de crecimiento simple es hasta que la hoja presenta su máxima tasa de crecimiento. La etapa III es la de crecimiento estable y la fase IV de éxito o crecimiento asintótico. Cabe señalar que las conclusiones de Harper (1977) se basaron en el modelo restringido de Verhulst-Pearl de 1838.

Por otro lado, en la Tabla 11 se presentan las diferencias significativas entre las marcas m_o y m_i (véase método de marcado sección 4) de donde concluimos que las dos primeras etapas de crecimiento son las más importantes. Con los resultados estadísticos así como con los ajustes a la ecuación (5.3.5) para el crecimiento a cada marca por separado (Tablas 12,13,y 14), podemos proponer que el crecimiento de la lígula al primer punto (m_o), representa en promedio aproximadamente el 80% del largo total de una hoja a un tiempo t mientras que el crecimiento de la lígula al segundo punto representa el 82% del largo total de la hoja. Para la hoja 3, la proporción de crecimiento promedio entre las marcas antes citadas es de 66% a 72% con un aumento de 6%. Aún cuando estas diferencias de crecimiento promedio para cada hoja pueden considerarse poco significativas, el ignorar tales diferencias produciría una subestimación del crecimiento total por tallo, en por lo menos 8% considerando que el tallo sólo tiene dos hojas incluida la hoja 3. Lo anterior puede ser observado en la figura 22 en la cual se observan diferencias significativas entre los dos crecimientos para los meses de mayo-junio del 1998, septiembre y noviembre-diciembre del mismo año así como abril de 1999.

Hay que señalar, que uno de los objetivos más importantes de la utilización de modelos matemáticos aplicados a la conservación de recursos naturales, es la predicción de parámetros poblacionales a partir de métodos no-destructivos y/o la obtención del menor número posible de muestras. Por lo tanto aún cuando en *Zostera marina* se obtenga la mayor estimación para la tasa de crecimiento tomando la elongación de la lígula al punto m_o , el crecimiento de m_o a m_i pudiera ser importante para encontrar un mejor estimador de los parámetros, lo que podría explicar de manera mas clara la dinámica de crecimiento de estos pastos de modo que las

predicciones que se hacen con base en tales estimadores sean mas confiables. Por lo anterior sugerimos una modificación al método tradicional de marcado de Zieman (1968) con dos marcas m_0 y m_1 , así como estimaciones de los tiempos de máximo crecimiento para evitar sesgos en las predicciones de crecimiento promedio por tallo.

:

Demografía e Intervalo de Plastocrono.

De manera general, las estadísticas demográficas básicas de las variables medidas estuvieron dentro de los valores reportados en la literatura (Tabla 19). La edad máxima alcanzada para un tallo en 1999 fue de 48 Intervalos de Plastocrono (aprox. 13 meses) y 39.6 Intervalos de Plastocrono para el año 2000 (aprox. 11 meses) y ambos máximos alcanzados en agosto del año correspondiente. Esto concuerda totalmente con el hecho de que resultaba imposible encontrar tallos mucho mayores de un año. Aún cuando en la sección 5.4 se demostró que una determinación estacional del Intervalo de Plastocrono pudiera ser un mejor estimador de la edad morfológica de la planta. Creemos que es necesarios efectuar muestreos intensivos utilizando nuestra modificación al método de Brouns (1985) de monitoriar diariamente grandes cantidades de tallos (más de 756 en su estudio), durante un ciclo anual para poder identificar sin ambigüedad las diferentes estaciones en dicho ciclo, y poder proponer inambiguamente los periodos de marcado y recuperación para cada estación del año, para así obtener los Intervalos de Plastocrono representativos de cada estación. Por lo anterior y para ser consistente con la literatura, en nuestro estudio demográfico se tomó el Intervalo de Plastocrono promedio anual para dos años de estudio los cuales fueron de 8.2 para 1999 y 8.3 para el año 2000.

Un aspecto muy importante es que las gráficas de la mayoría de nuestras variables demográficas, presentan diferencias significativas en sus tendencias entre los dos años de estudio. Estas diferencias fueron corroboradas estadísticamente por medio de la prueba paramétrica de diferencia mínima significativa (LSD "Least Significant Difference" Tabla 18) pueden deberse ser tanto a acciones la autoecológicas de la planta y/o a la presencia de fenómenos climáticos como el "niño" y la "niña", ya que según datos de la NOAA, durante 1997-1998 se registró un fenómeno del niño de alto impacto y durante septiembre de 1998 a mayo de 1999 se presentó un fenómeno de la niña de igual magnitud. El resto de 1999 pudiera considerarse como un periodo de transición (figura 37).

Los resultados sobre crecimiento promedio por hoja, densidad, biomasa por unidad de área y largo promedio de internodos de rizomas, muestran las mismas tendencias que las otras variables demográficas antes señaladas tal como se presentan en las tablas 17 y 19 y figuras 35, 36, 37, 38. En 1999 se presentan valores en los crecimientos promedios más altos que los del año 2000, probablemente debido a las bajas temperaturas asociadas con el fenómeno de la niña. Por ejemplo, en las figuras 35 y 36, 37 y 39 se muestran que algunas variables alcanzaron su máximo precisamente en el periodo donde se registró la máxima anomalía de temperatura (anomalía de -1.5) del ciclo que fue durante los meses de abril y mayo en 1999. También, podemos observar que la biomasa aérea fue mucho mayor en 1999 que en el 2000, mientras que la biomasa subterránea permaneció relativamente constante los dos años de estudio. De esta manera, las diferencias presentadas entre los dos años de estudio en número promedio de tallos muertos por rizoma y número de reclutas por rizoma (figura 39), podrían explicarse precisamente por la plasticidad observada en la planta para cambiar su estrategia

de crecimiento como respuesta a los cambios climáticos que se presentaron en la zona durante el periodo de estudio.

Con respecto a las tasas de mortalidad y reclutamiento, este trabajo permite concluir que los métodos reconstructivos de Duarte *et al.* (1994) no son aplicables a pastos marinos de vida corta como *Zostera marina* ya que la estructura, estrategia de crecimiento o duración del intervalo de plastocrono de esta especie hace imposible la utilización de dichos métodos.

Sin embargo, una importante aplicación del método de cohortes utilizado por Pérez *et al.* (1994) nos ofrece una manera rápida y sencilla de calcular una primera aproximación de las tasas de mortalidad y reclutamiento. Se encontró una tasa promedio anual de mortalidad de 0.57 para 1999 y 0.55 para el año 2000, así mismo, las tasas promedio anual de reclutamiento fueron de 0.20 y 0.14 para 1999 y 2000 respectivamente. Además, estas estimaciones fueron comparadas con las tasas de mortalidad y reclutamiento obtenidas mediante el ajuste de datos reales a modelos exponenciales de crecimiento (Olesen & San-Jensen, 1994) (ver ecuaciones 5.5.4 y 5.5.5), en los cuales encontramos valores muy similares a los obtenidos directamente por el método de cohortes, pero con coeficientes de determinación muy bajos, probablemente debido al tamaño de la muestra (Tabla 32). Por otra parte, las gráficas mensuales de la distribución de edades de tallos en cohorte (figuras 40 y 41) nos permitió también observar, las estrategias de crecimiento de *Zostera marina* en el área de estudio. Esto es que, a una alta tasa de mortalidad en mayo de 1999, le correspondió una alta tasa de reclutamiento en el mismo mes, probablemente para asegurar la permanencia de la población. Similarmente en mayo del 2000 una tasa de reclutamiento baja estuvo asociada a una baja tasa de mortalidad.

Es importante señalar que el análisis de cohortes desarrollado en este trabajo, es el preámbulo a un análisis matemático más detallado. En nuestro trabajo, no utilizamos tablas de vida y métodos matriciales para la obtención de las tasas de reclutamiento y mortalidad, debido a que aún cuando se tenía la clasificación de individuos en clases de edades, no se tiene mediciones directas de algunas entradas de la tabla de vida como probabilidad de muerte, o probabilidad de sobrevivencia de nacimiento a un tiempo t dado. Sin embargo, creemos que es posible que de los datos obtenidos se puedan calcular estas variables o entradas, lo cual hará posible la aplicación de modelos matriciales para encontrar las tasas de mortalidad y reclutamiento a determinado tiempo.

Finalmente, a partir del análisis de correlación realizado entre las variables demográficas y variables abióticas (Tabla 33) podríamos deducir que la temperatura determina el crecimiento, edad del rizoma y número de ramas laterales, así mismo influye en la concentración de nitratos tanto en la columna de agua como en el agua intersticial Silva-Cota y Álvarez-Borrego (1988), reportan que se presenta una reducción en las concentraciones de nutrientes cuando se aumenta la temperatura en la columna de agua en la bahía de San Quintín. Por otro lado, la concentración de fosfatos estuvo altamente correlacionada a casi todas las variables demográficas, esto debido a que sus concentraciones fueron altas durante todo el ciclo de muestreo tanto en la columna de agua como en el agua intersticial, siendo distinto para los nitratos cuyo rango de concentraciones fue de 15 a cero micromolar por lo que consideramos que este nutriente es un factor limitante para el crecimiento de *Zostera marina*. La luminosidad en la columna de agua determinó el número de ramas laterales por rizoma y

claramente que la planta cambia su estrategia (de falange a guerrilla y viceversa) dependiendo de las condiciones ambientales y del sustrato. Esta gran plasticidad, le permite adaptarse incluso a perturbaciones antropogénicas de manera que asegure su permanencia como especie y nos permite reconocerla como una especie de gran capacidad colonizadora.

Los métodos cuantitativos basados en modelos mecanicistas para la caracterización de la dinámica foliar de *Z. marina* son escasos en la literatura. Esto motivó de manera fundamental la realización de la presente contribución. Nuestra derivación de una adecuada relación entre biomasa e Índice de Área Foliar, los métodos analíticos para la estimación indirecta de tasas de crecimiento y producción foliar, los resultados asociados con la exploración de la relación entre biomasa y densidad de tallos y de la existencia de crecimiento diferencial foliar, el descubrimiento de la estacionalidad del Intervalo de Plastocrono y las aportaciones de índole demográfica constituyen una amalgama de resultados y herramientas analíticas que se pretende orienten significativamente a otras investigaciones pertinentes. Es menester señalar sin embargo, que la extensión de los alcances de la presente contribución a otro tipo de pastos marinos o marismas demandará de la cuidadosa evaluación de las hipótesis aquí utilizadas. Particularmente, aquella del escalado alométrico entre biomasa y área foliar, sustento de los métodos analíticos que aquí se introducen, será más acertada en los casos de crecimiento foliar predominantemente longitudinal como ocurre en *Z. marina*.

7. Bibliografía

- Aioi, K. 1980. Seasonal Change in the standing crop of eelgrass (*Zostera marina* L.) In Odawa Bay, Central Japan. Aquatic Botany, 8:343-354.
- Aioi, K., H. Mukai, I. Koike, M. Ohtsu and A. Hattori., 1981. Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the pacific coast of Japan. II Growth analysis in winter. Aquatic Botany, 10:175-182.
- Aioi, K. and P. C. Pollard 1993., Biomass, leaf growth and loss rate of the seagrass *Syringodium isoetifolium* on Dravuni Island, Fiji. Aquatic Botany, 46:283-292.
- Aitchison, J. and Brown, J.A.C., 1957. The lognormal distribution, Cambridge University Press. Cambridge. 222pp.
- Bach, H. 1993., A dynamic model describing the seasonal variation in growth and distribution of eelgrass (*Zostera marina* L.) I. Model Theory. Ecological Modelling, 65:31-50.
- Batschelet, E., 1975. Introduction to mathematics for life scientist. Springer Verlag, pp. 362-364.
- Brouns-Joop, J.W.M. 1985. The plastochrone interval for the study of the productivity of seagrasses; possibilities and limitations. Aquatic Botany, 21:71-88.
- Brouns-Joop, J.W.M., 1987. Growth patterns in some Indo-West-Pacific seagrasses. Aquatic Botany, 28:39-61.
- Charles-Edwards, D.A., Doley D. & Rimmington G.M., 1986. Modelling Growth plant an development. Academic Press Inc. 229 pp.
- Caswell, H. 1989. Matrix Population Models. Sinauer Association, Inc. Publishers. Sunderland Massachusetts.
- De la Lanza Espino, G. y C. Cáceres Martínez (ED), 1994. Lagunas costeras y el litoral mexicano. Universidad de Baja California Sur. 525 pp.

- Den Hartog C. 1973. The dynamic aspect of the ecology of sea-grass communities. Conference paper *Thalassia Jugoslavica*, 7(1): 101-112.
- Day, J, C. A.S. Hall, W.M. Kempt and A. Yañez-Arancibia., 1989. *Estuarine of the World*. John Wiley & Sons 226-253.
- Dillon, C.R. 1971. A comparative study of the primary production of estuarine phytoplankton and macrobenthic plants. Ph. D. thesis, University of North Carolina, Chapel Hill N.C. 112pp.
- Duarte, C. M. 1991. Allometric scaling of seagrass form and productivity. *Marine Ecology Progress Series*, 77: 289-300.
- Duarte, C., N. Marba, N. Agawin, J. Cebrián, S. Enríquez, M. D. Fortes, M. Gallegos, M. Merino, B. Olesen, K. Sand-Jensen, J. Uri, and J. Vermaat. 1994. Reconstruction of Seagrass dynamics: age determination and associated tools for the seagrasses ecologist. *Marine Ecology Progress Series*, 107:195-209.
- Duarte, C. M and Kalff J. 1987. Weight-density relationships in submerged macrophytes. *Oecology*, 72:612-617
- Durako, M. J. 1994. Seagrass die-off in Florida Bay (USA): changes in shoot demography characteristics and population dynamics in *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, 110:59-66.
- Erickson, R.O. and Michelini F. J., 1957. The plastochrone index. *American Journal of Botany* 44: 572-579.
- Evans, A. S., K.L. Webb and P. A. Penhale 1986. Photosynthesis temperature acclimation in two coexisting seagrasses, *Zostera marina* L. and *Ruppia maritima* L. *Aquatic Botany*, 24:185-197.

- Gallegos, M. E., M. Merino, N. Marbá and C. Duarte., 1992. Flowering of *Thalassia testudinum* Banks ex König in the Mexican Caribbean: age-dependence and interannual variability. *Aquatic Botany*, 43: 249-255.
- Gallegos, M., M. Merino, N. Marbá & C. Duarte., 1993. Biomass and Dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Marine Ecology Progress Series*, 95:185-192.
- Gallegos, M., M. Merino, A. Rodríguez, N. Marbá and C. Duarte., 1994. Growth patterns and demography of pioneer Caribbean seagrasses *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme* Kütz. *Marine Ecology Progress Series*, 109:99-104.
- Gallegos, Martínez M. E. 1995. Dinámica de poblaciones y crecimiento de los pastos marinos caribeños *Thalassia testudinum*, Banks ex König, *Syringodium filiforme* Kütz. Y *Halodule wrightii* Ascherson. Tesis de Doctorado. UNAM.
- Hamburg, S. P. and Homann P.S., 1986. Utilization of growth parameters of eelgrass, *Zostera marina*, for productivity estimation under laboratory and *in situ* conditions. *Marine Biology*, 93: 299-303.
- Harper, J.L. and McNaughton I. H. 1960. The comparative biology of closely related species living in the same area. VII. Interference between individuals in pure and mixed populations of *Pavaver* species. *New Phytol*, 61: 175-188
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. 892pp.
- Hutchings, M.J. and Barkham J.P. 1976. An investigation of shoot interaction in *Mercirialis perennis* L., a rhizomatous perennial herb. *Journal of Ecology*, 64:723-743.
- Hutchings, M. J., 1979. Weight-density relationship in ramet populations of clonal perennial herbs. With special reference to the $-3/2$ power law. *Journal of Ecology*, 67:21-33.

- Hutchinson, G.E., 1978. En: Caswell Hal. 1989. Matrix Population Models. Sinauer Association, Inc. Publishers. Sunderland Massachusetts.
- Ibarra-Obando, S.E. and A. Escofet 1987. Industria Development on the Ecology of a Pacific Mexican Estuary. Environmental Conservation, 14:135-141.
- Ibarra-Obando, S.E., and R. Huerta-Tamayo. 1987., Blade Pacific coast of Mexico. Aquatic Botany, 28:301-315.
- Ibarra-Obando S.E and C.F Boudouresque. 1994. An improvement of Zieman leaf marking technique *Zostera marina* growth and production assesment. Aquatic Botany, 47:293-302.
- Ibarra-Obando, S.E, C.F Boudouresque and M. Roux. 1997. Leaf dynamics and production of a *Zostera marina* bed near its southern distributional limit. Aquatic Botany, 58:99-112.
- Jacobs., R.P.W. M.,1979. Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina*. L. at Roscoff, France. Aquatic. Botany. 7:151-172.
- Kays, S. and J.L. Harper 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. Journal of Ecology, 62: 97-105.
- Kentula, M.E. and C. D. McIntire. 1986. The autoecology and production dynamics of eelgrass (*Zostera marina*. L.) In Netarts Bay, Oregon. Esturies, 9:188-199.
- Krebs, C.J. 2001. Ecology. Fifth edition Benjamin Cummings, an imprint of Addison Wesley Longman, Inc. 695 pp.
- Lamoreaux, R.J., W.R. Chaney and K.B. Brown., 1978. The plastochrone index: A review after two decades of use. American Journal of Botany, 65(5): 586-593.
- Lovett Doust, L. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. Journal of Ecology, 62: 97- 105.

- Mandel, J. 1964. The statistical analysis of experimental data. Dover Publications Inc., New York. 410pp.
- Mann, K.H., 1972. Macrophyte production and detritus food chain in coastal waters. Mem. Inst. Ital. Idrobiol. 29(suppl) 353-383.
- Margalef, R. 1977. Ecología. Ediciones Omega S.A. Barcelona España. pp 553-587.
- McRoy, C.P. 1970. Standing stock and other features of eelgrass (*Zostera marina*) populations on the coast of Alaska. Journal of Fisheries, 27:1811-1812.
- McRoy, C.P., R.J. Barsdate and M. Nebert 1972. Phosphorus cycling in an eelgrass (*Zostera marina* L.) ecosystem. Limnology and Oceanography, 17:58-67.
- McRoy, C. P., 1974. Seagrass productivity: carbon uptake experiments in eelgrass *Zostera marina*. Aquaculture, 4(2):131-137.
- McRoy, C. P. and C. McMillan 1977. Production ecology and physiology of seagrasses En: C.P. and Helfferich, Eds. Seagrass ecosystems: A scientific perspective . M. Dekker Inc., New York.
- Miyajima, K., A.R. Hot and P. B. Cavers. 1979. A generalized law of self-thinning in plant populations (self-thinning in plant populations). Journal of Theoretical Biology. 78:439-442.
- Neter, J., W. Wasserman and M.H Knuts 1985. Applied linear Statistical Models. Richard D. Irwin, Inc. pp 109-134.
- North, W. J.1967. Integration of environmental conditions by marine organisms. In pollution and marine ecology Olsen T. A. (ed). Wiley and Sons. New York.
- Odum, E. P. 1969. Ecología. Nueva Editorial Interamericana S.A. de C.V. 639 pp.
- Olsen B. and K. Sand-Jensen.1994. Biomass-Density patterns in the temperate seagrass *Zostera marina*. Marine Ecology Progress Series. 109:283-294.

- Olsen, B. and K. Sand-Jensen. 1994. Patch Dynamics of eelgrass *Zostera marina*. Marine Ecology Progress Series, 106:147-156.
- Olsen, B. and K. Sand-Jensen. 1994. Demography of shallow eelgrass (*Zostera marina*) populations: Shoot dynamics and biomass development. *Journal of Ecology*, 82:379-390.
- Ott, J. 1980. Growth and production in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Marine Ecology*, 1:47-64.
- Patriquin, R. 1973. Estimation of growth rate, production and age of the marine angiosperm *Thalassia testudinum* König. *Caribbean Journal of Science*, 13:(1-2):111-123.
- Penhale, P.A. 1977. Macrophyte-epiphyte biomass and productivity in an eelgrass (*Zostera marina* L.) community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 26:211-224.
- Pérez, M., C. Duarte, J. Romero, K. Sand-Jensen and T. Alcoverro, 1994. Growth plasticity in *Cymodocea nodosa* stands: the importance of nutrient supply. *Aquatic Botany* 47:249-264.
- Petersen, C.J.G. 1891. Fiskenes biologiske forhold i Holbaek fjord. Reports on Danish. Biology and Statistics, 1:1-63.
- Petersen, C.J.G. 1914. Om Baendeltangens (*Zostera marina*) Aars-Produktion j de danske farvande. Mideskr. Steenstr, Fds. Kbh., 9:1-20
- Poumian-Tapia, M. 1986. Biomasa aérea de *Zostera marina* L. y sus epífitas microscópicas en Bahía Falsa, San Quintín, B.C. de junio a diciembre de 1982. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California, México, pp 87
- Poumian-Tapia, M. 1995. Sobre la cuantificación de la biomasa de *Zostera marina* L. en Bahía San Quintín, B.C. Durante un ciclo anual. Tesis de Maestría del Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada Baja California México, pp. 152.

- Poumina-Tapia, M. And Ibarra-Obando, S.E. 1999. Demography and biomass of the seagrass *Zostera marina* in a Mexican Coastal lagoon. *Estuaries*, 22:837-847.
- Press, W.H., S.A. Teukolsky, W.T. Vetterling and B.P. Flannery 1986. Numerical recipes: The art of scientific computing. New York Cambridge University Press. 672 pp.
- Purves, W.K H.G. Orians and H.C. Heller., 1992. Life. The Science of Biology. Sinauer Associates, Inc. W.H. Freeman and Company USA.
- Rasmussen, E. 1977. The wasting disease of eelgrass (*Zostera marina*) and its effects on enviromental factors and fauna In: Seagrass ecosystems a scientific perspective . Eds. C.P. McRoy & C. Helfrich. Marcel Dekker New York pp 1-51.
- Reimold, H.J. 1974. Mathematical model in *Spartina* In: Ecology of Hallophytes. Eds. R.J. Reimold and W.H Qeen. Academic Press Inc. pp 393-406.
- Riley, G. A. 1946. Factors controlling phytoplankton populations on Georgia Bank. *Journal of Marine Research* . 6(1):54-72.
- Robertson, A.I. and K.H. Mann. 1984. Disturbance by ice and life-history adaptations of the seagrass *Zostera marina*. *Marine Biology*, 80:131-141.
- Roman, C. T. and K. W. Able. 1988. Production ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) in a cape salt marsh -estuarine system. Massachusetts. *Aquatic Botany*, 32:353-363.
- Ross, S. 1976. A first Course in Probability. Macmillan Publishers Co., Inc. New York . pp 128,252 y 257.
- Sand-Jensen, K. 1975. Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Vellerup Vig. Denmark. *Ophelia*, 14: 185-201.
- Schmid, B. and Harper, J. L. 1985. Clonal growth in grasslands perennials. I. Density and pattern-dependent competition between plants with different growth forms. *Journal of Ecology*, 73: 793-808.

- Seber, G.A.F. and C.J. Wild 1989. Nonlinear Regression. John Wiley and Sons Inc 968 pp.
- Short, F. T., 1980. A simulation model of seagrass production systems: In Phillips R.C. McRoy C. P. (ed). Handbook of seagrass biology on ecosystems perspective. Garland New York, pp 277-295.
- Short F. T., 1987. Effects of sediments nutrients of seagrass: Literature review and mesocosm experiment. Aquatic Botany, 27:41-57.
- Short, F.T. and C.P. McRoy.1984. Nitrogen uptake by leaves and roots of the seagrass *Zostera marina* L. Botanica marina, 27:547-555.
- Silva-Cota, S. y Álvarez -Borrego S. 1988. The "el niño" effect on Phytoplankton on a North western Baja California lagoon. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 27:109-11.
- Smith, H.S. 1935. The role o biotic factors in the determination of population densities. Journal of Economic Entomology, 28:873-898
- Solana-Arellano, E., Ibarra-Obando, S. E. y Echavarría-Heras H., 1991. Calibración de un modelo alométrico para evaluar la producción foliar de *Zostera marina* L. Hidrobiológica. 1(2):41-44.
- Solana-Arellano, E., Echavarría-Heras H. and S. E. Ibarra-Obando., 1997. Leaf-size dynamics for *Zostera marina*. L in San Quintín Bay, Mexico: a theoretical study. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 44:351-359.
- Solana-Arellano, E., Dora J. Borbon-Gonzale and H. Echavarría-Heras. 1998. A general allomeric model for blade production in *Zostera marina* L. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences, 97:39-48.
- Solana-Arellano, E., Echavarría-Heras H. and Flores-Uzeta O. 2000. An Upgraded method to relocate marked shoots of the seagrass. *Zostera marina*. Revista de Biología Tropical, 48(4):927-930.

Solana Arellano E. 2000. Datos no publicados.

Solana-Arellano, E. Echavarría-Heras H. And Gallegos-Martínez M. 2003. Improved leaf area index based biomass Estimations for *Zostera marina*. Journal of Mathematical Medicine and Biology, 0:1-9 (en prensa)

Solana-Arellano, E., Echavarría-Heras H., Gallegos-Martínez M. and Flores-Uzeta O. 2004. The role of biotic and abiotic variables in determining demographic processes in an Eelgrass meadow. Bulletin of Southern California Academy of Sciences. 103(1):000-000 (en prensa)

Sonselved, A. 1962. Distribution and re-distribution of dry matter in perennial fodder crops. Netherlands Journal of Agricultural Sciences, 10:427-444.

Sparre, P. and S. Venema. 1995. Introduction to tropical fish stock assessment . FAO Fisheries Technical paper 301/1:111-121.

Stearns, S.C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford's University Press. Oxford New York. 243 pp.

Steel, J. H. 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. Oceanography, 7:137-150.

Struik, G.J. 1965. Growth patterns of some native annual and perennial crops in Southern Wisconsin. Ecology, 58:467-485.

Tabachnick, B. and L. Fidell. 2001. Using Multivariate statistics. By Allyn & Bacon a Pearson Education Company, pp. 100-196.

Tomlinson, P. B. 1974. Vegetative morphology and meristem dependence-The foundation of productivity in seagrasses. Aquaculture, 4:107-130.

Troll, W. 1931 Botanische metteilungen aus den Tropen. II Zur Morohologie und Biologie von *Enhaulius acoroides* (L.f.) Rich. Flora (jena), 125:427-256.

- Umebayashi, O. 1988. Individual growth of vegetative shoots of Eelgrass *Zostera marina*.
Bulletin of Tokai Regional Fisheries Research Laboratory. No. 125 :1-13.
- Van Monfrans, J., R. L. Wetzel and R. J. Orth., 1984. Epiphytes grazers relationship in seagrass meadows. Consequences for seagrass growth and reproduction. *Estuaries*, 7(4A):209-309.
- Verhagem, J.H.G. and P.H. Nienhuis., 1983. A simulation model of production, seasonal changes in biomass and distribution of eelgrass (*Zostera marina*) in lake Grevelingen. *Marine Ecology Progress Series*, 10:187-195.
- Wetzel, R.L. and P. A. Penhale, 1983. Production ecology of seagrass communities in the lower Chesapeake Bay. *Marine Technology Society Journal*, 17:22-31
- Wiegert, R. G. , R. R. Christensen, J. L. Gallagher, J. R. Hall R. D. H. Jones and R. L. Wetzel., 1971. A preliminary ecosystem model of a coastal Georgia *Spartina* salt marsh.: In L. E. Cronin (ed) *Estuarine Research*. Academy Press. New York. pp 583-601.
- Wium-Anderson, S. and J. Borum. 1980. Biomass and production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Oresund, Denmark. *Ophelia Suppl.* 1: 49-55.
- Wood, E. J., Odum W.E. and Zieman J. C. (1969) Influence of seagrass on productivity of coastal lagoons. In *Coastal lagoons, A symposium*, UNAM-UNESCO. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. pp 459-502.
- Yoda, K., Kira T., Ogawa H. And Huzumi K. 1963. Self thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J. Biol. Osaka City University Series, D* 14:107-129.
- Zieman, J. C. 1974. Methods for the study of the growth and production of turtle grass, *Thalassia testudinum* König. *Aquaculture*, 4: 139-143.

Zieman, J.C. and R. G. Wetzel. 1980. Productivity in Seagrasses: Methods and rates. In: Phillips R.C. McRoy C. P. (ed). Handbook of seagrass biology on ecosystems perspective. Garland New York, pp 87-116.

APÉNDICE I

DERIVACIÓN DE LAS ECUACIONES (5.1.18) and (5.1.19)

$$\alpha_Y(t_i) = a \left(\frac{\alpha_X(t_i)^2}{\sqrt{\beta_X^2(t_i) + \alpha_X(t_i)^2}} \right)^b \left(\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X(t_i)^2} + 1 \right)^{\frac{b^2}{2}} \quad (5.1.18)$$

$$\beta_Y^2(t_i) = a^2 \left(\frac{\alpha_X(t_i)^2}{\sqrt{\beta_X^2(t_i) + \alpha_X(t_i)^2}} \right)^{2b} \left(\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X(t_i)^2} + 1 \right)^{b^2} \left[\left(\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X(t_i)^2} + 1 \right)^{b^2} - 1 \right]. \quad (5.1.19)$$

Por suposición en el manuscrito, sabemos que la variable aleatoria

$$Y(t_i) = aX(t_i)^b \quad (A1)$$

que satisface

$$\ln Y_j(t_i) = \ln a + b \ln(X_j(t_i)), \quad (A2)$$

tiene distribución lognormal con parámetros

$$\mu_Y(t_i) = \ln a + b \mu_X(t_i) \quad (A3)$$

$$\sigma_Y^2(t_i) = b^2 \sigma_X^2(t_i). \quad (A4)$$

Entonces (A1) y (A2) dan

$$\alpha_Y(t_i) = e^{\ln a + b \mu_X(t_i) + \frac{b^2}{2} \sigma_X^2(t_i)} \quad (A5)$$

$$\beta_Y^2(t_i) = e^{(2 \ln a + 2b \mu_X(t_i) + b^2 \sigma_X^2(t_i))} \left(e^{b^2 \sigma_X^2(t_i)} - 1 \right) \quad (A6)$$

y simplificando

$$\alpha_Y(t_i) = ae^{b\mu_X(t_i)} e^{\frac{b^2}{2}\sigma_X^2(t_i)} \quad (A7)$$

$$\beta_Y^2(t_i) = a^2 e^{2b\mu_X(t_i)} \left(e^{b^2\sigma_X^2(t_i)} - 1 \right) e^{b^2\sigma_X^2(t_i)} \quad (A8)$$

pero expresando μ_X y $\sigma_X^2(t_i)$ en términos de $\sigma_X(t_i)$ y $\beta_X^2(t_i)$ tenemos

$$\mu_X(t_i) = \ln \left[\frac{\alpha_X(t_i)^2}{\sqrt{\beta_X^2(t_i) + \alpha_X(t_i)^2}} \right] \quad (A9)$$

and

$$\sigma_X^2(t_i) = \ln \left(\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X(t_i)^2} + 1 \right). \quad (A10)$$

Sustituyendo este resultado en la ecuación (A7) tenemos

$$\alpha_Y(t_i) = a \left(e^{\ln \left[\frac{\alpha_X(t_i)^2}{\sqrt{\beta_X^2(t_i) + \alpha_X(t_i)^2}} \right]} \right)^b \left(e^{\ln \left(\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X(t_i)^2} + 1 \right)} \right)^b \quad (A11)$$

y simplificando

$$\alpha_Y(t_i) = a \left[\frac{\alpha_X(t_i)^2}{\sqrt{\beta_X^2(t_i) + \alpha_X(t_i)^2}} \right]^b \left[\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X(t_i)^2} + 1 \right]^{\frac{b^2}{2}} \quad (A12)$$

Sustituyendo el resultado de la ecuación la (A9) y (A10) en la ecuación (A8) tenemos

$$\beta_Y^2(t_i) = a^2 e^{2b \ln \left[\frac{\alpha_X(t_i)^2}{\sqrt{\beta_X^2(t_i) + \alpha_X(t_i)^2}} \right]} \left(e^{b^2 \ln \left(\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X(t_i)^2} + 1 \right)} - 1 \right) e^{b^2 \ln \left(\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X(t_i)^2} + 1 \right)} \quad (A13)$$

simplificando

$$\beta_Y^2(t_i) = a^2 \left[\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X(t_i)^2} + 1 \right]^{b^2} \left[\frac{\alpha_X(t_i)^2}{\sqrt{\beta_X^2(t_i) + \alpha_{IX}(t_i)^2}} \right]^{2b} \left[\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X(t_i)^2} + 1 \right]^{b^2} - 1. \quad (A14)$$

La ecuación (A12) corresponde a la ecuación (5.1.18) y (A14) establece la ecuación (5.1.19)

DERIVACIÓN DE LA ECUACIÓN (5.1.21)

$$\frac{\Delta l_j(t_i)}{\Delta t_i} = \frac{(l_\infty - l_j(t_i))}{\Delta t_i} \left(1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s) ds} \right) \quad (5.1.21)$$

La ecuación (5.1.16) establece ,

$$\frac{dl}{dt} = r(t)(l_\infty - l_j(t)). \quad (A15)$$

Por separación de variables obtenemos,

$$\frac{dl}{(l_\infty - l_j(t))} = r(t)dt. \quad (A16)$$

Integraando de t_i a t_{i+1} nos da como resultado,

$$\ln \left(\frac{(l_\infty - l_j(t_{i+1}))}{(l_\infty - l_j(t_i))} \right) = - \int_{t_i}^{t_{i+1}} r(t)dt. \quad (A17)$$

Y se sigue que

$$(l_\infty - l_j(t_{i+1})) = (l_\infty - l_j(t_i)) e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(t)dt}. \quad (A18)$$

Entonces

$$(l_j(t_{i+1}) - l_j(t_i)) = (l_\infty - l_j(t_i) - (l_\infty - l_j(t_i))e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(t)dt}). \quad (A19)$$

Finalmente,

$$\frac{(l_j(t_{i+1}) - l_j(t_i))}{\Delta t_i} = \frac{(1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(t)dt})(l_\infty - l_j(t_i))}{\Delta t_i}. \quad (A20)$$

Usando la notación

$$\Delta l_j(t_i) = l_j(t_{i+1}) - l_j(t_i),$$

obtenemos

$$\frac{\Delta l_j(t_i)}{\Delta t_i} = \frac{(l_\infty - l_j(t_i))(1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(t)dt})}{\Delta t_i}, \quad (A21)$$

y esto establece la ecuación (5.1.21).

DERIVACIÓN DE LA ECUACIÓN (5.1.23)

$$l_j(t_{i+1}) = l_\infty - (l_\infty - l_j(t_{i+1}))e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s)ds} \quad (5.1.23)$$

Para justificar la validez de la ecuación (5.1.23), notemos que integración de la ecuación (5.1.16) de t_i to t_{i+1} da en analogía con la ecuación (A17)

$$\ln \left(\frac{(l_\infty - l_j(t_{i+1}))}{(l_\infty - l_j(t_{i+1}))} \right) = - \int_{t_i}^{t_{i+1}} r(t)dt. \quad (A22)$$

Tomando la exponencial de ambos lados de la ecuación anterior y re arreglando lo términos obtenemos

$$l_j(t_{i+1}) = l_\infty - (l_\infty - l_j(t_{i,i+1}))e^{-\int_t^{t+1} r(s)ds}, \quad (\text{A23})$$

lo cual establece la ecuación (5.1.23)

DERIVACIÓN DE LA ECUACIÓN (5.1.24)

$$\alpha_l(t_{i+1}) = l_\infty - (l_\infty - \alpha_l(t_{i,i+1}))e^{-\int_t^{t+1} r(s)ds}. \quad (5.1.24)$$

Tomando el valore esperado en ambos lados de la ecuación (5.1.23) obtendremos,

$$E(l_j(t_{i+1})) = l_\infty - (l_\infty - E(l_j(t_{i,i+1})))e^{-\int_t^{t+1} r(s)ds}. \quad (\text{A24})$$

Como hemos introducido la notación (ver pagina XX en manuscrito)

$$E(l_j(t_k)) = \alpha_l(t_k), \quad (\text{A25})$$

usamos (A25) para obtener $\alpha_l(t_{i+1})$ y $\alpha_l(t_{i,i+1})$, de la ecuación (A24) obtenemos

$$\alpha_l(t_{i+1}) = l_\infty - (l_\infty - \alpha_l(t_{i,i+1}))e^{-\int_t^{t+1} r(s)ds}. \quad (\text{A26})$$

Y esto no da la ecuación (5.1.24).

DERIVACIÓN DE LA ECUACIÓN

$$w(t) = a(l(t))^b$$

Solana *et al.* (1991) y Solana *et al.* (1998) demostraron la consistencia de la suposición modelo alométrica (Batschelet 1975).

$$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \frac{b}{l} \frac{dl}{dt}. \quad (\text{A27})$$

Integrando ambos lados tenemos

$$\ln(w(t)) = c + b \ln(l(t)) \quad (\text{A28})$$

donde c es constante. Exponenciando ambos lado de (A28) tenemos,

$$w(t) = e^c \left(e^{\ln(l(t))} \right)^b, \quad (\text{A29})$$

equivalentemente,

$$w(t) = e^c l(t)^b. \quad (\text{A30})$$

Denotando la cosntante e^c como a finalmente tenemos,

$$w(t) = a(l(t))^b$$

lo que establece la ecuación requerida.

DERIVACIÓN DE LA ECUACIÓN :

$$\Theta_j(t_i) = a(p(t_i) + q(t_i) l_j(t_i))^b$$

De la ecuación (A21) tenemos que

$$\frac{\Delta I_j(t_i)}{\Delta t_i} = \frac{(I_\infty - I_j(t_i))(1 - e^{-\int_{t_0}^{t_i} r(t) dt})}{\Delta t_i},$$

y considerando la notación

$$\Delta I_j(t_i) = I_j(t_{i+1}) - I_j(t_i). \quad (\text{A31})$$

tenemos

$$l_j(t_{i+1}) = (l_\infty - l_j(t_i))(1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(t) dt}) + l_j(t_i). \quad (\text{A32})$$

Rearreglando los términos de la ecuación (A32) tenemos,

$$l_j(t_{i+1}) = l_\infty - l_\infty e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(t) dt} - l_j(t_i) + l_j(t_i) e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(t) dt} + l_j(t_i), \quad (\text{A33})$$

simplificando

$$l_j(t_{i+1}) = l_\infty (1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(t) dt}) + l_j(t_i) e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(t) dt}. \quad (\text{A34})$$

Sea

$$p(t_i) = l_\infty \left(1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s) ds} \right), \quad (\text{A35})$$

y

$$q(t_i) = e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s) ds}, \quad (\text{A36})$$

entonces tenemos

$$l_j(t_{i+1}) = p(t_i) + q(t_i) l_j(t_i) \quad (\text{A37})$$

Ahora, utilizando la ecuación (5.1.15) tenemos que

$$\Theta_j(t_i) = a(l(t_{i+1}))^b = a(p(t_i) + q(t_i) l_j(t_i))^b.$$

DERIVACIÓN DE LA ECUACIÓN (5.1.30)

$$\alpha_\Phi(t_i) = a \left(\frac{\alpha_\Theta(t_i)^2}{\sqrt{\alpha_\Theta(t_i)^2 + \beta_\Theta^2(t_i)}} \right)^b \left(\frac{\beta_\Theta^2(t_i)}{\alpha_\Theta(t_i)^2} + 1 \right)^{\frac{b^2}{2}} \quad (5.1.30)$$

De las ecuaciones de la pagina 71 del manuscrito tenemos

$$\Phi_j(t_i) = a(\Theta_j(t_i))^b, \quad (\text{A38})$$

La ecuación (5.1.18) establece que siempre que la variable aleatoria $Y(t_i) = aX(t_i)^b$ tenga distribución lognormal con parámetros dados (A3) and (A4) tenemos

$$\alpha_Y(t_i) = a \left[\frac{\alpha_X(t_i)^2}{\sqrt{\beta_X^2(t_i) + \alpha_X^2(t_i)}} \right]^h \left[\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X^2(t_i)} + 1 \right]^{\frac{h^2}{2}}. \quad (\text{A39})$$

Sea $Y = \Phi$ y $X = \Theta$, entonces tenemos,

$$\alpha_\Phi(t_i) = a \left(\frac{\alpha_\Theta(t_i)^2}{\sqrt{\alpha_\Theta(t_i)^2 + \beta_\Theta^2(t_i)}} \right)^b \left(\frac{\beta_\Theta^2(t_i)}{\alpha_\Theta(t_i)^2} + 1 \right)^{\frac{b^2}{2}} \quad (\text{A40})$$

La ecuación (A40) establece (5.1.30).

DERIVACIÓN DE LA ECUACIÓN (5.1.31)

$$\beta_n^2(t_i) = \left(\frac{1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s) ds}}{\Delta t_i} \right)^2 \beta_i^2(t_i). \quad (5.1.31)$$

De la ecuación (5.1.21) tenemos

$$\frac{\Delta l_j(t_i)}{\Delta t_i} = \frac{(l_\infty - l_j(t_i))}{\Delta t_i} \left(1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s) ds} \right). \quad (\text{A41})$$

Tomando las varianzas de la ecuación anterior y utilizando la notación para las varianzas definidas en el manuscrito tenemos,

$$\beta_n^2(t_i) = \text{var} \left(\left(l_\infty - l_j(t_i) \right) \left(\frac{1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s) ds}}{\Delta t_i} \right) \right). \quad (\text{A42})$$

Por propiedades de la varianza,

$$\beta_n^2(t_i) = \left(\frac{1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s) ds}}{\Delta t_i} \right)^2 \text{var} (l_\infty - l_j(t_i)) \quad (\text{A43})$$

Se sigue que

$$\beta_n^2(t_i) = \left(\frac{1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s) ds}}{\Delta t_i} \right)^2 \text{var} (l_j(t_i)). \quad (\text{A44})$$

Pero la varianza de $l_j(t_i)$ has sido definida como $\beta_i^2(t_i)$. Por lo tanto la ecuación (A44) se convierte en

$$\beta_n^2(t_i) = \left(\frac{1 - e^{-\int_{t_i}^{t_{i+1}} r(s) ds}}{\Delta t_i} \right)^2 \beta_i^2(t_i) \quad (\text{A45})$$

(A45) da la forma final de la ecuación (5.1.31).

DERIVACIÓN DE LA ECUACIÓN (5.1.33)

$$\beta_n^2(t_i) = \alpha^2 \left(\frac{(p(t_i) + q(t_i)\alpha_i(t_i))^2}{\sqrt{q(t_i)\beta_i^2(t_i) + (p(t_i) + q(t_i)\alpha_i(t_i))^2}} \right)^{2b} \left(\frac{q^2(t_i)\beta_i^2(t_i)}{(p(t_i) + q(t_i)\alpha_i(t_i))^2} + 1 \right)^{b_1} \left(\left(\frac{q^2(t_i)\beta_i^2(t_i)}{(p(t_i) + q(t_i)\alpha_i(t_i))^2} + 1 \right)^{b_2} - 1 \right)$$

(5.1.33)

Directamente de la ecuación (5.1.19) tenemos que para $Y_j(t_i)$ distribuida lognormalmente

$a > 0$ entonces dada $Z_j(t_i) = aY_j(t_i)^b$, $Z_j(t_i)$, tiene también distribución lognormal y su media

y su varianza están dadas por

$$\alpha_z(t_i) = a^2 \left(\frac{\alpha_y(t_i)^2}{\sqrt{\beta_y^2(t_i) + \alpha_y(t_i)^2}} \right)^b \left(\frac{\beta_y^2(t_i)}{\alpha_y(t_i)^2} + 1 \right)^{\frac{b^2}{2}} \quad (\text{A46})$$

$$\beta_z^2(t_i) = a^2 \left(\frac{\alpha_y(t_i)^2}{\sqrt{\beta_y^2(t_i) + \alpha_y(t_i)^2}} \right)^{2b} \left(\frac{\beta_y^2(t_i)}{\alpha_y(t_i)^2} + 1 \right)^{b^2} \left[\left(\frac{\beta_y^2(t_i)}{\alpha_y(t_i)^2} + 1 \right)^{b^2} - 1 \right]. \quad (\text{A47})$$

Por lo tanto, si $l_j(t_i)$ tiene distribución lognormal entonces por la ecuación (5.1.27)

$\Theta_j(t_i) = a(p(t_i) + q(t_i)l_j(t_i))^b$ tienen también distribución lognormal y por la ecuación

(A47) y utilizando las ecuaciones (A3) y (A4) tenemos que

$$\beta_\Theta^2(t_i) = a^2 \left(\frac{(p(t_i) + q(t_i)\alpha_l(t_i))^2}{\sqrt{q^2(t_i)\beta_l^2(t_i) + (p(t_i) + q(t_i)\alpha_l(t_i))^2}} \right)^{2b} \left(\frac{q^2(t_i)\beta_l^2(t_i)}{(p(t_i) + q(t_i)\alpha_l(t_i))^2} + 1 \right)^{b^2} \left[\left(\frac{q^2(t_i)\beta_l^2(t_i)}{(p(t_i) + q(t_i)\alpha_l(t_i))^2} + 1 \right)^{b^2} - 1 \right]$$

DERIVACIÓN DE LA ECUACIÓN (5.1.34)

$$\beta_\Phi^2(t_i) = a^2 \left(\frac{\alpha_i(t_i)^2}{\sqrt{\beta_i^2(t_i) + \alpha_i(t_i)^2}} \right)^{2b} \left(\frac{\beta_i^2(t_i)}{\alpha_i(t_i)^2} + 1 \right)^{b^2} \left[\left(\frac{\beta_i^2(t_i)}{\alpha_i(t_i)^2} + 1 \right)^{b^2} - 1 \right]. \quad (5.1.34)$$

Similárrmente, en virtud de la ecuación (A5) tenemos que siempre que la variable aleatoria

$Y(t_i) = aX(t_i)^b$ tenga distribución lognormal con parámetros dados por (A3) y (A4) entonces

$$\beta_Y^2(t_i) = a^2 \left(\frac{\alpha_X(t_i)^2}{\sqrt{\beta_X^2(t_i) + \alpha_X(t_i)^2}} \right)^{2b} \left(\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X(t_i)^2} + 1 \right)^{b^2} \left(\left(\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X(t_i)^2} + 1 \right)^{b^2} - 1 \right). \quad (\text{A48})$$

Sea $Y = \Phi$ y $X = I$ donde Φ es la función auxiliar $w(t) = a(l(t))^b$ tenemos que

$$\beta_\Phi^2(t_i) = a^2 \left(\frac{\alpha_I(t_i)^2}{\sqrt{\beta_I^2(t_i) + \alpha_I(t_i)^2}} \right)^{2b} \left(\frac{\beta_I^2(t_i)}{\alpha_I(t_i)^2} + 1 \right)^{b^2} \left(\left(\frac{\beta_I^2(t_i)}{\alpha_I(t_i)^2} + 1 \right)^{b^2} - 1 \right). \quad (\text{A49})$$

lo cual representa la ecuación (5.1.34)

DERIVACIÓN DE LA ECUACIÓN (5.1.35)

$$\alpha_n(t_i) = a^2 \left[\frac{\alpha_r(t_i)^2}{\sqrt{\beta_r^2(t_i) + \alpha_r(t_i)^2}} \right]^b \left[\frac{\beta_r^2(t_i)}{\alpha_r(t_i)^2} + 1 \right]^{\frac{b^2}{2}} \quad (5.1.35)$$

Consideremos las ecuaciones auxiliares

$$\Theta_j(t_i) = a(p(t_i) + q(t_i)l_j(t_i))^b, \quad (\text{A50})$$

$$\Phi_j(t_i) = a(l_j(t_i))^b. \quad (\text{A51})$$

Si definimos el producto de las ecuaciones (A50) y (A51) como

$$\Pi_j(t_i) = \Theta_j(t_i)\Phi_j(t_i) \quad (\text{A52})$$

o

$$\Pi_j(t_i) = a((p(t_i) + q(t_i)l_j(t_i))^b a(l_j(t_i))^b) \quad (\text{A53})$$

$$\begin{aligned}\Pi_j(t_i) &= a^2 (p(t_i) + q(t_i)l_j(t_i))^b (l_j(t_i))^b \\ &= a^2 (p(t_i)l_j(t_i) + q(t_i)l_j(t_i)^2)^b\end{aligned}\quad (\text{A54})$$

completando el cuadrado de $p(t_i)l_j(t_i) + q(t_i)l_j(t_i)^2$ tenemos

$$q(t_i) \left(l_j(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \right)^2 - \frac{p(t_i)^2}{4q(t_i)}.$$
(A55)

(Aa54) puede re escribirse como

$$\Pi_j(t_i) = a^2 \left(q(t_i) \left(l_j(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \right)^2 - \frac{p(t_i)^2}{4q(t_i)} \right)^b$$
(A56)

Si dejamos

$$\Gamma_j(t_i) = q(t_i) \rho_j(t_i)^2 - \frac{p(t_i)^2}{4q(t_i)},$$
(A57)

donde

$$\rho_j(t_i) = l_j(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)}.$$
(A58)

Entonces, en virtud de (A53) a (A58) la ecuación (A52) puede escribirse como

$$\Pi_j(t_i) = a^2 (\Gamma_j(t_i))^b$$
(A59)

Y por virtud de la ecuación (5.1.19) siempre que $Y(t_i) = aX(t_i)^b$ sea lognormal,

$$\alpha_Y(t_i) = a \left(\frac{\alpha_X(t_i)^2}{\sqrt{\beta_X^2(t_i) + \alpha_X(t_i)^2}} \right)^b \left(\frac{\beta_X^2(t_i)}{\alpha_X(t_i)^2} + 1 \right)^{\frac{b^2}{2}}.$$
(A60)

Sustituyendo $Y = \Pi$ y $X = \Gamma$ en la ecuación anterior tenemos

$$\alpha_\Pi(t_i) = a \left(\frac{\alpha_\Gamma(t_i)^2}{\sqrt{\beta_\Gamma^2(t_i) + \alpha_\Gamma(t_i)^2}} \right)^b \left(\frac{\beta_\Gamma^2(t_i)}{\alpha_\Gamma(t_i)^2} + 1 \right)^{\frac{b^2}{2}}$$
(A61)

lo cual establece la ecuación (5.1.35).

DERIVACIÓN DE LA ECUACIÓN (5.1.36)

$$\alpha_r(t_i) = q(t_i) \left[\frac{\left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \right)^2}{\sqrt{\beta_i^2(t_i) + \left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \right)^2}} \right]^2 \left[\frac{\beta_i^2(t_i)}{\left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \right)^2} + 1 \right] - \frac{p(t_i)^2}{4q(t_i)} \quad (5.1.36)$$

Directamente de la ecuación (A57) tenemos

$$\alpha_r(t_i) = E[q(t_i) \rho_j(t_i)^2] - E\left[\frac{p(t_i)^2}{4q(t_i)}\right]. \quad (A62)$$

Equivalentemente

$$\alpha_r(t_i) = E[q(t_i) \rho_j(t_i)^2] - \frac{p(t_i)^2}{4q(t_i)}. \quad (A63)$$

Aplicando la ecuación (5.1.18) a la variable aleatoria $q(t_i) \rho_j(t_i)^2$ tenemos

$$E[p(t_i) \rho_j(t_i)^2] = q(t_i) \left[\frac{\alpha_\rho(t_i)^2}{\sqrt{\beta_\rho^2(t_i) + \alpha_\rho(t_i)^2}} \right]^2 \left[\frac{\beta_\rho^2(t_i)}{\alpha_\rho(t_i)^2} + 1 \right] \quad (A64)$$

pero de la ecuación (A52)

$$\rho_j(t_i) = l_j(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \quad (A65)$$

Tomando el valor esperado a ambos lados de (A65) obtenemos

$$\alpha_\rho(t_i) = \alpha_l(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)} \quad (A66)$$

y

$$\text{var}(\alpha_p(t_i)) = \text{var}\left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)}\right)$$

$$\beta_p^2(t_i) = \beta_i^2(t_i) \quad (\text{A67})$$

reemplazando (A64) , (A65) and (A67) en (A63) obtendremos la ecuación (5.1.36).

DERIVACIÓN DE LA ECUACIÓN (5.1.37)

$$\beta_r^2(t_i) = q(t_i)^2 \left[\frac{\left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)}\right)^2}{\sqrt{\beta_i^2(t_i) + \left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)}\right)^2}} \right]^4 \left[\frac{\beta_i^2(t_i)}{\left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)}\right)^2} + 1 \right]^4 \left[\left[\frac{\beta_i^2(t_i)}{\left(\alpha_i(t_i) + \frac{p(t_i)}{2q(t_i)}\right)^2} + 1 \right]^4 - 1 \right] \quad (5.1.37)$$

De la ecuación (A57) tenemos

$$\beta_r^2(t_i) = \text{var}(p(t_i)p_j(t_i)^2) \quad (\text{A68})$$

Aplicando la ecuación (5.1.19) debemos tener

$$\beta_r^2(t_i) = q(t_i)^2 \left[\frac{\alpha_p(t_i)^2}{\sqrt{\beta_p^2(t_i) + \alpha_p(t_i)^2}} \right]^4 \left[\frac{\beta_p^2(t_i)}{\alpha_p(t_i)^2} + 1 \right]^4 \left[\left[\frac{\beta_p^2(t_i)}{\alpha_p(t_i)^2} + 1 \right]^4 - 1 \right] \quad (\text{A69})$$

Sustituyendo (A66) y and (A67) en (A69) obtenemos la ecuación (5.1.37).

APÉNDICE II

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

An upgraded method to relocate marked shoots of the seagrass *Zostera marina*

Elena Solana-Arellano, Hector Echavarria-Heras and Olga Flores-Uzeta
Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada B. C., México.
Mailing address: P.O. Box 434844, San Diego, CA. 92143-4844, U.S.A.
Fax: (617)45154 & 44880; email: esolana@cicese.mx

Received 15-II-2000. Corrected 6-V-2000. Accepted 16-VI-2000.

Abstract: This paper presents a new method for the recovery of marked seagrass blades. The introduction of a plastic belt surrounding the marked shoot at a sediment level provided a relocation arrangement which was unloosed by drag forces or grazing. The relocation method was tested on *Zostera marina* L. It proved to have the advantage of increasing dramatically the number of marked shoots recovered up to 100% while reducing the cost of the procedure to a minimum. An allometric model indicated that the introduced relocation method has no impact on the development of the plant.

Key words: Marking technique, vegetative shoots, seagrass production.

The assessment of seagrass production has stimulated the development of several leaf-marking techniques aimed to monitor temporal increases in plant biomass or plant elongation. One important step in these procedures relates to the recovery of the marked shoots. Most of the these seagrass production assesment techniques are modifications of the Zieman (1968) marking method. Modifications to this technique had been made as an attempt to reduce damage to the leaves and to improve the ratio of recovered to marked shoots. One of the most used shoot recovering technique, is the Kentula and McIntire (1986) in which a 5 mm stake of PVC rod bent to a ring at one end is inserted into the sediment next to a vegetative shoot and the base of the shoot is isolated within the ring. It has been observed that the effect of drag forces can liberate the bundle of marked leaves from the ring. This effect induces a high loss of marked shoots (Kentula and McIntire 1986). On the other hand, the

possible alterations induced by this technique to growth, production or any other physiological process of the seagrass under study have not been evaluated.

The problem of the loss of marked shoots has been constantly addressed. For instance Ibarra-Obando (1985) reports a 33.3% of lost shoots in *Zostera marina* study in San Quintin Bay, México, while using the Zieman's (1968) technique. For the same area and using the Kentula & McIntire method Ibarra-Obando and Huerta-Tamayo (1987) reported a lost of 14.5% of the marked shoots and Melling-Lopez (1995) lost between 9% and 13.3% of marked shoots. Patriquin (1973) reports that while using the Zieman (1968) technique recovered only 60% of marked shoots. An alternative to this procedure was due to Zieman (1974) who improved the technique described by Odum (1959) and stapled *Thalassia* but he did not proved if this stapling technique had a deleterious effect on leaf production.

In any kind of marking technique there are several problems to be addressed. Here we will consider the following: relocation of marked shoots, cost of the device to mark them and possible impact of these devices on growth and production of the plant. The present propose an easy and inexpensive technique which allowed to relocate and recuperate 100% of previously marked shoots. Using an allometric model as a comparison device, was also demonstrated that the method has no impact on the biological development of the plant.

The Punta Banda estuary ($31^{\circ}40'N$ - $31^{\circ}48'N$, $116^{\circ}40'W$) is located on the West Coast of northern Baja California México; it comprises a total area of 21. The study area is a transect of approximately 50 meters long at a 0.38m MLLW. In a first sampling experiment, using a systematic random sampling technique

we marked 12 shoots biweekly from January to February 1998 utilizing the Kentula and McIntire technique (1986). Then we placed each shoot into a welding rod bent to a ring with a flag on the top of the rod. While using this procedure we had high difficulties to relocate the marked shoots and lost in average 20% of marked shoots. By virtue of this, we did some modifications to the original method. We marked again 12 shoots biweekly, from March to April marking the bundle of leaves of each shoots in the same way but we introduced a 14.5 cm plastic dentate tie painted on the tip with red nail polish (Fig. 1). The tie was placed around the marked shoot (as a belt) at a level of the sediment. The dentation of the tie permitted us to adjust the belt in such a way that the tie was securely attached to the marked shoot. We made sure that the belt did not press the

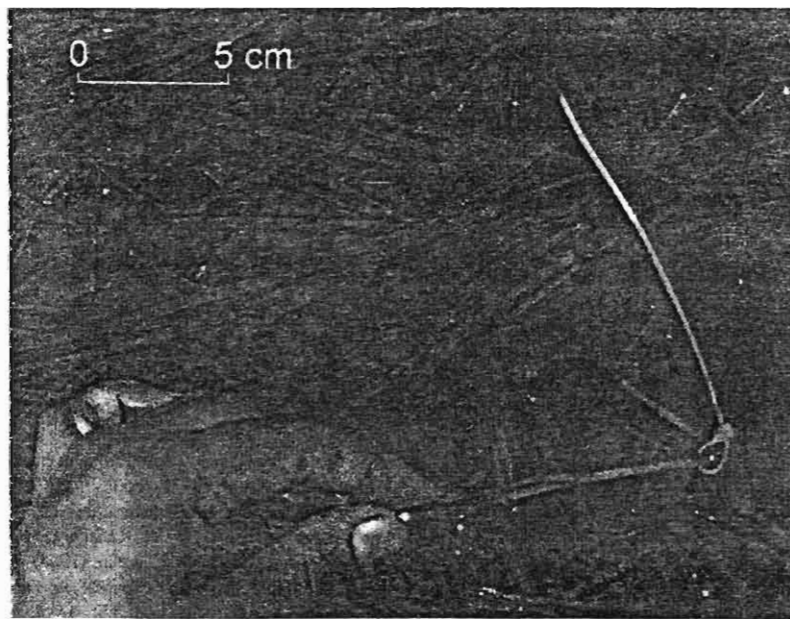


Fig. 1. Plastic dentate tie approximately 14.5 cm long used to relocate *Zostera marina* L. marked shoots.

shoot. This procedure was able to prevent the tie to be loosed by drag forces. To relocate exactly the place where the shoot was marked we placed a colored flag next to each belted and marked shoot. Most of the time, the tip of the belt showed off by itself and when the *Zostera marina* L. was partially covered the flag led us to the marked and belted shoots so we relocated it easily.

Following an allometric law for leaf growth, Solana-Arellano *et al.* (1998) showed that for *Zostera marina* L. leaf dry weight could be expressed in terms of length and width through the relationship:

$$w = \kappa l^\alpha h^\beta \quad (1)$$

Where l and h represent leaf length and width respectively and κ , α and β parameters to be fitted from data.

In order to demonstrate that the plastic belt had no impact on shoot development we used the following procedure. Since *Zostera m.* has an annual pattern for production and considering the consistency of the Solana-Arellano *et al.* (1998) allometric model to estimate the involved parameters, we proceeded to fit equation (1) to data collected biweekly during March and April 1998 using the belt modification. Similarly we fitted the allometric model separately for data collected without the belt during the months of January and February. Finally we compared statistically the results to explore possible differences.

Using our belt technique we recuperated 100% of marked shoots with reduced cost. When fitting the allometric equations for both sets of data we found that the coefficient of determination was of 0.89 for both cases. Also no statistical differences between the obtained parameters with an $F=0.78$ at a significance level of 95% were found (see Table I). The standard error of the estimation was of 0.36 for the case where we did not use the belt technique and 0.38 for the belt technique. The residual analysis in each case gave no indications of abnormality in the distribution of the residuals. Moreover, the mean number of

leaves per shoot, the means for length, weight and width obtained with the modified relocation technique are in accordance with those reported in the literature for the study site.

TABLE I

Estimations of the parameters of equation (1) for both techniques with standard error and level of significance

Marking technique	Parameter	Std. error	p-level
Without belt	$\kappa = 0.000005$	0.3	$p < 0.00$
	$\alpha = 1.45$	0.06	$p < 0.00$
	$\beta = 0.87$	0.21	$p < 0.01$
With belt	$\kappa = 0.000004$	0.3	$p < 0.00$
	$\alpha = 1.55$	0.06	$p < 0.00$
	$\beta = 0.91$	0.18	$p < 0.05$

It is important to point out that Solana-Arellano *et al.* (1998) found no statistical differences in the parameters obtained by fitting equation (1) monthly for a whole year period in a *Zostera marina* meadow. Therefore as a result of the allometric comparisons based on the statistical analysis we can conclude that the belt technique is appropriate for the efficient recovery of marked *Zostera marina* shoots and furthermore we have no indications that it produces alterations in growth and production patterns of *Zostera marina*.

We believe that the efficiency of our relocation technique was due to the fact that the marked shoot dentate plastic belt system was able to move as a whole. Hence drag forces were unable to separate the marked-shoot from the relocation device as it occurs in the conventional techniques where the shoot moves outside the relocation ring by drag forces even though the ring remains attached to the sediment. Moreover, our technique has the advantages of being easy to manipulate, easy to relocate and has a very small monetary cost. It also permits to reduce the uncertainty on growth and production estimations due to the avoidance of lost marked shoots.

This paper is part of the research on eelgrass production partially funded by CONACYT by grant 26665-B. We thank Jose Ma. Dominguez and Francisco Ponce for the technical assistance.

REFERENCES

- Ibarra-Obando S.E. 1985. Introducción al método de marcado para medir la producción de pastos marinos. Universidad Autónoma de Baja California, México. 30p.
- Ibarra-Obando S.E. & R. Huerta-Tamayo 1987. Blade production of *Zostera marina* L. during the summer-autumn period on the Pacific Coast of México. *Aquat. Bot.* 28: 301-315.
- Kentula, M.E. & C.D. McIntire 1986. The autecology and production dynamics of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Netarts Bay, Oregon. *Estuaries* 9: 188-199.
- Melting-Lopez, A. E. 1995. Comparación y análisis de dos métodos que miden el crecimiento y la producción foliar de *Zostera marina* L. Tesis de Maestría CICESE, Ensenada Baja California, México 81 p.
- Odum, E.O. 1959. *Fundamentals of ecology* W.B. Sanders, Philadelphia 546 p.
- Patriquin, D. 1973. Estimation of growth rate, production and age of the marine angiosperm *Thalassia testudinum* Koing. *Carib. J. Sci.* 13 pp. 111-123.
- Solana-Arellano E., D.J. Borbon Gonzalez & H. Echavarría-Heras 1998. A general allometric model for blade production in *Zostera marina* L. *Bull. South Cal Acad Sci.* 97: 39-49.
- Zieman, J.C. 1968. A study of the growth and decomposition of the sea-grass, *Thalassia testudinum*. MSc thesis University of Miami, Miami Florida. 50 p.
- Zieman J.C. 1974. Methods for the study of the growth and production of turtle grass, *Thalassia testudinum* Koing. *Aquaculture*, 4, 139-143.
- Zieman, J.C. & R.G. Weizel. 1980. Productivity in seagrasses: Methods and rates. p. 87-118. In D.C. Phillips & C.P. McRuy (eds) *Handbook of Seagrasses Biology: An Ecosystem perspective* Garland STPM, New York.

EXPERIMENTAL TRANSPLANT OF *ZOSTERA MARINA* L. SHOOTS IN PUNTA BANDA ESTUARY B.C., MEXICO: PRODUCTION PARAMETERS AND ASSOCIATED BENTHIC FAUNA



Elena Solana-Arellano, Héctor Echavarría-Heras, Olga Flores-Uzeta and Edwyna Nieto-García

ABSTRACT

A transplant of *Zostera marina* L. was performed in a coastal lagoon in Baja California, México. In order to assess possible differences in growth dynamics we compared features of transplants and "parent shoots". Data for both sites were fitted to an allometric model expressing individual leaf dry weight as a scaled factor of powers of corresponding length and width. At a 95% confidence level we found no significant differences between the derived allometric parameters for both sites. Both regressions showed high determination coefficients, 80% for the natural meadow and 83% for the transplanted seagrass. The associated fauna was identified to families or species wherever possible for both sites. Differences in species diversities were tested between the zones with Shannon diversity index. The transplanted seagrass showed a higher diversity index (2.29) than the natural area (1.78). Nevertheless, the application of the Hutcheson test showed no statistical differences between the two Shannon indices.

INTRODUCTION

Besides their importance as highly productive systems, estuaries play other important roles such as stabilizing and protecting coastlines from erosion, and providing habitat and shelter for a number of marine organisms and birds. The presence of seagrass in estuaries is essential and even vital for many marine species (Day *et al.*, 1989). Several of these animal species are the fundamental energy source for other species (Kikuchi and Perés 1973). Moreover, the annual cycle of dominant seagrass species, regulates to a

high degree the floral and faunal composition of a number of subordinate structural elements particularly epiphytic and grazing organisms (Denhartog 1973). Experience shows that, these ecosystems have been altered by port and resort developments, agricultural practices, sewage disposal, dumping and unregulated sporting activities. These practices may reduce productive habitats, water quality, and production of organic detritus as well as spawning, feeding and nursery habitats for fish species. The need to protect and regulate these ecosystems is self-evident. Where ecosystems are degraded methods must be found to facilitate their recovery (Rodney and Clark 1989).

CICESE, P.O. Box 434844, San Diego CA. 92143-4844
USA
E-mail: esolana@cicese.mx

Oceanography of the Eastern Pacific II, 2002
(Ed. by Jaime Fábber Lora)
© CICESE, 2002

Furthermore, these methods have to be scientifically validated to ensure that their implementation achieve recovery. With this purpose in mind, we provide quantitative procedures by which to test the effectiveness of transplanting methods for the recovery of eelgrass *Z. marina* meadows. Our approach includes comparisons of both allometric scaling and diversity indices.

It is evident that, in the event of a perturbation of a seagrass meadow, a direct effect on the associated species can be expected. Therefore, transplanting seagrass from undisturbed areas to areas that have been altered may be the solution of the problem of restoration of perturbed areas. However, we must ensure that the transplanted seagrass (assuming success) provides an equivalent habitat for all marine organisms as the parent bank from which shoots were originally taken.

Several authors have developed different techniques for transplanting seagrasses species (Phillips 1980). Most of these studies succeeded in the sense that the eelgrass shoots successfully colonized the substratum and expanded in area. However, none of the studies has given information on how the growth of leave is altered by the transplant and how the associated fauna has adapted to this process. Fonseca *et al.* (1996) for example reported changes in shrimp, fish and crab size composition between planted beds of *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme* compared with unvegetated and a natural habitat of *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* and *Thalassia testudinum* in Tampa Bay Florida. They found that throughout the experiment, animals tended to be larger in the transplanted areas than the natural beds. Fonseca Op. Cit; Ryan and Short (1997); Orth *et al.* (1999) developed large scale experiments and that could be the reason for their success but it is worthwhile asking what would happen if the transplant failed? They might have destroyed a great number of shoots and might have altered the habitat. In our study, we can not afford to conduct a large-scaled transplant experiment without ensuring success because the *Zostera marina* meadow we are working in is very small (less than 2.85 km²) and is undergoing restoration from a perturbation.

In this paper we compare the allometric parameters of a transplanted bank of *Z. marina* in Punta Banda Estuary B.C, México with the corresponding allometric parameters of shoots from the "parent site" in the same area. We also compare diversity indices of the associated benthic infauna before and after the transplant to see how the associated fauna adapted to the substrate. We found no statistically differences between allometric parameters from shoots on both areas and we also found the same diversity index and species composition for both sites.

STUDY SITE AND METHODS

The Punta Banda Estuary is located in the Northeast of Baja California México, between 31°42'-31°47' LN and 116°37'-116°40' LW (Figure 1). This coastal lagoon was perturbed by the construction of an oil industry related dike in 1984 and even though it was declared a National Reserve in 1995, it is still subject to tourist activities. In June 1998, 18 cores of 10.5 cm diameter by 14 cm high with a single shoot in each core were transplanted from a neighboring *Z. marina* shoot population to an area with no shoots in the same coastal lagoon. This transplant was performed at the same tide level (0.35m MLLW) as the source population. Transplanted shoots were monitored approximately every two weeks. After four months all the transplanted shoots were removed along with four samples of sediment from each area. A sample of shoots from the source population was also obtained. Measurements of leaf length, width and dry weights were taken from all the shoots in the transplanted bank and the source population.

The allometric model of Solana-Arellano *et al.* (1998) was fitted to each set of data and a statistical test was applied to the fitted parameters of the model to seek for differences between the parameters in each zone. The model is given by the equation: (see appendix)

$$w = kl^\alpha h^\beta \quad (1)$$

Where w represents leaf dry weight and l and h their length and width respectively and k , α , β are the parameters to be fitted to data.

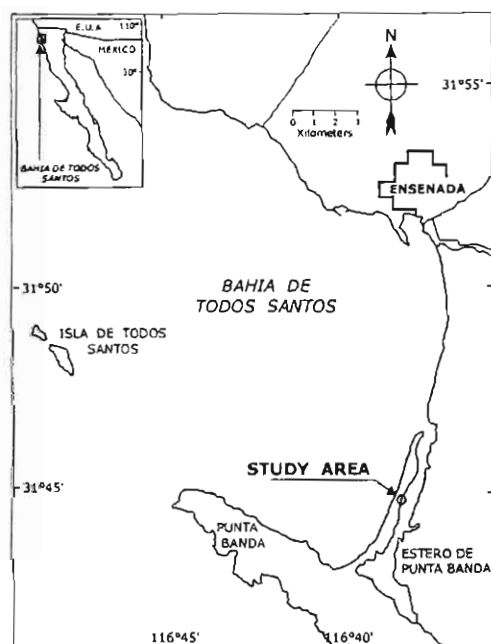


Figure 1. Study site.

Finally the sediment samples of each zone were fixed with 7% formalin solution. The infauna from cores was separated with three sieves of 4 mm, 333 μ m and 250 μ m mesh size. The specimens were preserved in alcohol at 70% before being identified to families. In order to test for differences in diversity between the zones we calculate the Shannon Diversity Index for each site and then used the Hutcheson test to compare differences between the Shannon indices calculated for each area.

RESULTS

This small experiment elucidate whether a larger transplant transplante experiment for meadow restoration was feasible.

Initially we transplanted 18 shoots in an area of 779.3 cm² and after a month of adaptation there was a reduction of 2 only shoots (ca. 11%), and after another 15 days there was an increase of 3 shoots. The increments were almost constant (ca. 3 shoots biweekly) until we removed the entire transplant of 28 shoots although not all were complete. We also

noted that since July a colony of the bryozoan or "moss animals" *Zoobotrion verticillatum* (Delle Chiaje 1828), started to cover the transplant and by the end of the experiment the bank was completely shaded by this colony.

The fitting of the Solana-Arellano *et al.* (1998) model to data on both zones (equation 1) gave very similar determination coefficients of 80% for the natural meadow and 83% for the transplant. Figures 2a and 2b show a good correspondence between data and fitted values for both cases. Moreover, a student *t* test (at a 0.95 confidence level) showed that there are no differences between the fitted parameters in both areas. (Table 1).

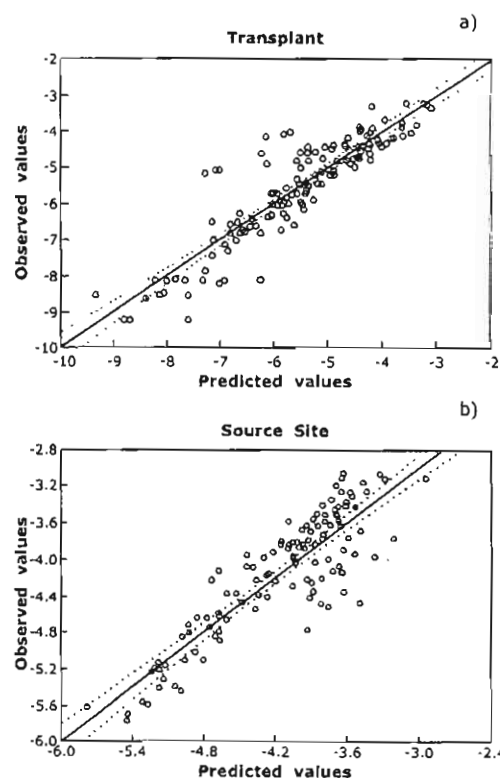


Figure 2 a). Predicted versus observed values for the linear version of equation (1) for data from the transplant. b). Predicted versus observed values for the linear version of equation (1) for data from source population.

Table 1. Values of fitted parameters for both areas with their respective p-values which shows no differences in parameters found after fitting Solana et al. 1998 Model.

Fitted parameters	k	α	β
Transplanted Bank	0.00001	1.187	0.751
Source Area	0.000008	1.17	0.922
p-value	0.64	0.52	0.70

Table 2 presents a description of the benthic fauna in each zone, their abundance and their corresponding Shannon indices. Even though the transplant had a bigger diversity index (2.29) than the natural area (1.78), the Hutcheson test (Zar 1974) showed no significant difference between them ($p=0.183$).

DISCUSSION

Our results indicate that transplanting *Z. marina* is feasible as a method of recovery and conservation of this ecosystem. Even though we found a slightly smaller mean leaf width in the transplant, this did not affect the growth parameters in both zones. This smaller mean in the transplant could be explained by the presence of the colony *Z. verticillatum*. That is, since this bryozoan completely shaded the bank the leaves may not have received sufficient light to grow at its natural width.

Nevertheless, the results of fitting of the model as well as the identification of the benthic fauna show that transplanted, *Z. marina* shoots do not undergo any alteration in their growth parameters and that the benthic fauna associated with the seagrass meadow also adapts successfully to the transplant. Moreover, in our study area, the diversity Shannon index showed that the benthic fauna which provides the principal diet of commercial fishes value (Méndez 1995) living in the meadow in some stages of their lives, colonize or adapt successfully to the transplanted area. Therefore, transplanting shoots from unperturbed to perturbed areas could ensure the restoration of a meadow to a high degree of efficiency.

Table 2.

Family	Abundance at source site	Abundance in transplant
LINEIDAE	7	9
AMPHIPORIDAE	1	1
CAPITELLIDAE	283	283
NEREIDIDAE	28	74
PHYLLODOCIDAE	0	1
SYLLIDAE	122	73
ORBINIIDAE	16	2
CIRRATULIDAE	12	14
MAGELONIDAE	4	2
OPHELIDAE	10	5
PARAONIDAE	3	1
SPIONIDAE	0	2
LUMBRINERIDAE	0	4
SABELLIDAE	0	3
Oligochaeta A	64	357
Oligochaeta B	38	47
COROPHTIDAE	736	716
AMPHITHOIDAE	2	8
AORIDAE	12	135
PODOCERIDAE	0	10
HYALIDAE	25	15
CAPRELLIDAE	3	4
EUSIREDAE	2	1
XANTHIDAE	0	1
SPHAEROMATIDAE	5	1224
ARCTURIDAE	0	8
ANTHURIDAE	0	7
CYTHARELLIDAE	4	22
CYPRIDINIDAE	4	75
HARPACTICIDAE	0	1
NANNASTACIDAE	0	14
Caridea A	0	5
PARATANAIDAE	0	6
NEBALIIDAE	0	1
TELLINIDAE	3	297
VERENIDAE	0	1
PECTINIDAE	7	4
MYTILIDAE	0	4
GLYPTRAETIDAE	0	13
COLUMBELLIDAE	0	7
POTAMIDIDAE	0	1
LACUNIDAE	1	0
CUMIDAE	0	2
ACTEONIDAE	15	1
MURICIDAE	0	1
CORPHELLIDAE	1	0
Holothuroidae A	0	2
LEPTOPLANIDAE	1	9
STYLOCHIDAE	0	8
METRIDIIDAE	0	125

AGNOWLEGMENTS

This paper was partially founded by CONACYT by grant 26665-B. We want to thank to Ana Cecilia Lopez and Beltran, Esperanza Alvarez for their technical support; We also thank José María Domínguez and Francisco Ponce for their fine art work with the figures. And we are indebted to Oc. Luis Aguilar Rosas for the

identification of bryozoan *Z. verticillatum*. And an special thanks to Dr. S.A. Shepherd for kindly improving the English.

APPENDIX

The allometric model presented in this paper generalizes the equation introduced by Hamburg and Homann (1986). This relates leaf dry weight simultaneously with leaf size and width. In their contribution these authors consider that leaf dry weight depend non-linearly on its length and linearly on width. Besides this restrictive assumption they did not provide a formal justification to their model. In this appendix, we follow Solana *et al.* (1991;1998) to provide a justification for equation (1). Our theoretical exploration shows that whenever length and width determine simultaneously the variation of leaf dry weight we must necessarily consider non-linear dependence in both variables.

At a time t let $w(x,t)$ be the dry weight and $l(x,t)$, $h(x,t)$ be respectively the leaf length and width of a typical *Zostera marina* L. leaf collected at a position x of a two dimensional sampling space. According with Batschelet (1975) we have the allometric relationship

$$\frac{1}{w} \cdot \frac{\partial w}{\partial t} = \frac{k_1}{l} \cdot \frac{\partial l}{\partial t}, \quad (A1)$$

$$\frac{1}{l} \cdot \frac{\partial h}{\partial t} = \frac{k_2}{l} \cdot \frac{\partial l}{\partial t}, \quad (A2)$$

where k_1 and k_2 are positive constants.

The allometric laws (A1) and (A2) permit us to obtain the direct dependence of dry weight with respect to leaf length or width. The simultaneous dependency on both variables can be also formally justified. To achieve this goal, we notice that according to the chain rule (Fulks 1978) we have;

$$\frac{1}{w} \cdot \frac{\partial w}{\partial t} = \frac{\partial w}{\partial l} \cdot \frac{\partial l}{\partial t} + \frac{\partial w}{\partial h} \cdot \frac{\partial h}{\partial t}. \quad (A3)$$

Combining equations (A1),(A2) and (A3) we obtain

$$\frac{k_1 w}{l} \cdot \frac{\partial l}{\partial t} = \frac{\partial w}{\partial l} \cdot \frac{\partial l}{\partial t} + \frac{\partial w}{\partial h} \cdot \frac{\partial h}{\partial t} \cdot \frac{k_2 h}{l}$$

and simplifying we can establish the partial differential equation;

$$l \frac{\partial w}{\partial l} + k_2 h \frac{\partial w}{\partial h} = k_1 w. \quad (A4)$$

According to theorem 2.1 in Zachmanoglou and Thoe (1976) (pages 60-61), the solution $w = f(h, l)$ of equation (A4) is given implicitly by the relationship

$$F(u_1(h, l, w), u_2(h, l, w)) = 0, \quad (A5)$$

where F is a function of class C^1 and u_1, u_2 are two functionally independent solutions of the auxiliary system:

$$\frac{dl}{l} = \frac{dh}{k_2 h} = \frac{dw}{k_1 w}. \quad (A6)$$

From (A6) we can obtain by direct integration

$$\frac{l}{h^\alpha} = \frac{l_0}{h_0^\alpha}, \quad (A7)$$

$$\frac{l^\delta}{w} = \frac{l_0^\delta}{w_0}. \quad (A8)$$

Where w_0, l_0 and h_0 are respectively the dry weight, length and width of a leaf at the beginning of the growing process and α and δ are constants defined in terms of the allometric scaling factors k_1 and k_2 trough the relationship

$$\alpha = \frac{1}{k_2}, \quad (A9)$$

$$\delta = k_1. \quad (A10)$$

From equations (A7) and (A8) we see that functions u_1 and u_2 defined according to

$$u_1(h, l, w) = \frac{w}{l^\delta} \quad (\text{A11})$$

$$u_2(h, l, w) = \frac{h^\alpha}{l} \quad (\text{A12})$$

satisfy

$$\text{grad}(u_1) \times \text{grad}(u_2) \neq 0,$$

in region $l > 0$, $h > 0$ and $w > 0$. Then in general $u_1(h, l, w) = c_1$ and $u_2(h, l, w) = c_2$ where c_1 and c_2 are constants, define two functionally independent solutions of the auxiliary system (A6). Hence for u_1 and u_2 given by equations (A11) and (A12) the implicit relation (A5) gives then general integral of p.d.e (A4).

From equations (A11) and (A12) it is easily seen that

$$\frac{1}{h^\alpha} = \frac{l^\delta}{w} \left(\frac{w_0}{l_0^{\delta-1} h_0} \right). \quad (\text{A13})$$

Here for u_1 and u_2 as defined above we have

$$u_1 - cu_2 = 0 \quad (\text{A14})$$

where c is constant that can be identified using equation (A13). Consequently equations (A5) and (A14) the choosing

$$F(u_1, u_2) = u_1 - cu_2$$

and the implicit relation (A5) permit to conclude that the function

$$w = Kh^\alpha l^\beta$$

where $\beta = \delta - 1$ is a solution of equation (A4) which also satisfies the allometric equation (A1) and (A2).

REFERENCES

- Batschelet, E., 1975. Introduction to mathematics for life scientists. *Springer Verlag* pp 362-364.
- Day, J.W., C. Hall, W.M. Kemp and A. Yáñez-Arancibia, 1989. Estuarine Ecology. *John Wiley and Sons Inc* New York. pp. 226-256.
- Denhartog, C., 1973. The dynamic aspect of the ecology of sea-grass communities. *Conference paper Thalassia Jugoslavica* 7: 101-112.
- Fonseka, M.S., D.L. Meyer and M.O. Hall, 1996. Development of the planted seagrass beds in Tampa Florida Bay II. Faunal Components. *Marine Ecology Progress Series*, 132: 141-156.
- Fulks, W., 1978. Advanced Calculus. *John Wiley and Sons Inc*. New York. 500 pp.
- Hamburg, S.P. and P.S. Homann 1986. Utilization of growth parameters of eelgrass *Zostera marina* for productivity estimations under laboratory and *in situ* conditions. *Marine Biology*, 93: 299-303.
- Kikuchi, T. and J.M. Pérez, 1973. Animal communities in the seagrass beds: a review. Review paper for the consumer ecology section. *International Seagrass Workshop*, Leiden. Oct. 1973: 27 pp.
- Mendoza, C.M., 1995. Descripción y comparación de las dietas de *Paralabrax maculofaciatus*, *Paralabrax clathratus* y *Paralabrax nebulifer* en el Estero de Punta Banda y la Bahía de Todos Santos, Ensenada, B.C., México. *Tesis de Maestría*. CICESE 65 pp.
- Orth, R.J., Harwell, M.C. and Fishman, J.R., 1999. A rapid and simple method for transplanting eelgrass using single, unanchored shoots. *Aquatic Botany*, 64: 77-85.
- Phillips, R.C., 1980. Transplanting Methods. p. 41-575 In: R.C. Phillips and C.P. McRoy (eds). *Handbook of Seagrass Biology an Ecosystem Perspective* Garland STPM Press, LA, USA.
- Rodney, V.S. and J.R. Clark, 1989. Marine and Coastal Protected Areas: A Guide for Planners and Managers. *State Printing Co.* Columbia South Caroline, USA.
- Ryan, C.D. and F.T. Short, 1997. Restoring eelgrass, *Zostera marina* L., habitat using a new transplanting technique: The horizontal rhizome method. *Aquatic Botany*, 59: 1-15.
- Solana-Arellano, E., Ibarra-Obando, S.E. y Echavarría-Heras H., 1991. Calibración de un modelo alométrico para evaluar la producción foliar de *Zostera marina* L. *Hidrobiológica*. Vol. 1(2): 41-44.

Solana-Arellano, E., D.J.G. Borbon-González and H. Echavarría-Heras, 1998. A general allometric model for blade production in *Zostera marina* L. *Bulletin of Southern California Academy of Science*, 97: 39-48.

Zachmanoglou, T. and D.W. Thoe, 1976. Introduction to partial differential equations with applications. *Williams and Wilkins Company*. pp. 60-62.

Zar, J.H., 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., USA. source site Abundance in transplant.

Utilización de métodos cuantitativos para el estudio de la dinámica de los pastos marinos: Una revisión crítica

About the use of quantitative methods for the study of the dynamics of seagrasses: A critical review

Elena Solana-Arellano

Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada Baja California México.

P.O. box 434844, San Diego CA. 92143-4844 U.S.A

esolana@CICESE.mx

Resumen.- Se presenta una revisión sobre el tema: aplicación de métodos cuantitativos al estudio de aspectos dinámicos en poblaciones de pastos marinos. Se incluyen los modelos más importantes utilizados para describir crecimiento, edad, demografía y densidad. En algunos casos se proponen modificaciones a los modelos existentes o bien se sugieren ideas para la realización de futuras investigaciones.

Palabras clave: modelos matemáticos, dinámica, ambientes estuarinos.

Abstract.- A revision of quantitative methods applied to the study of the dynamics of seagrasses populations is presented. Included are the most important models used to describe growth, age, demography and density. In some cases, modifications to the existing models are proposed.

Suggestions for future research are also posted rendered.

Keywords: mathematical models, dynamics, estuarine environment.

Introducción

Los estudios sobre pastos marinos en ecosistemas costeros se iniciaron con los trabajos de Petersen, los cuales se reportaron en las contribuciones del mismo autor en 1914 (*vide* Short 1980). Sin embargo, no fue hasta la década de los cuarenta, cuando se reconoció la importancia de las grandes extensiones de estas fanerógamas en lagunas costeras de aguas templadas y tropicales (Mann 1972).

Aún cuando los ecosistemas que se asocian con praderas de pastos marinos están ampliamente distribuidas en el globo terráqueo, el interés por su estudio se inició en la década de los sesenta cuando se les ubica dentro de los ecosistemas más ricos y productivos. De hecho Den Hartog (1971) afirma que el ciclo anual de las praderas de pastos marinos dominantes, regula en un alto grado la composición de flora, fauna y un gran número de elementos estructurales subordinados, particularmente epífitas y pastoreadores. Los trabajos de Wood, *et al.* (1969) resumen el papel de los pastos marinos en el proceso cíclico que mantienen la productividad de ecosistemas costeros y estuarios. Las conclusiones obtenidas en estos trabajos sobre estos ecosistemas indican que los pastos marinos tienen tasa de crecimiento extremadamente altas, y una productividad notoriamente elevada que normalmente oscila entre los 500 y los 1000 gC/m²/año y ocasionalmente en algunas áreas más productivas se puede alcanzar el doble. A las hojas de algunos pastos

marinos, como por ejemplo *Zostera marina* L., se asocian un gran número de epífitas, cuya biomasa es algunas veces igual a la de la cosecha en pie de hojas que las albergan. Pocos organismos pastorean directamente en las hojas de *Z. marina*, las hojas muertas y desprendidas caen y se fijan en el sedimento y esto junto con la materia detrital de las raíces mantienen el ciclo activo del sulfuro. La densidad de las hojas frena las corrientes de aguas cerca de la interfase del sedimento promoviendo la sedimentación. El sistema de raíces y rizomas se incorporan al sedimento y con ayuda de las hojas inhiben la erosión. Por lo tanto, de forma resumida, podemos decir que la producción de los pastos marinos es la base de la cadena de detritus (Zieman y Wetzel 1980).

Las praderas de pastos marinos proveen también un hábitat para numerosos organismos marinos, y juegan un papel muy importante en el reciclado de nutrientes en la costa, acelerando la fijación de nitrógeno e incrementando el flujo de nutrientes difusos hacia aguas locales (Short & McRoy 1984). Estos ecosistemas anclan y filtran el sedimento, contribuyendo a la claridad del agua, la depositación del sedimento y la estabilidad de la línea de costa. Por todo lo anterior, el estudio de estos ecosistemas de manera descriptiva y la introducción de métodos de modelación y simulación para interpretar su dinámica resulta ser de vital importancia en aspectos de conservación.

La dinámica de una pradera de pastos marinos, debe de ser estudiada en el marco de la ecología lo que

incluye la descripción y cuantificación de los cambios demográficos además de la forma e intensidad con que estos cambios se presentan. En este trabajo se revisa la modelación de los aspectos más importantes que describen la dinámica de dichas pradera. En esta revisión se incluye la base teórica y conceptual que permitirá la generación de modelos para la interpretación de aspectos particulares de la dinámica de pastos marinos. En este contexto, la presente contribución no solo se circunscribe a una mera descripción de resultados o al análisis crítico de los mismos sino que pretende constituirse en un receptáculo de herramientas formales para la creación de modelos en el área del conocimiento que se considera.

En este trabajo, primeramente se presenta una revisión de los modelos más representativos en la literatura sobre dinámica de pastos marinos y luego se tratan los modelos de simulación de los cuales se derivaran otros modelos importantes. Se enfatiza en el tema de modelos de crecimiento, los cuales son de gran relevancia en el estudio de la dinámica de cualquier organismo y las relaciones alométricas. Estos modelos, a pesar de su simplicidad, fundamentaron el desarrollo de poderosos métodos cuantitativos para la realización de estudios de producción. Se discute también la relación entre biomasa e índice de área foliar la cual es ampliamente utilizada en plantas clonales terrestres, pero su estudio para ambientes marinos es escaso e inconsistente. Se estudia la relación que existe entre biomasa y densidad de tallos por unidad de área, aspecto muy importante para estudios de demografía. Se examinan también, modelos o índices para determinar la edad de plantas. La modelación del crecimiento foliar en pastos marinos en particular la del crecimiento diferencial es prácticamente nula en la literatura, por lo que se analiza este tema y además se proponen algunas ideas para futuras investigaciones. Finalmente se tratan generalidades sobre los escasos modelos de demografía en pastos marinos.

Estudios de modelación en pastos marinos

En este trabajo se circunscribirá al tratamiento de modelos formales. Estos se traducen en una descripción matemática de un proceso real construido con una meta en mente. Esta meta puede ser, entre otras, analizar fenómenos biológicos para entenderlos a profundidad; estimar de manera indirecta cantidades que dependen de otras mediciones; probar hipótesis estadísticas; predecir el comportamiento de un sistema a corto o largo plazo; controlar y optimizar algunas características de estudio etc.

Como los modelos son construidos de acuerdo a un problema propuesto, y puesto que la construcción de

estos es una tarea interdisciplinaria, es de vital importancia que las metas sean claras en todos los niveles del procedimiento. El modelo resultante, será juzgado o valorado en función de que estas metas se hayan cumplido. Según Odum (1972) un modelo se construye por diversas razones, entre las que destacan las de proporcionar una descripción abstracta y simplificada de algún sistema, o bien, la predicción de cambios dinámicos en el tiempo. Los modelos pueden valorarse de acuerdo con tres propiedades: a) Realismo o grado en que los enunciados matemáticos del modelo corresponden, al traducirse en palabras, a los procesos biológicos que se suponen representar. b) Precisión o capacidad del modelo de predecir cambios cuantitativos y de reproducir la dinámica observada en los datos en que se basa. c) Generalidad, se refiere a la amplitud de la aplicabilidad del modelo (i.e número de situaciones distintas en que se podría aplicar).

Estudios de simulación

La necesidad de predecir la variación de la biomasa, o bien producción u otros aspectos de la dinámica de pastos marinos y marismas han estimulado el desarrollo de modelos formales. Sin embargo, los artículos sobre modelación aplicada al estudio de estos ecosistemas son escasos. La mayoría de los trabajos reportados son modelos de simulación y con excepción del trabajo de North (1967) casi todos son una extensión del modelo de Riley (1946) el cual trata de simular la dinámica del plancton. Los estudios de simulación posteriores al trabajo de North (op cit.) se enfocan también a aspectos parciales, esto es, tratan de explicar algún factor específico del ecosistema e incluso en algunos de ello no se toman en cuenta factores o variables que contribuyen a explicar alguna característica de estudio. Sin embargo, podemos considerar a los modelos de simulación en pastos marinos como los pioneros en la modelación de estos ecosistemas.

Uno de los estudios de simulación más completos es el reportado en los trabajos de Wieger *et. al* (1971). Dichos autores presentaron un modelo de una pradera de marisma (*Spartina*) que pretende interpretar la transferencia de carbono entre catorce compartimentos o variables de estado (siete bióticas y siete abióticas). Sus resultados sobre un periodo de tiempo de cinco años muestran una gran transferencia de carbono del aire a la materia orgánica particulada y disuelta en el agua y sedimento. Al hacer un análisis de sensibilidad para esta simulación, solamente 21 de los 81 parámetros con los que se trabajó en el modelo de simulación, resultaron suficientemente sensibles para cambiar el estado estable de acumulación orgánica del sistema. Sin embargo, en este modelo no se incorporaron variables importantes como la heterogeneidad espacial o la dinámica de las

mareas. Tampoco la heterogeneidad temporal en la distribución de la biomasa o el movimiento diario y estacional del detritus, ni tampoco el movimiento de los consumidores.

Otro modelo importante de simulación es el realizado por Reimold (1974) para *Spartina*. Este presenta un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales para las variables de estado: agua, sedimento, biomasa de *Spartina*, detritus, microflora y detritívoros. También se simuló la remoción de *Spartina* por efectos de la dinámica del agua, con el propósito de evaluar la respuesta en el crecimiento y el efecto resultante en las concentraciones de fósforo para las variables de estado. Para validar la simulación se realizó un muestreo experimental y se compararon los resultados predichos con las mediciones de campo. Dicha comparación de los resultados del modelo con los datos experimentales (todos basados en las concentraciones de fósforo) hizo posible caracterizar teóricamente el flujo del fósforo. Una limitación evidente de este modelo es que se usaron variables altamente agregadas. La variable agua por ejemplo, conglomeraba otras variables como temperatura, composición química, turbulencia, luminosidad, contenido de sedimentos en suspensión, etc. Esto disminuye la posibilidad de caracterizar o aislar la variable específica que contribuye en mayor proporción (con relación a otras variables) a explicar el comportamiento del sistema.

Uno de los trabajos más extensos sobre simulación de la producción de praderas de *Z. marina* es el realizado por Short (1980). En este modelo numérico se pretende explicar cuantitativamente el mecanismo de producción de *Z. marina*, con base en un sofisticado modelo conceptual. Esta contribución, además de ser pionera, es sin duda una de las más completas ya que toma en cuenta en la simulación un gran número de factores, aunque considera que los únicos factores limitantes son la luz, la temperatura y la velocidad de la corriente. El modelo conceptual del flujo de carbón establece que dicho flujo es iniciado por asimilación fotosintética, seguido a través del sistema y posteriormente modificado por fuentes auxiliares de energía. La estructura de las unidades fotosintéticas de *Z. marina* incluye cinco tamaños de hoja con tasas de producción diferentes para cada talla y cada una determinada por limitaciones de luz, temperatura y velocidad de las corrientes. Los almacenamientos de raíces y rizomas son alimentados por la transferencia de carbono de las hojas a las raíces, el cual según McRoy & Goering (1974) es de aproximadamente 17%. El 8% restante determinará la tasa promedio de crecimiento de la hoja, esta tasa variará para los diferentes tamaños de hojas siendo las hojas más pequeñas las que crecen más rápido. La emergencia de hojas nuevas es un proceso estacional controlado por factores ambientales que

influyen la translocación de carbono fuera de los rizomas. La biomasa de almacenamiento de la emergente aumenta hasta que alcanza el peso de la hoja más pequeña. Cuando este almacenamiento es suficientemente grande entonces una nueva hoja es anidada dentro compartimento y las hojas ya existentes se mueven una talla arriba.

Para desarrollo de modelos alternativos, resulta importante describir con cierto detalle la fórmula utilizada por Short (1980) en su contribución:

$$TL = \frac{P_0}{P_{max}} e^{\alpha \cdot \beta \pi T} \quad (1)$$

TL es el factor limitante, α y β parámetros, P_0 la producción inicial y P_{max} la tasa de producción máxima. Esta ecuación fue derivada empíricamente para expresar el efecto de la temperatura T sobre la planta, sugiriendo que la producción aumenta con el incremento de temperatura hasta que se alcanza un límite máximo de 25°C después de este límite la fotosíntesis se inhibe y por lo tanto se reduce la asimilación de carbono por lo que se presenta una reducción de la producción (Dillon 1971) (Ley de la tolerancia con respecto a la temperatura). Para modelar los cambios estacionales en temperatura, Short (1980) utilizó una función periódica de la forma

$$T = T_m + T_D \cos\left(\frac{2\pi(t - \alpha)}{365}\right) \quad (2)$$

Donde T_m es la temperatura media, T_D es la amplitud t el tiempo medido en días y α un parámetro a ajustar.

Otro de los factores limitantes tomados en cuenta en Short (1980), es la luz. La respuesta del crecimiento a este factor limitante (LL), se modela como una tasa instantánea y se calibró con datos de producción neta de McRoy & Goering (1974). De una manera similar al efecto de la temperatura, *Z. marina* (y otras plantas) aumentan su producción al aumento de la intensidad luminosa hasta alcanzar un óptimo. Cuando esté es alcanzado, la fotosíntesis se inhibe y la producción disminuye (Steel 1962). La limitación en producción debida a la intensidad luminosa LL se calcula usando una doble integral sobre profundidad y fotoperíodo.

$$LL = \int_0^L \int_0^t \frac{P'}{P'_{max}} \quad (3)$$

Siendo P' la tasa de producción relativa, P_{max} la tasa de producción relativa máxima. La solución a esta ecuación fue encontrada empíricamente y está dada por:

$$LL = \frac{e^I}{K' \cdot L} \left[e^{\left(\frac{I_0}{I_{opt}} e^{-I_0} \right)} - e^{\frac{I_0}{I_{opt}}} \right] \quad (4)$$

donde K' representa el punto de extinción de la luz en el agua, I_0 la intensidad luminosa inicial y I_{opt} la intensidad luminosa óptima para la producción.

Así como en el caso de la temperatura se toma una función coseno para modelar la estacionalidad de la intensidad luminosa, dicha función fue calibrada con datos de McRoy & Goering (1974).

El efecto de la velocidad de las corrientes en la producción (CL) fue interpretado por Short (1980) como un modelo hidrodinámico bidimensional de la forma:

$$CL = \frac{P'}{P_{max}} \quad (5)$$

donde P' representa la tasa de producción relativa y P_{max} la tasa de producción relativa máxima. Al mismo tiempo, se consideró la expresión

$$\frac{P'}{P_{max}} = \alpha_1 + \beta_1 V \quad (6)$$

donde V es la velocidad de la corriente y α_1, β_1 son parámetros a estimar.

Según Short (1980), estos tres factores limitantes, (temperatura, intensidad luminosa y velocidad de las corrientes), dan lugar a una tasa de crecimiento específica representada mediante

$$G = P_{max} \cdot TL \cdot LL \cdot CL \quad (7)$$

Finalmente después de la pérdida de biomasa por respiración nocturna R y por erosión vegetal debida al viento (E) la fórmula para la biomasa presentada por el mismo autor es:

$$B = B_0 e^{(G-R)} E \quad (8)$$

donde B_0 es la biomasa inicial.

Los resultados muestran algunas inconsistencias con los valores observados en dos estaciones experimentales. A pesar de sus limitaciones en cuanto a realismo y generalidad, la contribución de Short (1980) representa un avance enorme en lo que a la modelación de ecosistemas de pastos marinos se refiere. Como se infiere de las conclusiones obtenidas por Solana *et al.*

(1997) un modelo de simulación como el presentado por Short (*op. cit.*), podría mejorarse sobremanera, si se incluyera en la estructura del modelo otros factores limitantes por ejemplo nutrientes (nitratos, fosfatos, amonio, etc.) y otras fuentes de pérdida de biomasa como el pastoreo. Se sabe que las praderas de sedimentos terrígenos (en ambientes templados) son nitrógeno limitantes (Short 1987) y los substratos carbonatados en ambientes tropicales tienen limitaciones de fósforo. Mas aún, Jaques Van Monfrans *et al.* (1984) presenta evidencias de que el pastoreo de epifitas, invertebrados, aves y otros tiene un efecto directo en el crecimiento de *Z. marina*.

Bach (1993) presenta un estudio de simulación basado en un modelo dinámico para describir la variación estacional en crecimiento y distribución de *Z. marina*, considera factores importantes que controlan el crecimiento y la producción, como transparencia del agua, temperatura, topografía, luminosidad, profundidad y nutrientes. Este trabajo es uno de los escasos reportes sobre modelación en donde la influencia de nutrientes está incluida. La autora propone dentro de su modelo de simulación, un modelo matemático de crecimiento de *Z. marina* limitado por nutrientes, dicha limitación es expresada por una función que considera la concentración de nitrógeno (N) y de fósforo (P) como variables fundamentales. La función limitante de nitrógeno y fósforo $f(N, P)$ se representa mediante el inverso de la suma de los inversos de las funciones limitadoras asociada con cada uno de los nutrientes independientes $g(N)$ y $g(P)$ respectivamente. Este planteamiento permite considerar la acción de los dos nutrientes al mismo tiempo en contraposición con la ley de Liebig (regla del mínimo). La función $f(N, P)$ se expresa como,

$$f(N, P) = \frac{2}{g(N)^{-1} + g(P)^{-1}} \quad (9)$$

donde $g(N)$ y $g(P)$ se representan en función de las concentraciones de Nitrógeno $E[N]$ y de Fósforo $E[P]$ independientemente eso es:

$$g(N) = \frac{E[N] - E[N_{min}]}{E[N_{crit}] - E[N_{min}]} \quad (10)$$

y similarmente,

$$g(P) = \frac{E[P] - E[P_{min}]}{E[P_{crit}] - E[P_{min}]} \quad (11)$$

Donde $E[N]$ es la concentración interna de nitrógeno, $E[N_{min}]$ es el mínimo de $E[N]$ y $E[N_{crit}]$ es el valor crítico de $E[N]$. La función $E[P]$ para el fósforo es equivalente.

Debido a la falta de datos la autora no incluye en el modelo general el sub-modelo para nutrientes. Sin embargo, la sola propuesta de introducir limitación por nutrientes es un gran avance en lo que a modelación respecta. Además, la autora propone una serie de pasos y experimentos para obtener la información necesaria para conocer el valor mínimo y el valor crítico de los nutrientes y poder calibrar el modelo. Otro aspecto muy importante en este trabajo es el hecho que se tome en cuenta el movimiento del agua y la profundidad. Lo anterior es relevante debido a que pocos autores consideran que *Z. marina* toma nutrientes tanto de la columna de agua a través de las hojas como del sedimento a través de las raíces (Solana *et al.* 1997), además que el movimiento del agua puede desprender hojas y transportar a éstas y las hojas muertas como detritus a otras partes, lo cual debe ser considerado en un modelo de crecimiento y distribución.

Verhagem y Nienhuis (1983) realizaron un modelo de simulación para el estudio del crecimiento y la distribución estacional de *Z. marina* en el lago Grevelingen en Holanda. En este modelo incorporan influencias ambientales expresadas en términos de la intensidad luminosa, la temperatura y el movimiento del agua generado por el viento. Tomando en cuenta los altos niveles permanentes de nutrientes en las aguas intersticiales del sedimento los autores suponen que el crecimiento de *Z. marina* no es limitado por la disponibilidad de nutrientes. Para incorporar el efecto de envejecimiento de los tallos en el modelo, los autores dividen los tallos en clases de edades. De este modo, el crecimiento en un momento dado depende de la función externa instantánea y de las condiciones ambientales que prevalecen durante el periodo anterior. Los autores consideran que la división de las clases de edades entre los tallos debe basarse en el hecho de que en *Z. marina* existe una distinción entre dos formas de crecimiento de tallos. Una de crecimiento temprano que empieza en tallos vegetativos y resulta en ramas generativas y flores (tallos reproductivos) y otra de crecimiento tardío de verano (tallos vegetativos sin ramificaciones). Estas dos formas de crecimiento se subdividen en clase de edades con L/DT clase de edades para tallos generativos y M/DT clases de edades para tallos vegetativos. El valor DT representa el incremento de tiempo de iteración para la simulación y L y M las edades máximas.

Los autores basan su modelo conceptual en el supuesto de que la tasa de crecimiento por unidad de biomasa ha sido descrita en términos de variables ambientales externas como luz y temperatura así como en términos de una función externa de variables de control debido a la edad. De la misma manera, suponen que la tasa relativa de descomposición o pérdida de biomasa de *Z. marina* se describe como una función de

la temperatura y del movimiento del agua inducida por olas, corrientes y la pendiente del sustrato. Del modelo conceptual utilizado se desprende la fórmula para la biomasa aérea como:

$$B = \sum_{i=1}^{L/DT} BG_i + \sum_{m=1}^{M/DT} BV_m \quad (12)$$

Donde BG_i es la biomasa del i -ésimo tallo generativo, L representa el tiempo máximo de 70 días para tallos generativos, BV_m es la Biomasa del m -ésimo tallo vegetativo, M es el tiempo máximo para tallos vegetativos, el cual se tomó como de 40 días para la simulación.

Otra parte del modelo de considerado es la que describe la tasa de cambio en la biomasa de un tallo típico de *Z. marina* de la siguiente manera:

$$\frac{dP}{dt} = P(RGR - RDR), \quad (13)$$

$$P(0) = PS,$$

donde RGR representa la tasa relativa de crecimiento, RDR la tasa relativa de pérdida y PS la biomasa inicial del tallo. Estas tasas fueron representadas mediante las expresiones,

$$RGR = MRGR \cdot FI(I) \cdot FT_1(T) \cdot GS(j) \quad (14)$$

$$RDR = MRDR \cdot FT_2(T) \cdot FH(H) \cdot DS(j) \quad (15)$$

donde los factores limitantes se definen como:

$$I = I_0 e^{-\alpha k H} \quad (16)$$

$$FI(I) = \begin{cases} \frac{I - I_c}{I_k - I_c} & \text{para } 0 < I < I_k \\ I & \text{para } I > I_k \end{cases} \quad (17)$$

$$FT_1(T) = \Theta_1^{(T-20)} \quad (18)$$

$$FT_2(T) = \Theta_2^{(T-20)} \quad (19)$$

$$FH(H) = 1 - \delta e^{-\alpha H} \quad (20)$$

$$GS(j) = \alpha + (1 - \alpha)(1 + (j/j_a)^2)^{-1} \quad (21)$$

$$DS(j) = j/L \quad (22)$$

En la tabla 1 se presenta la simbología de las variables y los parámetros considerados en las ecuaciones anteriores, las unidades de cada una de las variables así como los valores con los que fueron alimentados los modelos para la simulación los cuales provienen de (1) valores basados de mediciones directas, (2) valores basados en una combinación de mediciones directas, valores inferidos de otros valores reportados en la literatura y (3) valores considerados estimaciones razonables pero que no fueron validados.

Uno de los problemas que presenta este estudio es el hecho de la selección de las funciones específicas y parámetros dadas en la tabla antes mencionadas fueron cambiadas varias veces durante la calibración del modelo hasta obtener los resultados deseados. Además, la simulación trabajó bajo supuestos que no fueron comprobados como por ejemplo se adoptó la hipótesis de McRoy & Goering (1974) de que las raíces se alimentan por la transferencia de carbono de la biomasa aérea y que existe una constante de proporción del carbono fijado por las hojas que es trasladado a las raíces y los rizomas. Consecuentemente, la biomasa subterránea BS se calculó como, $BS = k_j \cdot BA$ donde k_j es una constante de proporcionalidad y BA la biomasa aérea.

También se supuso que los tallos que alcanzan edad máxima son transportados fuera de la pradera lo cual no es del todo cierto, ya que gran parte de ellos permanecen ahí para formar parte del detritus. La biomasa aérea BA se expresó como la suma de todas las biomásas de las clases de edad de tallos vegetativos y tallos generativos. La biomasa por clase de edad se obtuvo multiplicando la densidad de tallos y la biomasa promedio por tallo por clase de edad.

Aún cuando el trabajo de Verhagem y Nienhuis (1983) representa uno de los modelos de simulación más completos para *Z. marina*, es importante hacer notar las posibles imprecisiones tanto a nivel del método de muestreo como de procedimiento. Por ejemplo, el modelo se calibró con datos de 1976 en un área de muestreo fija de 0.75 m de profundidad pero se utilizó un método de ensayo y error que consistió en asignar valores a los parámetros a juicio de los autores. El procedimiento también incluye un criterio de concordancia entre valores predichos y observados basado en un juicio visual y por ende subjetivo como medida de cercanía en lugar de utilizar los análisis

estadísticos apropiados.

Más aún, la gran discrepancia entre el modelo y los datos reales al final de la estación de crecimiento pudo deberse también a la poca confiabilidad de los datos ya

Tabla 1

Nomenclatura de parámetros y variables considerados en el modelo de Verhagem & Nienhuis (1983)

Values of parameters and variables considered in Verhagem & Nienhuis model

Unidades	Valor	Símbolo	Descripción
PS	Biomasa inicial	mg C	2.4 (2)
$MRGR$	Tasa máxima de crec. Relativo	d^{-1}	0.08 (1)
$MRDR$	Tasa máxima de pérdida relativa	d^{-1}	0.013 (2)
I	Intensidad de la luz	$Jcm^{-2}d^{-2}$	
I_0	Valor de I en la superficie	$Jcm^{-2}d^{-2}$	(1)
k	Coefficiente de extinción	m^{-1}	0.691 (2)
H	Profundidad	m	(1)
T	Temperatura del agua	$^{\circ}C$	(1)
Θ_1	Coefficiente de la temperatura para el crecimiento		1.08 (2)
Θ_2	Coefficiente de la temperatura para la descomposición		1.04 (2)
I_c	Intensidad de compensación	$Jcm^{-2}d^{-2}$	8 (2)
I_k	Intensidad de saturación	$Jcm^{-2}d^{-2}$	60 (2)
δ	Factor de amplificación para pérdida de hojas por la acción de las olas		5 (3)
λ	Extinción del movimiento de las olas	m^{-1}	1.5 (2)
j	Edad de un tallo	d	
ja	Edad de un tallo adulto	d	25 (3)
α	Coefficiente de la función de envejecimiento		0.3 (3)
FI	Función de la luz en la tasa de crecimiento		
FT_1	Función de la temperatura en la tasa de crecimiento		
FT_2	Función de la temperatura en la tasa de pérdida		
FH	Influencia de profundidad en la tasa de pérdida de hojas por la acción de las olas		
GS	Efecto del envejecimiento en la tasa de crecimiento.		
DS	Efecto del envejecimiento en la tasa de pérdida		

que la biomasa promedio obtenida de estos fue irrealísticamente alta (aproximadamente 48g de peso seco libre de cenizas por metro cuadrado) o probablemente a la falta de un tamaño de muestra apropiado.

Una mayor discrepancia se encuentra entre los resultados obtenidos en la simulación para la biomasa subterránea y los datos reales. En estos resultados encontramos diferencias significativas tanto en los promedios como en las tendencias en general. Por todo lo anterior creemos que es importante incorporar en el modelo supuesto corroborables así como datos confiables o en su defecto un tamaño de muestra estadísticamente adecuado para que los resultados sean científicamente aceptables.

Modelos de crecimiento

Cuando se hace referencia al crecimiento en pastos marinos, generalmente se hace alusión al aumento de biomasa por tallo o a la elongación de una hoja en un período de tiempo a partir de una marca de referencia. La mayoría de los estudios de crecimiento de pastos marino son estudios descriptivos que detallan la dinámica de crecimiento de praderas por un período determinado de tiempo (Sand-Jensen 1974; Jacobs 1979; Ott 1980; Aioi *et al.* 1981; Umebayashi 1988; Aioi & Pollard 1993).

Uno de los primeros estudios sobre tasas de crecimiento en pastos marinos fue el realizado por Patriquin (1973) para *Thalassia testudinum* König. En este estudio, el autor propone un modelo lineal para la tasa promedio de crecimiento de tallos previamente marcados mediante el método de Zieman (1968). De los 50 tallos marcados solo se recuperó el 60% para mediciones de crecimiento después de cinco días. Mas aún, en la estimación antes citada se utilizó solamente el 5% de las hojas más grandes y este 5% fue representado solamente por 13 hojas. Esto puede ser considerado como un tamaño de muestra insuficiente. Además, aun cuando se reporta un alto coeficiente de correlación entre las variables (tasa de crecimiento y longitud máxima) no se indica el coeficiente de determinación de la regresión por mínimos cuadrados para poder validar la regresión lineal.

Brouns (1987) supone una relación exponencial entre las tasas de crecimiento de los diferentes ejes y nodos de rizomas de cinco especies de pastos marinos del Pacífico Este - Indico. Los resultados de las regresiones arrojan altos coeficientes de determinación pero no se llevó a cabo una validación estadística de tales relaciones.

Solana *et al.* (1997) proponen una modificación al tradicional modelo monomolecular de crecimiento. En

este se incluyó un factor ambiental externo $k(t)$. El modelo propuesto está dado por la ecuación:

$$\frac{dl}{dt} = k(t)(l_{\infty} - l(t)) \quad (23)$$

$$l(t_0) = l_0$$

donde $l(t)$ representa la longitud foliar al tiempo t , siendo t_0 un tiempo fijo y l_0 la longitud foliar alcanzado en dicho ese tiempo.

El factor ambiental $k(t)$ fue representado de dos maneras. Por medio de una relación funcional de la forma:

$$k(t) = f(E_1(t), E_2(t), \dots, E_n(t)) \quad (24)$$

donde $f(E_1(t), E_2(t), \dots, E_n(t))$ es una función que satisface las condiciones del teorema de Taylor y $E_i(t)$ para $i = 1, 2, \dots, n$ son variables ambientales. En una caracterización inicial del factor de escala $k(t)$ se supuso que este variaba suavemente. Consecuentemente, invocando del teorema de Taylor fue posible considerar una aproximación de la forma:

$$k(t) = k_0 + k_1 E_1(t) + k_2 E_2(t) + k_3 E_3(t) \quad (25)$$

donde k_1, k_2 y k_3 son constantes que se obtienen de los datos. $E_1(t)$ la intensidad luminosa bajo el agua y $E_2(t)$ la temperatura superficial de del agua de mar. Los resultados del ajuste de la ecuación (23) a los datos disponibles de tasa promedio de crecimiento fueron razonablemente consistentes. Sin embargo, cuando se consideraron nitratos $E_3(t)$ y fosfatos $E_4(t)$ disueltos luego de utilizar la generalización de la ecuación (25) para $k(t)$ expresada mediante la forma multilíneal,

$$k(t) = k_0 + \sum_i a_i E_i(t) + \sum_{i,j} b_{ij} E_i(t) E_j(t) \quad (26)$$

donde k_0, a_i, b_{ij} con $i = 1, \dots, 4$ son parámetros se obtuvieron excelentes resultados para el ajuste correspondiente de la ecuación (23) dando como resultado un coeficiente de determinación de 0.97. Esto permitió considerar que los nutrientes disueltos controlan la dinámica foliar en *Z. marina*.

Mas aún, la periodicidad explícita de $k(t)$, motivo un método alternativo para caracterizarla en términos de una serie de Fourier truncada. Esta expresa $k(t)$ mediante una función dependiente del tiempo y de este modo, es posible describir el comportamiento de la solución de la ecuación (23) para cualquier periodo de tiempo arbitrario y sin poseer mediciones de las variables ambientales. Para poder lograr lo anterior, se consideró lo propuesto por Charle-Edwards *et al.* (1986)

en el sentido de que tanto la temperatura como la luminosidad siguen un modelo en términos de senos y cosenos. Además la inspección directa de las gráficas de las variables ambientales contra el tiempo nos sugiere un modelo general en términos de las sumas parciales de la serie de Fourier de la forma

$$E_i(t) = E_{oi} + \sum_{n=1}^m a_{ni} \sin\left(\frac{2\pi}{365} nt\right) + \sum_{n=1}^m b_{ni} \cos\left(\frac{2\pi}{365} nt\right) \quad (27)$$

donde $E_i(t)$ denota cada una de las variables ambientales y a_{ni} , b_{ni} y E_{oi} representan los parámetros a ser ajustados. Los resultados del ajuste de la solución de la ecuación (23) con $k(t)$ definida en términos de la ecuación (27) fueron consistentes con $r^2=0.95$. Este último procedimiento, proporcionó una alternativa de identificación empírica de la ecuación (23).

Relaciones alométricas

Otro aspecto importante en los estudios de modelación son las relaciones alométricas que existen entre las partes de las plantas. Hamburg & Homann (1986) utilizan un modelo alométrico sencillo para relacionar biomasa en términos del largo y el ancho de la hoja de *Z. marina* consideraron que el peso seco de una hoja (w) puede expresarse como

$$w = a_1 l^{a_2} h$$

Duarte (1991) propone varias relaciones alométricas lineales para diferentes partes de la planta, sin embargo al igual que Hamburg & Homann (1986) dichas relaciones alométricas tampoco se justificaron matemáticamente y/o estadísticamente. Por otra parte, los modelos se calibraron para datos mezclados de diferentes regiones del mundo sin importar diferencias específicas, tipo de muestreo, condiciones ambientales, tiempo, etc. Esto nos hace pensar que los resultados pudieran ser poco representativos.

Solana *et al.* (1991) proponen un modelo alométrico más general que representa la biomasa foliar en términos de largos y anchos. Mediante el uso de la ley alométrica general (Batschelet 1975). Utilizando dicha ley alométrica y la teoría de ecuaciones diferenciales parciales lineales, se justifica formalmente la ecuación del modelo propuesto. Esta después de resolver la ecuación diferencial parcial apropiada queda dada por la siguiente relación:

$$w = a_1 l^{a_2} h^{a_3} \quad (28)$$

siendo w el peso seco (mg), l el largo (mm) y h el ancho (mm) de cada hoja con a_1 , a_2 y a_3 parámetros.

El ajuste del modelo anterior se realizó utilizando datos de un muestreo puntual. Con el propósito de investigar efectos temporales y/o espaciales, Solana *et al.* (1998) presentan una versión generalizada del modelo alométrico arriba descrito que incorpora dichos efectos. En este último estudio, el modelo alométrico fue corroborado usando datos de un muestreo anual en la Bahía de San Quintín, México. Los resultados indican que las constantes alométricas a_1 , a_2 y a_3 son parámetros poblacionales y por ende no son sujetos de variación espacio-temporal. La utilidad de los métodos alométrico para simplificar procedimientos de determinación de la biomasa foliar en *Z. marina*, fue demostrada fidedignamente. Mas aún, los autores demostraron también que la invariabilidad espacio-temporal de los parámetros alométricos permite la utilización de métodos no destructivos en la determinación de biomasa. Lo anterior se explica en la siguiente sección.

Relaciones entre biomasa e índice de área foliar

En general, para cualquier planta el Índice de Área foliar (L.A.I) es definido por Day *et al.* (1989) como el área foliar orientada horizontalmente por cada unidad de sustrato. Representa una medida de área fotosintética y resume todos los elementos que determinan la cosecha en pie i.e número de hojas por tallo, densidad de tallos, largo y ancho de las hojas, etc. (Jacobs 1979). Sin embargo, para pastos marinos y desde el punto de vista matemático, la relación que existe entre la biomasa aérea y el L.A.I no ha sido clarificada en la literatura. Para la mayoría de los autores, tal relación aparece ser lineal, pero obtienen tales conclusiones utilizando exploración visual de la gráfica de biomasa aérea contra Índice de área foliar. (Jacobs 1979, Wium-Anderson & Borum 1984, Poumian - Tapia 1986, 1995). Otros autores, ajusta datos utilizando una regresión lineal entre las variables obteniendo coeficientes de determinación aceptables pero no proporcionan validación estadística de la bondad del ajuste. Por ejemplo, Aioi (1980) reporta un patrón unimodal para biomasa y para L.A.I para *Z. marina* en la bahía de Odawa Japón y de ahí concluye una relación lineal entre las dos variables. En un estudio posterior, Aioi & Pollard (1993) introduce una relación lineal entre biomasa área y L.A.I pero no presenta pruebas estadísticas de los parámetros encontrados. Mas aún, esta autora reporta una relación lineal que no pasa por el origen lo cual es conceptualmente inconsistente ya que a valores pequeños de área foliar deben corresponder valores pequeños de biomasa.

La existencia de una estrecha relación entre biomasa aérea y L.A.I es obvia. Sin embargo, dicha relación no es necesariamente lineal. De hecho en la literatura no se encuentra una demostración matemática o

estadísticamente estricta que avale la existencia de una relación lineal entre biomasa aérea y el índice antes mencionado. Datos no publicados de Solana *et al.* concluyen mediante la utilización del modelo alométrico de Solana *et al.* (1991; 1998) que la relación lineal antes mencionada entre las dos variables representa la parte dominante de un modelo no-lineal generalizado de la forma:

$$w(\Omega) = cL_{ai}(\Omega) + Q(c, q, a_i, \ln(l_i)) \quad (29)$$

Donde $w(\Omega)$ representa la biomasa por unidad de área Ω y donde

$$Q(c, q, a_i, \ln(l_i)) = \sum_{k=0}^{N(\Omega)} E(c, q, a_i, \ln(l_i)) \quad (30)$$

y con $E(c, q, a_i, \ln(l_i))$

$$E(c, q, a_i, \ln(l_i)) = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{ca_i(q \ln(l_i))^{k+1}}{(k+1)!} \quad (31)$$

representa la expansión en series de potencias de la relación alométrica $w_i = ca_i e^{q \ln(l_i)}$ siendo c y q constantes positivas, a_i el área de una hoja w_i y l_i el peso seco y la longitud de la hoja respectivamente.

Utilizando la ecuación no-lineal (29), Solana-Arellano *et al.* encontraron un mejor coeficiente de determinación, se obtuvo también una mejor predicción de la constante c , así como una adecuada caracterización de los residuales (normalidad, independencia, aleatoriedad etc.).

Identificar la relación entre biomasa área e Índice de Área foliar es importante ya que podríamos contar con un método predictivo no destructivo de biomasa. Esto se podría llevar a cabo debido a que con un CI-202 portable Leaf Area meter (Forestry Suppliers, Inc. Catalog 1996) o un LAI-2000 Li-Cor plant canopy analyzer, (Li-cor catalog 1997) mediciones rápidas y no destructivas de L.A.I pueden ser tomadas de manera directa sin perturbar el ecosistema y evitando trabajo de laboratorio costoso y tedioso.

Relación entre densidad de tallos y biomasa

Para estudiar la relación densidad-biomasa, es necesario estudiar la mortalidad denso-dependiente la cual se refiere al riesgo de muerte asociado al aumento en la densidad de la población de plantas. Para plantas terrestres anuales y perennes dicha relación ha sido ampliamente estudiada (Yoda *et al.* 1963, Harper & White 1974, Pickard 1983) y el término auto-aclareo se utiliza para definir la mortalidad denso-dependiente en las correspondientes poblaciones.

En su estudio sobre auto-aclareo, Yoda *et al.* (1963) encuentra que la relación entre peso promedio y densidad de sobrevivientes puede escribirse como:

$$w = c\rho^{-3/2} \quad (32)$$

Para plantas anuales, esta relación se conoce como regla de auto-aclareo o ley de los $-3/2$ y ha sido probada para plantas terrestres anuales y perennes así como para árboles de bosques.

Algunos autores (Miyanishi *et al.* 1979, Duarte & Kalf 1987) conjeturan que la generalidad de la ley de los $-3/2$ debe ser revisada y que la relación biomasa-densidad depende de las estrategias de crecimiento de la planta así como de la geometría o diferencias en las características del suelo. Miyanishin *et al.* (1979) propone una generalización de la ley de los $-3/2$ dependiendo de la estrategia de crecimiento de la planta y propone cinco estrategias hipotéticas de crecimiento en las cuales el exponente de $-3/2$ cambia dependiendo del modelo geométrico que se tenga.

Duarte & Kalf (1987), hacen el primer estudio sobre la aplicabilidad de la regla de los $-3/2$ a pastos marinos. En su estudio consideran poblaciones sumergidas en lagos de Quebec Canadá. Los autores examinaron la influencia de las condiciones del área. En este estudio los autores resumen de manera general que la relación entre el logaritmo de la densidad y biomasa fue lineal con pendiente somera. Obtuvieron ordenadas al origen hasta 10 veces más pequeñas que las de las plantas terrestres y atribuyeron estas diferencias a los niveles de luz disponible para las plantas. Sin embargo, Olesen y Sand-Jensen (1994) en un estudio basado en 29 poblaciones de *Z. marina* encontraron que la biomasa máxima de hojas fue independiente de la densidad de tallos entre poblaciones y en concordancia con la ley de "producción final por unidad de área constante" en su estudio encuentran que la relaciona biomasa aérea y densidad siguió un patrón estacional cíclico similar al que presentan las plantas clonales terrestres con una formación continua de tallos. Además, conjeturan que la mayoría de las poblaciones de pastos aumentan en biomasa manteniendo estable la densidad de sus tallos. Concluyen que las poblaciones naturales de *Z. marina* estudiadas no conforman la ley de los $-3/2$ que se observa para plantas clonales terrestres. Sin embargo, los autores señalan que los patrones de las relaciones Biomasa-densidad son muy importantes puesto que son descriptores de cambios demográficos y de disturbios para las diferentes especies de pastos marinos. Los autores realizaron un análisis gráfico de la relación biomasa-densidad a través del tiempo. Este análisis se efectuó solo para 8 poblaciones de las cuales se contaban con datos suficientes (mediciones frecuentes I

o 2 meses) y encontraron que las trayectorias de biomasa densidad sugieren un patrón mas o menos cíclico. Sin embargo, señalaron que en un ciclo anual estas relaciones varían considerablemente entre estaciones y el aumento de biomasa durante el verano es debido al aumento en el tamaño de las hojas y no al aumento en densidad de tallos el cual en algunas estaciones incluso disminuye.

Se ha observado, que en plantas clonales, la densidad de tallos puede permanecer aproximadamente constante debido al recambio constante de tallos y debido también a que la mortalidad es fijada por el reclutamiento en ramas laterales y por la expansión de los rizomas para producir nuevos tallos. Por lo tanto en este tipo de plantas el auto-aclareo puede no observarse excepto para un periodo corto de verano donde se observa la biomasa máxima y la mortalidad excede la tasa de formación de tallos (Olesen & Sand-Jensen 1994, Hutchings 1979). La estrategia de crecimiento en este tipo de plantas, las hace capaces de alterar su ciclo de crecimiento como respuesta a condiciones ambientales y/o disturbios antropogénicos por ejemplo, Olesen & Sand-Jensen (1994) concluyen que poblaciones sujetas a una incidencia de disturbios, destinan su biomasa al incremento del tamaño de los tallos y de esa manera mantener estable la densidad de población. En contraste, la disminución de biomasa durante el periodo anterior al crecimiento asegura la disponibilidad de luz y por lo tanto la supervivencia de los tallos nuevos contribuyendo así a la recuperación de poblaciones que han sufrido disturbios.

Según Hutchings (1979) las conexiones fisiológicas entre los tallos de un clon, deben prevenir la mortalidad denso-dependiente. En su artículo concluye que la densidad de ramets es restringida por controles ambientales y controles internos a la planta. Argumenta que el aclareo de ramets no ocurre como resultado directo de su crecimiento. Por lo tanto afirma que la ley de los $-3/2$ no es aplicable para poblaciones de plantas perennes con crecimiento clonal. Por otro lado, Yoda *et al.* (1963) definen el fenómeno de auto-aclareo como un proceso natural para plantas que tienen mortalidad denso-dependiente. Los pastos marinos y en general la plantas clonales tienen un vigoroso crecimiento vegetativo que da como resultado una extensiva expansión clonal por lo que la mortalidad de tallos en este tipo de plantas no se considera denso-dependiente. De hecho, algunos autores consideran que la mortalidad de tallos de las plantas perennes clonales es consecuencia de su estrategia de crecimiento y no de una competencia por espacio.

Hutchings (1979) aborda el problema de la estrategia de crecimiento para plantas clonales perennes. Puntualiza la relevancia del caso en el cual la gráfica de

la variación temporal del logaritmo del peso promedio por planta contra el logaritmo de densidad de tallos por metro cuadrado a través del tiempo presenta una tendencia cíclica. Destaca que cuando esto ocurre, no se cumple la regla de los $-3/2$ y argumenta que esto sucede para todas las plantas clonales perennes que crecen bajo condiciones naturales. Asegura que este resultado se aplica siempre que exista redistribución de materia entre las diferentes partes de las plantas a las diferentes épocas del año (Hutchings & Barkham 1976, Sonseveld 1962, Struik 1965). Aunque los trabajos de Hutchings (op. Cit) fueron realizados para plantas terrestres perennes clonales, la aplicación a los pastos marinos es inmediata puesto que estos están definidos como tales. Mas aún, se ha demostrado que los pastos marinos, (Short and McRoy 1984, Solana *et al.* 1998) presentan transferencia de materia entre diferentes partes de la planta como estrategia de crecimiento a través de las diferentes épocas de año. Por lo anterior podríamos concluir que la ley de auto-aclareo no se manifiesta en praderas de pastos marinos.

Intervalo de Plastocrono

En estudios de desarrollo morfológico y fisiológico de plantas completas u órganos de plantas, frecuentemente los resultados son graficados contra la edad cronológica. Puede existir gran variabilidad entre plantas de la misma edad cronológica respecto a su desarrollo fisiológico. Además, plantas que aparentemente son morfológicamente iguales pueden ser de edad cronológica muy diferente. Mucha de esta variabilidad puede ser reducida, si en los experimentos se utilizan plantas genéticamente uniformes y además, si las condiciones experimentales son estrictamente controladas. Sin embargo en la naturaleza no podemos tener ninguna de estas dos condiciones (Harper 1977).

Con el objeto de minimizar las dificultades inherentes a los estudios de desarrollo que intentan correlacionar observaciones morfológicas y fisiológicas. Erickson y Michelini (1957) desarrollaron un índice numérico de la edad de desarrollo de plantas al cual le denominaron índice de plastocrono (abreviado PI). Este índice fue usado inicialmente para el estudio del crecimiento vegetativo de *Xanthium*. Sin embargo, en 1958 Michelini demostró la utilidad del índice de plastocrono utilizando, peso húmedo, peso seco, contenido de clorofila y consumo de oxígeno para hojas de *Xanthium* en varias etapas de su desarrollo morfológico (*vide* Brouns 1985).

El tiempo entre la iniciación de dos hojas consecutivas en el tallo de plantas mayores se denomina intervalo de plastocrono. Un término propuesto hace mas de un siglo en el año de 1880 por Askenasy (*vide* Erickson & Michelini 1957). Estos últimos autores

reconocieron que cuando dos plastocrones consecutivos son de igual duración, el intervalo de plastocrono puede servir como la unidad fundamental de una escala cuantitativa de desarrollo de tallos. Su índice de plastocrono esta basado en esta idea. El modelo de Erickson y Michelini (1957) es presentado en términos de la longitud de la hoja n y el número seriado de esa hoja como:

$$PI = n + \frac{\log(l_n) - \log(r)}{\log(l_n) - \log(l_{n+1})} \quad (33)$$

donde n es el número seriado de la hoja y l_n, l_{n+1} la longitud de la hoja n y $n+1$ respectivamente y r representa el punto de referencia. Los autores demuestran después la linealidad que existe entre la ecuación (33) y el tiempo, pudiendo así traducir plastocrones a tiempos absolutos. Finalmente los autores recomiendan que este índice formulado para *italicum* podría ser aplicado para estudios de crecimiento de otras plantas con las modificaciones pertinentes dependiendo de la morfología de la planta en cuestión.

Jacobs (1979) introduce para *Z. marina* el PI como:

$$PI = \frac{\text{número de tallos marcados por días de exposición}}{\text{número de hojas nuevas en tallos marcados}} \quad (34)$$

La fórmula anterior, ha sido utilizada desde entonces por varios autores tanto para *Z. marina* como para otro tipo de pastos (Gallegos *et al.* 1992, Duarte 1991, Brouns 1985, entre otros). Cabe señalar, que en ninguno de estos escritos se da una explicación clara de cuales fueron las modificaciones pertinentes hechas a la ecuación de Erickson & Michelini (1957) para el P.I o una derivación clara (no necesariamente matemática) de la expresión (34).

Lamoreaux *et al.* (1978) hace una revisión crítica del uso del P.I después de dos décadas de uso, en su estudio, hace notar tanto la gran importancia de este índice así la poca aplicación que dicho índice ha tenido en la modelación de crecimiento de plantas.

Brouns (1985) utiliza la fórmula propuesta por Jacobs (1979) y hace un estudio muy detallado para la utilización de PI en la productividad de *T. hemprichii*. En este estudio se estableció un límite para el error estándar de la media entre 6 al 8% del IP medio, encontrando que el intervalo de tiempo mínimo entre el marcado y el conteo necesario para alcanzar estos límites de error fue de 10 días. Sin embargo, cabe destacar que para *Z. marina* al tener su hábitat en

lagunas costeras debido a que en marea alta las aguas son turbias, es imposible llevar a cabo un monitoreo día a día de las hojas nuevas mediante buceo. Por lo tanto, el acopio de la información cuantitativa pertinente depende totalmente de mareas bajas. Dichas mareas, se presentan en gran parte del ciclo lunar de noche o madrugada. Aunado a esto, además del tipo fangoso de suelo en dichos hábitats tenemos el hecho de que las hojas nuevas de *Z. marina* son en algunas ocasiones demasiado pequeñas (hasta 7 mm). Todo lo anterior, imposibilita la realización de muestreos intensivo como el propuesto por Brouns (1985).

El índice de plastocrono provee una escala de tiempo morfológica que ha demostrado ser más confiable que la edad cronológica en estudios que relacionan desarrollo morfológico y fisiológico de órganos o de una planta completa. También, proporciona una herramienta para el cálculo de producción de diferentes partes de plantas como por ejemplo, producción de hojas por tallo; producción de vainas por tallo, producción de rizomas por tallo producción de raíces por tallo etc. Además, como lo señala Gallegos-Martínez (1995) el cálculo preciso del índice de plastocrono es indispensable en estudios demográficos y técnicas de reconstrucción de la edad en estos ecosistemas.

La duración media anual en días de un intervalo de plastocrono es una característica de cada especie, sin embargo, es importante estudiar la variabilidad estacional de este intervalo para cada especie ya que a esa variabilidad puede deberse las diferentes estimaciones del IP promedio reportadas en la literatura. Por ejemplo para *T. hemprichii* los valores promedios anuales oscilan entre 10 y 10.6 (Brouns 1985, Duarte 1991). Los valores promedio anuales del PI para *T. testudinum* se encuentran en un amplio intervalo de 14 a 24.3 (Duarte 1991, Durako 1994, Gallegos *et al.* 1992, Patriquin 1973). Los promedios anuales para *Z. marina* se presentan desde 13.1 hasta 19.3 (Duarte 1991, Jacobs 1979). Más aun valores desde 7 a 10.3 para una misma área de estudios son reportados para este pasto marino (Ibarra-Obando *et al.* 1997, Ibarra-Obando & Huerta-Tamayo 1987, Ibarra-Obando & Bodouresque 1994). Esta marcadas diferencias pueden deberse a la variabilidad estacional o al sistema de muestreo y conteo de las hojas nuevas en los diseños experimentales así como los días de exposición de los tallos marcados. La mayoría de los autores, obtienen sus estimaciones del PI mediante intervalos de tiempos fijos durante el periodo de estudio (generalmente 15 días).

Para *Z. marina* creemos que es necesario un estudio para el cálculo correcto del intervalo de plastocrono basado en una modificación al muestreo de Brouns (1985) para cada estación representativa del año. De tal

manera que se pruebe estadísticamente la probable existencia de diferencias significativas entre intervalos de plastocornos estacionales y el intervalo de plastocorno promedio anual.

Crecimiento diferencial

La relación entre crecimiento y edad, es sin duda uno de los principales temas de estudio en cualquier tipo de organismo. Para plantas en particular, la relación entre el crecimiento de hojas individuales con la edad de éstas es de gran interés en investigación. Para estudiar el crecimiento de una hoja individual necesariamente se debe conocer la tasa de crecimiento sobre períodos muy cortos de tiempo. La mayoría de los trabajos sobre el tema, plantean como crecimiento la elongación en períodos de tiempo determinado a partir de alguna marca hecha en la parte basal de la hoja, (Zieman 1974, Kentula & McIntire 1986). Sin embargo, podríamos hacernos entre otras, las siguientes preguntas ¿en cuanto tiempo se alcanza el crecimiento máximo? ¿Es el crecimiento después de este punto no significativo? ¿Se está sub-evaluando crecimiento y por ende la producción de pastos marinos? ¿Cuánto crece una hoja y a que velocidad? ¿Cuándo deja de crecer?, etc.

Las plantas de manera típica, a diferencia de muchos animales continúan creciendo durante toda su vida. En forma continua descartan las partes viejas y añaden partes nuevas mediante crecimiento. En el proceso de crecimiento de una planta, se produce continuamente por división celular, células nuevas en un tejido especial llamado meristéma, en la periferia de estas, las células que se derivan de él crecen algunas veces hasta rebasar en muchos tantos su tamaño original y traen consigo un aumento visible en el tamaño de la planta. El crecimiento ocurre tanto en las zonas de división celular como en aquellas zonas de crecimiento de las células. A medida que estas células alcanzan su tamaño completo, dejan de crecer y se convierten en parte de los tejidos maduros de la planta. Así pues, el crecimiento de las plantas depende de zonas localizadas de división y crecimiento de las células. En contraste, en el plan de crecimiento de la mayoría de los animales, el cuerpo aumenta de tamaño junto con el conjunto de sus células en toda su extensión. Solo en las etapas más tempranas de la vida de las plantas se efectúa este tipo de crecimiento (Harper 1977). Debido a lo anterior, sería correcto suponer que cada hoja tiene un crecimiento diferencial a lo largo de ésta, esto es, se puede suponer una reducción temporal progresiva de la tasa de crecimiento tanto de la hoja en su total como también en secciones de la hoja localizadas a mayores distancias de la lígula.

Para poder modelar crecimiento y producción de pastos marinos, es necesario conocer primeramente de manera general la morfología y anatomía de la planta.

Esto con el fin de reconocer las diferentes partes que pudieran ser medidas y marcadas. Es menester también conocer la estrategia de crecimiento de la planta. La morfología general de tallos de *Z. marina* presentada por Tomlinson (1974) indica que estos pastos marinos están conformados de ejes vegetativos esencialmente monomórficos pero con diferenciación entre a) rizomas horizontales indeterminados y b) ejes erectos de vida corta (usualmente anuales con crecimiento determinado). La ramificación de los rizomas es monopódica con un meristéma asociado a cada hoja, la producción de ramas es difusa. Las raíces se encuentran en dos mazos en cada internodo no ramificado. Los ejes horizontales se ramifican monopódicamente. Un meristéma auxiliar en cada hoja es iniciado dentro del tercer y cuarto plastocorno. Este meristéma se separa del nodo que lo inició por medio de crecimiento intercalado y ocupa la posición de una hoja opuesta al nodo inmediatamente debajo de este. El desarrollo posterior del meristéma varía, algunos son abortados y otros son inhibidos y pueden actuar como meristémas de reserva. Otros meristémas se desarrollan como tallos con hojas los cuales pueden ser anuales con flores o como rizomas que repiten la construcción de ejes padres y de ese modo proliferan como un sistema perenne.

Como ya mencionamos anteriormente, la mayoría de los estudios de crecimiento en pastos marinos, se han llevado a cabo utilizando técnicas de marcado obtenidas modificando la técnica propuesta por Zieman (1974) (Patriquin 1973, Kentula & McIntire 1986, Solana *et al.* 1997). Esta técnica consiste básicamente en marcar con una grapa metálica todas las hojas del tallo a una distancia fija del sustrato. Kentula & McIntire 1986 modificaron la técnica de marcado de Zieman insertando una aguja hipodérmica de 0.84 mm a través del conjunto de hojas que conforman un tallo justamente arriba de la última vaina (lígula), pero no se encontraron diferencias significativas entre los crecimientos estimados por cada una de esas técnicas.

Las modificaciones anteriores al método original de Zieman (op. cit.) tienen en común el hecho de que el marcado del conjunto de hojas del tallo fue realizado en un solo punto (generalmente la lígula) y se ha dejado de lado el crecimiento después de esta marca. En este sentido, Patriquin (1973) estimó las tasas de crecimiento individual de cada hoja utilizando el método de Zieman (1968). Grapas orientadas verticalmente fueron colocadas a alturas de 3 cm en rodales de tallos cortos y a 5 cm en rodales de tallo grandes. Pero además, en cada una de las 10 hojas del rodal de tallos largos, fue colocada una segunda grapa a 3 cm de la primera y el incremento en longitud fue medido después de un período de 5 días. La longitud promedio del intervalo entre las grapas para las ocho hojas recuperadas fue de 3.2 cm indicando poco o cero crecimiento arriba de la primera grapa. Sin

embargo, si consideramos que las hojas recuperadas pertenecían a tallos viejos, era de esperarse que la elongación de las hojas no fuera significativa. Además, solo se recuperó el 60% de los tallos marcados por lo que el tamaño de muestra pudiera ser no suficiente para demostrar cero crecimiento arriba de la primera grapa. Por otra parte, Zieman (1968) reporta que el 18% de la elongación de las hojas estudiadas sé dio arriba de las grapas colocadas a 3 cm del sustrato lo que indica que se podría estar sub-estimando el crecimiento de cada hoja en por lo menos un 18%. Un tamaño de muestra mucho más grande y en diferentes tiempos amén de una técnica diferente de marcado es requerido para modelar la tasa de crecimiento diferencial tanto de cada hoja como entre las diferentes hojas de un tallo.

Solana-Arellano (Comunicación personal) propone un método de marcado que incluya marcas a diferentes distancias en las hojas y la utilización del modelo de crecimiento general que tome en cuenta las tasas de crecimiento a las diferentes secciones de cada hoja de manera que no se subestime o sobre estime el crecimiento en un periodo de tiempo.

Demografía

El estudio de demografía es de gran importancia para conocer la dinámica poblacional de un ecosistema ya que obviamente existen diferencias demográficas importantes entre los individuos de una población. La ecología, genética, evolución desarrollo y fisiología convergen al estudio del ciclo de vida de un organismo. El ciclo de vida es una unidad fundamental en la descripción del organismo.

Las consecuencias demográficas de los ciclos de vida son fundamentales en el estudio de dinámica de poblaciones. Los pulsos vitales, (i.e. tasas de nacimiento, crecimiento, desarrollo y mortalidad) de las cuales dependen las características demográficas, describen el desarrollo de los individuos a través de su ciclo de vida y la respuesta de estos ciclos al ambiente determinan la dinámica poblacional en tiempo ecológico.

Basándose en estos pulsos vitales, la demografía estudia la dinámica poblacional y la estructura de la población. El primer hecho fundamental en la dinámica poblacional es el potencial de crecimiento exponencial. Este hecho fue conocido desde el S. XVI (Cole 1958). John Grust en 1662, Linneus en 1742 y Benjamin Franklin en 1752, escribieron acerca del crecimiento exponencial, aunque el crédito se le atribuye a Mathus quien publicó "Principios de poblaciones" en 1798 (fide. Caswell 1989). El segundo hecho fundamental en dinámica poblacional, es que las poblaciones no tienen crecimiento exponencial irrestricto, esto es, una población no crece indefinidamente. Los primeros

modelos de crecimiento restringido se le atribuyen a Pierre-Francois Verhulst quien derivó la ecuación logística en 1838 (fide. Hutchinson 1978), esta ecuación fue retomada y "popularizada" por Pearl & Reed en 1920. Extensiones a modelos de competencia intraespecífica e interacciones depredador-presa surgieron rápidamente. La demografía moderna descansa en los trabajos de A.J. Lotka el cual desarrolla la teoría que relaciona la estructura y dinámica de la población clasificada por clases de edades y viviendo en ambientes constantes. Con esta teoría se deja a un lado el problema de la ecuación logística de ignorar la estructura de la población, esto es, considerar a todos los individuos como idénticos.

La demografía de plantas terrestres ha sido estudiada intensamente y ha permitido el reconocimiento de patrones generales de nacimiento, densidad y mortalidad de tallos (Lovett Dost 1981, Schmid & Harper 1985) y a la formulación de teorías generales sobre la relación de biomasa-densidad en monocultivos de edades iguales. Sin embargo, aún cuando las praderas de pastos marinos son muy similares a las praderas de pastos terrestres, lo cual proporciona una gran

oportunidad de comparación entre ecosistemas terrestres y marinos, los estudios de demografía de pastos marinos son prácticamente nulos.

Uno de los primeros estudios con tendencia demográfica para pastos marinos, fue el trabajo de Petersen (1914) en el cual utilizó una secuencia de longitudes internodales de *Z. marina* para estimar la productividad en aguas Danesas. El trabajo de Patriquin (1973) para *T. testudinum* en el cual estudia tasas de crecimiento y máxima longitud así como tasas de producción aérea y subterránea y edad de la planta, sentó las ideas básicas para hacer estudios demográficos y demostró como la determinación de la edad es importante para el estudio de dinámica de pastos marinos. Demografía se define como el Estudio de cambios dinámicos, en tallos, densidades y distribuciones de poblaciones para entender los procesos como nacimientos, muertes inmigración y emigración los cuales determinan el numero de individuos en una población (Purves *et al.* 1992). Olesen & Sand-Jensen en 1994 presentan el primer estudio demográfico en *Z. marina* en el cual utilizan método de cohortes para describir la relación de crecimiento y edad del tallo (en termino de plastocrones), producción estacional, pérdida de biomasa aérea, reclutamiento y mortalidad entre otras cosas. Este trabajo representa sin lugar a dudas un increíble avance en cuanto al estudio demográfico de estos ecosistemas se refiere. Es evidente que los estudios demográficos en pastos marinos son de vital importancia. Sin embargo, los trabajos publicados en este tema son escasos y la mayoría están hechos para *T.*

testudinum y *C. nodosa*. (Duarte *et al.* 1994, Gallegos-Martínez *et al.* 1993, 1994). Para *Z. marina* el trabajo de Petersen (1914) y el trabajo de Olesen & Sand-Jensen en 1994 son prácticamente los únicos sobre demografía de esta planta. En este último se utiliza el método de las cohortes para describir la relación entre crecimiento y edad del tallo (en término de plastocrones), producción estacional, tasas de pérdida de biomasa aérea, reclutamiento y mortalidad entre otras cosas. En particular, para las praderas de *Z. marina* en México el único estudio de carácter demográfico es el realizado por Poumian-Tapia & Ibarra-Obando (1999). Sin embargo, el trabajo presenta una descripción amplia de las características de una pradera pero los pulsos vitales que describimos anteriormente como tasa de reclutamiento, tasa de mortalidad, edad de un rizoma, edad de un tallo, edad de una hoja etc., no son calculados.

Conclusiones

Aun cuando los estudios sobre pastos marinos empezaron desde 1891 (Short 1980), la modelación matemática de estos, da sus primeros frutos hasta fines de los sesenta (Mann 1972). Muchos de los modelos planteados desde entonces, carecen de rigor estadístico y matemático y otros carecen de datos para su calibración (ej: Bach 1993, Patriquin 1973, Short 1980, Brouns 1987). Los supuestos bajo los cuales se plantean las ecuaciones de algunos modelos no han sido revisados minuciosamente o, en su defecto, no han sido probados, por lo que la validez del modelo (ej: Verhagen y Nienhuis 1983, Short 1980, Reimold 1974) es en ocasiones dudosa, ya que esta basada en suposiciones irreales. Otros modelos como la ley de auto-aclareo, y el intervalo de plastocrono han sido ampliamente probados para plantas terrestres y su aplicación a pastos marinos o plantas acuáticas no han sido suficientemente examinadas (Hutchings 1979, Erickson & Michelini 1957, Yoda *et al.* 1963, entre otros). Por otro lado, algunas características importantes sobre la dinámica de estos ecosistemas como la edad de un tallo o la edad de una pradera o el papel de los nutrientes en el crecimiento de algunos pastos, no han sido modeladas o han sido tocados superficialmente. En este trabajo, se ha presentado una revisión exhaustiva de los principales modelos que se han desarrollado para el estudio de pastos marinos. La necesidad de predecir la dinámica de estos ecosistemas con métodos confiables no destructivos que ayuden a su preservación y conservación hace de la modelación matemática una área imprescindible abierta a la investigación. Las 34 ecuaciones presentadas, proporcionan el marco teórico que permitirá el desarrollo de nuevos modelos para estudios específicos.

Agradecimientos

La autora agradece profundamente a la Dra. Margarita Gallegos Martínez y al Dr. Hector Echavarría Heras por la revisión de este trabajo. También a Olga Flores Uzeta y Edwina Nieto García por su valiosa ayuda en la búsqueda bibliográfica. Este trabajo fue auspiciado parcialmente por CONACYT bajo el proyecto número 26665-B

Literatura citada

- Aioi Keiko. 1980. Seasonal Change in the standing crop of eelgrass (*Zostera marina* L.) In Odawa Bay, Central Japan. *Aquatic Botany*, 8:343-354.
- Aioi K, H. Mukai, I. Koike, M. Ohtsu & A. Hattori. 1981. Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the Pacific coast of Japan. II Growth analysis in winter. *Aquatic Botany*, 10:175-182.
- Aloi K & PC Pollard 1993. Biomass, leaf growth and loss rate of the seagrass *Syringodium isoetifolium* on Dravuni Island, Fiji. *Aquatic Botany*, 46:283-292.
- Bach Hanne K. 1993. A dynamic model describing the seasonal variation in growth and distribution of eelgrass (*Zostera marina* L.). *Ecological Modelling*, 65:31-50.
- Batschelet, E. 1975. Introduction to mathematics for life scientist. Springer Verlag, pp. 362-364.
- Brouns JWM. 1985. The plastochron interval for the study of the productivity of seagrasses. Possibilities and limitations. *Aquatic Botany*, 21:71-88.
- Brouns JWM. 1987. Growth patterns in some Indo-West-Pacific seagrasses. *Aquatic Botany*, 28:39-61.
- Charles-Edwards DA, D Doley, & GM Rimmington. 1986. Modelling Growth plant an development. Academic Press Inc. 229 pp.
- Caswell H. 1989. Matrix Population Models. Sinauer Association, Inc. Publishers. Sunderland Massachusetts.
- Cole LC. 1958. En: Caswell Hall. 1989. Matrix Population Models. Sinauer Association, Inc. Publishers. Sunderland Massachusetts.
- Den Hartog C. 1971. The dynamic aspect of the ecology of sea-grass communities. Conference paper. *Thalassia Jugoslavica* 7(1): 101-112.
- Day J, CAS. Hall, WM. Kempt & A. Yañez-Arancibia. 1989. Estuarine of the World. John Wiley & Sons. 226-253.
- Dillon CR. 1971. A comparative study of the primary production of stuarine phytoplankton and macrobenthic plants. Ph. D. Thesis. University of North Carolina. Chapel Hill N.C. 112pp.
- Duarte CM. 1991. Allometric scaling of seagrass form and productivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 77: 289-300.
- Duarte C, N Marba, N Agawin, J Cebrián, S Enríquez, MD. Fortes, M Gallegos, M Merino, B Olesen, K Sand-Jensen, J Uri, & J Vermaat. 1994. Reconstruction of

- Seagrass dynamics: age determination and associated tools for the seagrasses ecologist. *Marine Ecology Progress Series*. 107:195-209.
- Duarte C & K Sand-Jensen. 1990. Seagrass colonization: Biomass development and shoot demography in *Cymodocea nodosa* patches. *Marine Ecology Progress Series*. 67: 97-103.
- Duarte CM & J Kalf. 1987. Weight-density relationships in submerged macrophytes. *Oecologia* 72:612-617.
- Durako MJ. 1994. Seagrass die-off in Florida Bay (USA): changes in shoot demography characteristics and population dynamics in *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*. 110:59-66.
- Erickson RO & FJ Micheli. 1957. The plastochron index. *Amer. Jor. Bot.* Vol 44. pp 572-579.
- Gallegos M. E, Martín Merino, Nuria Marbá and Carlos Duarte. 1992. Flowering of *Thalassia testudinum* Banks ex König in the Mexican Caribbean: age-dependence and interannual variability. *Aquatic Botany* 43: 249-255.
- Gallegos Martínez M, M Merino, N Marbá & CM Duarte. 1993. Biomass and Dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Marine Ecology Progress Series*. 95:185-192.
- Gallegos Martínez M, M Merino, A Rodríguez, N Marbá & C Duarte. 1994. Growth patterns and demography of pioneer Caribbean seagrasses *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme* K. *Marine Ecology Progress Series* 109:99-104.
- Gallegos Martínez ME. 1995. Dinámica de poblaciones y crecimiento de los pastos marinos caribeños *Thalassia testudinum*, Banks ex König, *Syringodium filiforme* Kutz. Y *Halodule wrightii* Ascherson. Tesis de Doctorado. UNAM.
- Hamburg, SP. & PS Homann. 1986. Utilization of growth parameters of eelgrass, *Zostera marina*, for productivity estimation under laboratory and *in situ* conditions. *Marine Biology*. 93,pp. 299-303.
- Harper JL & J White. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5:419-63.
- Harper JL. 1977. *Population Biology Of Plants*. Academic Press. 892pp.
- Hutchings MJ & JP Barkham. 1976. An investigation of shoot interaction in *Mertensia perennis* L. a rhizomatous perennial herb. *Journal of Ecology* 64:723-743.
- Hutchings M J. 1979. Weight-density relationship in ramet populations of clonal perennial herbs. With special reference to the $-3/2$ power law. *Journal of Ecology*. 67:21-33.
- Hutchinson. GE. 1978. En: Caswell H. 1989. *Matrix Population Models*. Sinauer Association, Inc. Publishers. Sunderland Massachusetts.
- Ibarra-Obando SE & A Escoffet. 1987. Industria Development on the Ecology of a Pacific Mexican Estuary. *Environmental Conservation*. 14:135-141.
- Ibarra-Obando SE. & R Huerta-Tamayo. 1987. Blade production of *Zostera marina* L. during the summer-autumn period on the Pacific coast of Mexico. *Aquatic Botany*. 28:301-315.
- Ibarra-Obando SE & CF Boudouresque. 1994. An improvement of Zieman leaf marking technique *Zostera marina* growth and production assesment. *Aquatic Botany* 47:293-302.
- Ibarra-Obando SE, CF Boudouresque & Maurice Roux. 1997. Leaf dynamics and production of a *Zostera marina* bed near its southern distributional limit. *Aquatic Botany* 58:99-112.
- Jacobs. RPWM. 1979. Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina*. L. at Roscoff, France. *Aquatic. Botany*. 7:151-172.
- Jacques VM, RL Wetzel & RJ Orth. 1984. Epiphytes grazers relationship in seagrass meadows. Consequences for seagrass growth and reproduction. *Estuarine Vol. 7* 4A pp. 209-309.
- Kentula, ME. & CD. McIntire. 1986. The autoecology and production dynamics of eelgrass (*Zostera marina*. L.) In Netarts Bay. Oregon. *Estuaries*. 9:188-199.
- Lamoreaux, RJ, WR Chaney & KB Brown. 1978. The plastochron index: A review after two decades of use. *American Journal of Botany*. 65(5): 586-593.
- Lovett DL. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*. 62: pp. 97- 105.
- Mann KH. 1972. Macrophyte production and detritus food chain in coastal waters. *Memories of . Institute Italian of Idrobiology*. 29(suppl) 353-383.
- McRoy CP & JJ Goering. 1974. Nitrogen kinetics in aquatic plants arctic Alaska. *Aquatic Botany* 1:3-10.
- Miyashita, K, AR Hot & PB Cavers. 1979. A generalized law of self-thinning in plant populations (self-thinning in plant populations). *Journal of Theoretical. Biology*. 78:439-442.
- North WJ. 1967. Intergration of environmental conditions by marine organisms. In: *Pollution and marine ecology*. Olsen T. A. (ed). Wiley and Sons. New York.
- Odum EP. 1972. *Ecología*. Nueva Editorial Interamericana S.A. de C.V. tercera edición. 639 pp.
- Olesen B. & K. Sand-Jensen. 1994. Biomass-Density patterns in the temperate seagrass *Zostera marina*. *Marine. Ecology. Progres. Series*. 109:283-1994.
- Ott J. 1980. Growth and production in *Posidonia Oceanica* (L.) Delile. *Marine Ecology* 1:47-64.
- Patriquin R. 1973. Estimation of growth rate, production and age of the marine angiosperm *Thalassia testudinum König*. Caribbean. *Journal of Sciences*. 13(1-2):111-123.
- Petersen CJG. 1891. Fiskenes biologiske forhold i Holback fjord. Rep. Danish. Biol. Sta. 1:1-63.
- Petersen CJG. 1914. Om Baendeltangens (*Zostera marina*) Aars-Produktion j de danske farvande. Mideskr. Steenstr. Fds. Kbh. 9:1-20.

- Pearl R & L.J. Reed 1920. En: Caswell Hall. 1989. Matrix Population Models. Sinauer Association, Inc. Publishers. Sunderland Massachusetts.
- Pickard WF. 1983. Three interpretations of the self-thinning rule. *Annals of Botany*. 51:749-757
- Poumlán-Tapia M. 1986. Biomasa aérea de *Zostera marina* L. y sus epífitas microscópicas en Bahía Falsa, San Quintín, B.C. de junio a diciembre de 1982. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California, Mex. pp. 87
- Poumlán-Tapia M. 1995. Sobre la cuantificación de la biomasa de *Zostera marina* L. en Bahía San Quintín, B.C. Durante un ciclo anual. Tesis de Maestría CICESE. México pp. 152.
- Poumlán-Tapia M. & SE Ibarra-Obando. 1999. Demography and biomass of the seagrass *Zostera marina* in a Mexican Coastal lagoon. *Estuaries* 22:837-847.
- Purves WK, HG. Orians & HC Heller. 1992. Life. The Science of Biology. Sinauer Associates, Inc. W.H. Freeman and Company. USA
- Reimold HJ. 1974. Mathematical model in *Spartina*. In: Ecology of Halophytes. (Eds. R.J. Reimold and W.H. Queen. Academic Press Inc. P 393-406.
- Riley GA. 1946. Factors controlling Phytoplankton populations on Georgia Bkn. *Journal of Marine Research*. 6(1):54-72.
- Sand-Jensen, K. 1975. Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Vellerup Vig, Denmark. *Ophelia* 14: 185-201.
- Schmid B. & J.L. Harper. (1985). Clonal growth in grasslands perennials. I. Density and pattern-dependent competition between plants with different growth forms *Journal of Ecology*. 73: pp 793-808.
- Short FT. 1980. A simulation model of seagrass production systems: In Phillips R.C. McRoy C. P. (ed). *Handbook of seagrass biology on ecosystems perspective*. Garland New York, pp 277-295.
- Short FT. 1987. Effects of sediments nutrients of seagrass: Literature review and mesocosm experiment. *Aquatic Botany*. 27 pp 41-57.
- Short FT. & CP. McRoy. 1984. Nitrogen uptake by leaves and roots of the seagrass *Zostera marina* L. *Botanica marina*. 27:547-555.
- Solana-Arellano ME, SE Ibarra-Obando & H Echavarría-Heras. 1991. Calibración de un modelo alométrico para evaluar la producción foliar de *Zostera marina* L. *Hidrobiológica* Vol. 1(2), pp 41-44.
- Solana-Arellano ME, H. Echavarría-Heras & SE Ibarra-Obando. 1997. Leaf-size dynamics for *Zostera marina* L. in San Quintín Bay, Mexico: a theoretical study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 44:351-359.
- Solana-Arellano ME, DJ Borbon-Gonzalez & H Echavarría-Heras. 1998. A general allometric model for blade production of *Zostera marina* L. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*. 97:39-49
- Sonsølv, A. 1962. Distribution and re-distribution of dry matter in perennial fodder crops. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences*. 10:427-444
- Steel, JH. 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. *Oceanography*. 7:137-150.
- Struik GJ. 1965. Growth patterns of some native annual and perennial crops in Southern Wisconsin. *Ecology*. 58:467-485.
- Tomlinson PB. 1974. Vegetative morphology and meristem dependence-The foundation of productivity in seagrasses. *Aquaculture*
- Umebayashi O. 1988. Individual growth of vegetative shoots of Eelgrass *Zostera marina*. *Bulletin of Tokai Regional Fisheries Research Laboratory*. No. 125
- Verhagen, JHG & P. Nienhuis. 1983. A simulation model of production, seasonal changes in biomass and distribution of eelgrass (*Zostera marina*) in lake Grevelingen. *Marine Ecology Progress Series*, 10:187-195.
- Wieger RG, RR. Christensen, J L. Gallagher, JR Hall, RDH Jones & RL Wetzel. 1971. A preliminary ecosystem model of a coastal Georgia *Spartina* salt marsh.: In L. E. Cronin (ed) *Estuarine Research*. Academy Press. New York. pp 583-601.
- Wium-Anderson, S & J Borum. 1984. Biomass and production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Oresund, Denmark. *Ophelia* Suppl. 1, p. 49-55.
- Wood E J, WE Odum W & JC Zieman. 1969. Influence of seagrass on productivity of coastal lagoons. In *Coastal lagoons, A symposium*, UNAM-UNESCO. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. pp 459-502.
- Yoda K, T Kira, H Ogawa & K Huzumi. 1963. Self thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology* Osawa City University Series. D 14:107-129.
- Zieman JC. 1968. Study of the growth and decomposition of the sea-grass *Thalassia testudinum*. MSc thesis, University of Miami 50 p.
- Zieman JC. 1974. Methods for the study of the growth and production of turtle grass, *Thalassia testudinum* König. *Aquaculture* 4: 139-143.
- Zieman JC. and RG Wetzel (1980). Productivity in Seagrasses: Methods and rates. In Phillips R.C. McRoy C. P. (ed). *Handbook of seagrass biology on ecosystems perspective*. Garland New York, pp 87-116.

**Improved leaf area index based biomass estimations for
Zostera marina L.**

ELENA SOLANA-ARELLANO† AND HECTOR ECHAVARRIA-HERAS
*Centro de Investigación Científica y, Educación Superior de Ensenada Baja,
California, México, P.O. Box 430222, San Diego CA, 92143-0222, USA*

AND

MARGARITA GALLEGOS MARTINEZ
*Departamento de Hidrobiología Universidad, Autónoma Metropolitana Campus
Iztapalapa, Apdo Postal 55-532, 0900 México D.F.*

[Received on 1 May 2001; revised on 10 July 2003; accepted on 20 August 2003]

The application of special scanning technologies in plant population studies makes it now possible to offer reliable indirect estimations of Leaf Area Index (LAI). This has stimulated the adaptation of related biomass assessment methods and has provided a way to simplify tedious laboratory procedures whilst avoiding destructive sampling. Particularly, above-ground biomass for *Zostera marina* L. has been expressed depending linearly on Leaf Area Index. Nevertheless, we demonstrate that this approach produces biased estimations. It is also shown that expressing leaf dry weight by means of an allometric function of length and width can eliminate bias. Furthermore, the dominant term of the associated power series expansion becomes the aforementioned linear representation in terms of Leaf Area Index. The consistency of the estimation methods derived from the allometric model was tested using data from a *Z. marina* meadow. Consequently, the improved method is expected to become a valuable tool for the reduction of the uncertainty associated with the estimation of above-ground biomass through the use of Leaf Area Index.

Keywords: above-ground biomass; Leaf Area Index; *Zostera marina*; nonlinear estimation.

1. Introduction

According to Wood *et al.* (1969) the production of seagrasses is the basis of the food chain in coastal lagoons and estuaries. In addition, such meadows provide a habitat for many marine organisms, and the decaying material settles in the sediment hence promoting the maintenance of an active sulphur cycle. Moreover, the densities of these plants slow water currents and promote sedimentation, which, along with the bindings of roots and rhizomes, inhibit erosion. Seagrasses also play an important role in the recycling process of nutrients in the coast, accelerating the fixation of nitrogen and increasing the flux of dissolved nutrients in local waters. Studies of seagrass communities such as those composed of *Zostera marina*, show that these systems are among the most productive marine systems (Zieman & Wetzel, 1980).

†Email: esolana@CICESE.mx

The characterization of the dynamics of such ecosystems is important from both a scientific and a conservation perspective. This can be facilitated with the use of the models presented here. Using these models, we can predict the behaviour of biomass, leaf growth dynamics or production, reducing the destructive effect of sampling and simplifying time-consuming methods in the laboratory (Solana *et al.*, 1991, 1998).

Leaf Area Index (LAI) is defined as the horizontally orientated area of leaves per unit area of substrate (Day *et al.*, 1989). It represents a measure of photosynthetic area and summarizes all the elements which determine standing stock. Examples of the use of LAI as a diagnostic variable can be found for instance in agriculture studies where LAI has been related with variables such as crop growth rate (Hiroi & Monsi, 1966), radiation intensity (Takeda, 1961) and above-ground height (Williams, 1963).

The application of special scanning technologies makes now possible reliable indirect estimations of LAI. Indirect LAI measurements include an assortment of techniques. Using the CI-202 portable Leaf Area meter (Forestry Suppliers, Inc. Catalogue 1996) or the LAI-2000 Li-Cor plant canopy analyser (Li-cor Catalogue 1997) rapid and non-destructive measurements of LAI can be made as well as other plant canopy structure attributes. Ceulemans *et al.* (1993) shown a good agreement between estimations of LAI measured by a LAI-2000 Li-Cor plant canopy analyser and LAI estimations through allometric relationships of parts of young polar trees such as leaf length or width, stem or branch diameter stem or tree height, and volume index. Price & Bausch (1995) obtained LAI estimations from radiation measurements in the visible and near-infrared reflectance data for a corn canopy, and they find reliable LAI estimations through radiation measurements. Peng *et al.* (1995) estimated LAI for a coniferous forest using remote sensing data. In their results, they found that remote-sensed estimates for LAI have similar accuracy using three different modelling techniques; univariate regression, multivariate regression and vegetation-index-based LAI estimates.

Most studies relating LAI with standing stock variables were developed on small stands where biomass estimations were not a problem. Several authors have suggested that LAI estimations can be used to predict aboveground biomass for *Z. marina*. The validation of such relationship could be important in the sense that we could predict biomass through non-destructive measurements of LAI. Nevertheless, the quoted relationship between above-ground biomass and LAI has not been thoroughly examined. For most authors it appears to be linear, but their affirmation is the result of visual observations of plotting biomass against LAI (Jacobs, 1979; Wium-Anderson & Borum, 1980; Poumian-Tapia, 1986, 1995). Other authors regressed linearly the two variables and obtained very good estimations of the coefficient of determination but gave no statistical validation of the goodness of fit of the regression model. An example can be found in McRoy (1970) who presents measurements of mean standing stock and the leaf lengths of eelgrass beds for ten different locations. Aioi (1980) reports a unimodal seasonal pattern for standing stock as well as for LAI for *Z. marina* in Odawa Bay, Japan. In a later paper Aioi & Pollard (1993) showed a linear relationship between above-ground biomass and leaf area but did not include any statistical validations of the parameters found. Furthermore, this last author reported a linear relationship not passing through the origin. This is theoretically inconsistent because given a negligible leaf area there must correspond a negligible dry weight value.

In this study, we demonstrate that for *Z. marina*, the relationship between above-ground

biomass per unit area (grams per square meter) and LAI (square meter per square meter) can be derived using an allometric model that associates leaf dry weight with leaf area (Solana *et al.*, 1991, 1998). The aforementioned linear relationship through the origin represents the dominant term of a nonlinear expression derived from the above-referred allometric assumption. A statistical analysis will permit us to conclude that this regression scheme indicates the correct relationship between LAI and above ground biomass. This parameterisation of the linear relationship between LAI and above-ground biomass per unit area is robust, due to the consistency of the nonlinear model. The procedure reduces bias in the estimation of the scaling factor linking biomass and LAI. Consequently, uncertainty in biomass estimations through the use of leaf area is greatly reduced.

Even though the theoretical constructs presented here, are addressed to facilitate standing stock evaluation for *Z. marina*, their scope could be extended to other plant systems where allometric relationships describe the variation among leaf dry weight and area.

2. Field methods

The study was carried out in a coastal lagoon of the Pacific Ocean waters of Baja California located in San Quintin Bay, México. (30°24'–30°30', 115°56'–116°01'). For a complete description of the sample site see Solana *et al.* (1998). We will use data from a study area corresponding to –0.2 m above Mean Low Low Water (MLLW). From November 1992 through November 1993, we randomly sampled monthly, eight quadrants of 400 cm² making a total of 96 quadrants, which were standardized to square metres. Each sample was placed in individually labelled plastic bags and refrigerated at 5°C until processed in the laboratory. Once in the laboratory each shoot was cleaned with distilled water. Measurements of number of shoots per unit area, area of each leaf, number of leaves per unit area, length (mm), width (mm) and dry weight (gr) of each leaf were carried out. The total number of leaves collected in the 96 quadrants was approximately 9000. All the basic statistics (means, standard errors, residual, etc.) and the fit of the models using nonlinear mean squares procedures were obtained using the STATISTICA package (Statistica, 1999).

3. Theoretical approach

For the sake of further development, the variables w , l , h and a will denote respectively the dry weight, length, width and area of a representative *Z. marina* leaf. The symbol $a_{\max}$ will stand for the maximum observed value for a .

It has been shown (Duarte, 1991) that allometric relationships hold among weight and length for many seagrasses. Particularly for *Z. marina* leaves, Hamburg & Homann (1986) and Solana *et al.* (1991, 1998) showed that there exists an allometric relationship for w with respect to length and width, formally expressed by

$$w = cl^\alpha h^\beta, \quad (3.1)$$

where c , α and β are parameters, with c positive. Similarly, the allometric law for the variation of w in terms of a ,

$$\frac{dw}{da} = k \frac{w}{a}, \quad (3.2)$$

where k is a positive constant can be invoked (Batschelet, 1979; Solana *et al.*, 1991, 1998). The fitting of the model resulting from (3.2) provides a value $k > 1$. Then there exists a continuous function $f(a)$ defined on $0 \leq a \leq a_{\max}$ such that

$$w = af(a), \quad (3.3)$$

with $f(0) = 0$.

Denote by $W(\Omega)$ and $L_{ai}(\Omega)$ respectively the above-ground biomass and the corresponding LAI for *Z. marina* in a given unit area Ω , and suppose that in Ω we collected a number $N(\Omega)$ of leaves. Then, following the assumption by Wiium-Anderson & Borum (1980), Poumian-Tapia (1986), Poumian-Tapia (1995), Aioi (1980) and Aioi & Pollard (1993), we must have

$$W(\Omega) = bL_{ai}(\Omega), \quad (3.4)$$

where b is a positive scaling factor. Now for $1 \leq i \leq N(\Omega)$ denote respectively by means of w_i and a_i the dry weight and area of the i th individual leaf in Ω . Then using (3.3), we can write (3.4) in the equivalent form

$$\sum_{i=1}^{N(\Omega)} a_i g(a_i) = 0, \quad (3.5)$$

where $g(a_i) = (b - f(a_i))$ for $1 \leq i \leq N(\Omega)$.

Without loss of generality, and for convenience, the values a_1 and $a_{N(\Omega)}$ are chosen to correspond respectively to the minimum and maximum leaf area values in Ω . Similarly, a one to one correspondence can be established between successive values of the i index in $1 < i < N(\Omega)$ and the remaining successive increasing values of leaf areas in Ω . Then, the ordering $a_1 < a_2 < \dots < a_{N(\Omega)}$ induces a partition of the interval $(0, a_{N(\Omega)})$. The mean value theorem for integrals applies and we can write

$$\int_0^{a_{N(\Omega)}} u g(u) du = \sum_{i=1}^{N(\Omega)} (a_i - a_{i-1}) (a_i^* g(a_i^*)), \quad (3.6)$$

with $a_{i-1} < a_i^* < a_i$ and $a_0 = 0$. Furthermore, we have the inequality

$$\min_i [(a_{i-1} - a_i)] \sum_{i=1}^{N(\Omega)} a_i^* g(a_i^*) \leq \int_0^{a_{N(\Omega)}} u g(u) du \leq \max_i [(a_{i-1} - a_i)] \sum_{i=1}^{N(\Omega)} a_i^* g(a_i^*). \quad (3.7)$$

Since leaf area values are continuously distributed in the interval $(0, a_{\max})$ and by assumption (3.5) holds for every collection of these values, particularly for the ordering $a_1^* < a_2^* < \dots < a_{N(\Omega)}^*$, we must have

$$\sum_{i=1}^{N(\Omega)} a_i^* g(a_i^*) = 0. \quad (3.8)$$

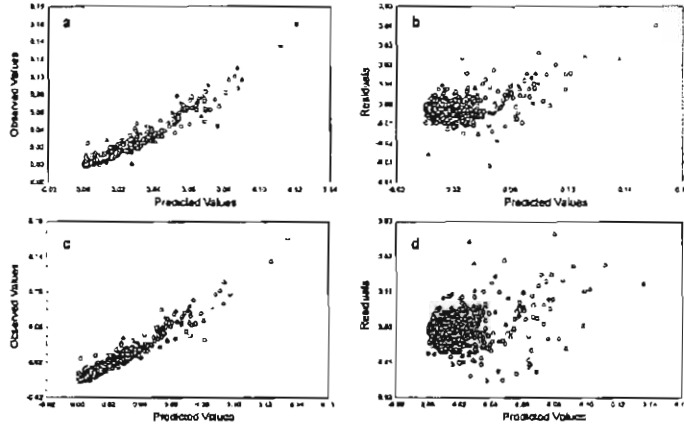


FIG. 1. Plot of fitted against observed values and residuals of (3.10) and (3.1) respectively. (a) Plot for the fitting of (3.10) with a coefficient of determination of $R^2 = 86\%$. (b) Residuals of the fitting of (3.10). The lack of randomness in the distribution and the heteroskedasticity of the residuals are evident. (c) Plot for the fitting of (3.1), the coefficient of determination increases slightly, $R^2 = 88\%$. (d) Residuals of the fitting of (3.1); we can see an improvement in the distribution of the residuals.

Then inequality (3.7) and (3.8) show that (3.4) holds if and only if

$$\int_0^{a_{N(\Omega)}} u g(u) du = 0 \quad (3.9)$$

holds for any sample determined value $a_{N(\Omega)}$ with $0 < a_{N(\Omega)} \leq a_{\max}$. Since the integral in (3.9) is undetermined and leaf area values are positive, we must have $g(a) \equiv 0$ for $0 \leq a \leq a_{N(\Omega)}$. This shows that (3.4) can be derived if and only if

$$w_i = ba_i \quad (3.10)$$

holds for $1 \leq i \leq N(\Omega)$. In other words, assuming that there exists a linear relationship between individual leaf dry weight and area, there would exist a linear relationship between biomass and LAI for a given area. Nevertheless, the fitting of (3.10) (see Figs 1(a) and 1(b)) show that we must expect a non-constant form for $f(a)$ in (3.3). This implies that the statement in (3.4) could not be formally justified. Consequently, the derivation of $W(\Omega)$ from $L_{a_i}(\Omega)$ and vice versa using (3.10) is misleading.

In order to derive, for typical *Z. marina* data, a meaningful relationship for leaf dry weight in terms of LAI, (3.1) could be written in the following manner:

$$w = cal^p h^b \quad (3.11)$$

where $\rho = \alpha - 1$ and $\delta = \beta - 1$ are constants. Furthermore, Duarte (1991) and Solana *et al.* (1998) have shown that we can assume a direct allometric relationship that expresses h as a power function of l . If we do so, (3.11) becomes

$$w = cal^q, \quad (3.12)$$

where q is a suitable constant. Since l is positive, using natural logarithms and exponential series representation we can write

$$v = ca + E(c, q, a, \ln(l)) \quad (3.13)$$

where

$$E(c, q, a, \ln(l)) = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{ca(q \ln(l))^{k+1}}{(k+1)!}.$$

Adding all the individual leaf dry weights and areas in Ω as given by (3.13) we obtain

$$W(\Omega) = cL_{at}(\Omega) + Q \quad (3.14)$$

where

$$Q = \sum_{\Omega}^{E(c, q, a, \ln(l))}. \quad (3.15)$$

Equation (3.14) expresses the above-ground biomass in Ω as a function of the corresponding LAI $L_{at}(\Omega)$, the scaling factor c and the nonlinear expression Q . Since for typical leaf data $\ln(l)$ is bounded, and q a parameter smaller than unity, the first term in (3.14) becomes dominant. Nevertheless, as it will be stated in the following section, the first few terms in the series (3.15) are sufficient to derive a value of $W(\Omega)$ different from the one obtained by means of (3.4).

4. Results

The fit of (3.10) using the complete set of leaves sampled, although yielding a high coefficient of determination (86%) (Fig. 1(a)), could not be legitimately applied to our data. A complete random sample of 2100 residuals are drawn from the analysis of residuals in Fig. 1(b), since the statistical package does not draw more than this quantity of points. This analysis of the residual shows heteroskedasticity. Furthermore, residuals in Fig. 1(b), are not randomly scattered. Hence, the use of (3.10) to describe the relationship between biomass and area per leaf is improper.

The presence of heteroskedasticity is transferred to (3.4). The fitting of this equation, besides obtaining a better coefficient of determination ($R^2 = 96\%$) and a good correspondence between observed and predicted values (see Fig. 2(a)), an apparent improvement on the behaviour of the residuals also shows (see Fig. 2(b)). These improvements could be explained by the fact that, according with the central limit theorem (Ross, 1976), the normalization process that establishes (3.4) as a logical consequence of

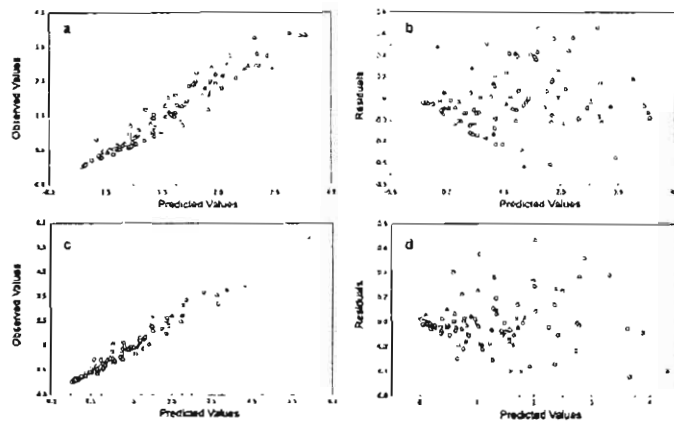


FIG. 2. Plot of fitted against observed values and residuals of (3.4) and (3.14) respectively. (a) Predicted and observed values of (3.4) with an improved coefficient of determination ($R^2 = 96\%$). (b) An apparent improvement on the distribution of the residual due to the normalization process that leads to (3.4) is observed. Nevertheless, a closer analysis of the residuals (F test $p = 0.05$) revealed a lack of constancy of their variances. (c) Plot of predicted against observed values of (3.14) with a high determination coefficient ($R^2 = 98\%$) and random and normal distribution of residuals (d).

(3.10) must produce an improvement with respect to the statistical features of model (3.10). Nevertheless, a closer inspection of the residual (Fig. 2(b)) shows that more residuals (70%) lie in the negative part than in the positive (30%) (F test $p < 0.05$). This shows heteroskedasticity and a lack of randomness of residuals.

The use of (3.1) to obtain (3.14) solves the problem of violation of homoskedasticity implied by the fitting of a linear model. Figure 1(c) represents predicted against observed values of (3.1) with $R^2 = 0.88$ and Fig. 1(d) is the plot of their corresponding residuals. We can observe a better random distribution. Meanwhile, Figs 2(c) and 2(d) characterize the predicted against observed values and the residuals respectively of the fitting of (3.14) with the first three terms of the series that defines $Q(c, q, a_i, \ln(l_i))$ (cf. (3.13) and (3.15)). The coefficient of determination was $R^2 = 98\%$ with a random and normal distribution of the residuals (F test, $p > 0.05$).

5. Discussion

Leaf area index has been used as an above-ground biomass estimator for *Z. marina* L. The relationship between LAI and the referred biomass has been claimed to be linear, and in the form given by (3.4). We have shown that such a functional dependence can be only derived by invoking the validity of (3.10). Nevertheless, from the residual analysis of Fig. 1(b) we can conclude that a linear relationship between leaf dry weight and leaf area, such as

the one shown by (3.10), is incorrect. Residual analysis shows that the allometric model of (3.1) defines the correct scaling relationship between biomass and area; this is shown in (3.12). The normalization process that leads to (3.4), assuming that (3.10) holds, also violates the assumption of homoskedasticity for linear regression adjustments, even though it may seem that improved statistical parameters are obtained.

Solana *et al.* (1991, 1998) have shown that the allometric assumption in (3.1) for the linkage of leaf biomass and area is consistent (see (3.12)). As a consequence, (3.14) exhibits the adequate relationship between LAI and above-ground biomass for *Z. marina*. The apparent adequacy of (3.4) could easily be explained. In fact, since the allometric parameters c and q found from the fitting of (3.15) are smaller than unity (0.000005 and 0.13 respectively) the high-order terms in the series expansion of $Q(c, q, a_i, \ln(l_i))$ (cf. (3.15)) become negligible. This is due to the fact that these high-order terms are expressed as powers and products involving these parameters. Thus, the linear term in (3.14) is dominant, but its sole use as descriptor of the relationship between LAI and biomass is misleading. Our results show that the first few terms of $Q(c, q, a_i, \ln(l_i))$ (see (3.15)) are also significant and could improve the goodness of fit of (3.14) with respect to (3.4) and hence improve the adequacy of the involved estimations. As a conclusion, (3.14) could be a better model to obtain the scaling factor b and hence reducing bias in LAI biomass-based estimations for *Z. marina*. Furthermore, according with the results of Table 1, we can conclude that the scaling factor b obtained by the regression of (3.14) significantly reduced the uncertainty in LAI-based biomass estimations for *Z. marina* L. in our study site. The determination of leaf area through plant canopy analysers or equivalent devices together with the use of (3.14) could provide a way to avoid destructive above-ground biomass estimations not only for *Z. marina* L. but also for plant systems where allometric relationships determine the variation of leaf dry weight and area.

Acknowledgments

This paper is part of the research on eelgrass production partially funded by CONACYT, by grant 26665-B. We also thank Jose Maria Domingues and Francisco Ponce for their help with the figures. Two anonymous referees' comments greatly improved the final presentation.

REFERENCES

- AIORI, K. (1980) Seasonal Change in The Standing Crop of Eelgrass (*Zostera marina* L.) In Odawa Bay, Central Japan. *Aquatic Botany*, **8**, 343–354.
- AIORI, K. & POLLARD, P. C. (1993) Biomass, leaf growth and loss rate of the seagrass *Syringodium isoetifolium* on Dravuni Island, Fiji. *Aquatic Botany*, **46**, 283–292.
- BATSCHLET, E. (1979) *Introduction to Mathematics for Life Scientists* 3rd edn. Berlin: Springer, p. 621.
- CEULEMANS, R., POINTAILLER, J., MAU, F. & GUITTET, J. (1993) Leaf allometry in young stands: Reliability of Leaf Area Index estimations, site and clone effects. *Biomass and Bioenergy*, **4**, 3215–3321.
- DAY, J. W., HALL, C., KEMPT, W. M. & YANES-ARANCIBIA, A. (1989) *Estuarine Ecology*. New York: Wiley, pp. 226–256.

- DUARTE, C. M. (1991) Allometric scaling of seagrass form and productivity. *Marine Ecology Progress Series*, 77, 289–300.
- HAMBURG, S. P. & HOMANN, P. S. (1986) Utilisation of growth parameters of eelgrass, *Zostera marina*, for productivity estimation under laboratory and *in situ* conditions. *Marine Biology*, 93, 299–303.
- HIROI, T. & MONSI, M. (1966) Dry-matter economy of *Helianthus annuus* communities growth at varying densities and light intensities. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, 9, 241–285.
- JACOBS, R. W. P. M. (1979) Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass (*Zostera marina*) beds. *Aquatic Botany*, 7, 151–172.
- MCROY, C. P. (1970) Standing stock and other features of eelgrass (*Zostera marina*) populations on the coast of Alaska. *J. Fisheries*, 27, 1811–1812.
- PENG, G., PU, R. & J. R., (1995) Miller Coniferous forest Leaf Area estimation along Oregon transect using compact airborne spectrophotographic imager data. *Photogram. Engng. Remote Sensing*, 61, 1107–1117.
- POUMIAN-TAPIA, M. (1986) Biomasa aérea de *Zostera marina* L. y sus epífitas microscópicas en Bahía Falsa, San Quintín, B.C. de junio a diciembre de 1982. *Tesis Profesional*. Escuela Superior de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, México, 87.
- POUMIAN-TAPIA, M. (1995) Sobre la cuantificación de la biomasa de *Zostera marina* L. en Bahía San Quintín, B.C. Durante un ciclo anual. *Tesis de Maestría*, CICESE México, 152.
- PRICE, J. C. & BAUSCH, W. C. (1995) Leaf Area Index estimation from visible and near-infrared reflectance data. *Remote Sensing of Environment*, 52, 55–65.
- ROSS, S. (1976) *A First Course in Probability*. New York: Macmillan, pp. 128, 252–257.
- SOLANA-ARELLANO, E., IBARRA-OBANDO, S. E. & ECHAVARRIA-HERAS, H. (1991) Calibración de un modelo alométrico para evaluar producción foliar de *Zostera marina* L. *Hidrobiológica*, 1, 41–11.
- SOLANA ARELLANO, E., BORBON-GONZALEZ, D. J. & ECHAVARRIA-HERAS, H. (1998) A general allometric model for blade production in *Zostera marina* L. *J. California Acad. Sci.*, 97, 39–48.
- STATISTICA, (1999) General Conventions and Statistics I. StatSoft Inc.
- TAKEDA, T. (1961) Studies on photosynthesis and production of dry matter in the community of rice plants. *Japan. J. Botany*, 17, 402–437.
- WILLIAMS, W. A. (1963) Competition for light between annual species of *Trifolium* during the vegetative phase. *Ecology*, 44, 475–485.
- WIUM-ANDERSON, S. & BORUM, J. (1980) Biomass and production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Øresund, Denmark. *Ophelia*, 1, 49–55.
- WOOD, E. J., ODUM, W. E. & ZIEMAN, J. C. (1969) Influence of seagrass on productivity of coastal lagoons. *Coastal Lagoons, A Symposium*. UNAM-UNESCO. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., pp. 459–502.
- ZIEMAN, J. C. & WETZEL, R. G. (1980) Productivity in Seagrasses: Methods and rates. *Handbook of Seagrass Biology on Ecosystems Perspective*. (R. C. Phillips & C. P. McRoy, eds). New York: Garland, pp. 87–116.

The Role of Biotic and Abiotic Variables in Determining Demographic Processes in an Eelgrass Meadow

Elena Solana-Arellano, Hector Echavarría-Heras, Margarita Gallegos-Martínez,
and Olga Flores-Uzeta

CICESE, P.O. Box 430222, San Diego, California 92143-0222

Abstract.—Using principal component analysis among biotic and abiotic variables we found coherent subsets of variables that explain biological processes such as growth, mortality and recruitment in a seagrass (*Zostera marina*) meadow. The analysis of eigenvalues extracted three significant factors, which together accounted for 63% of the variability. The first factor was mostly determined by demographic variables (shoot density, growth, and above- and below-ground biomass). The second principal component was represented by abiotic variables such as temperature and solar radiation. The third factor was mainly defined by nutrient concentration (phosphates and nitrates). We found high negative correlation coefficients between many biotic variables and temperature, which is contrary to some literature reports. This negative correlation coefficient might be due to a compounded lag effect on the meadow of the strong "El Niño" event which occurred during 1998 followed by an equally strong "La Niña event" that took place in 1999. Variables with correlation less than ± 0.30 were dropped from the analysis. The plots of the abiotic principal components against biotic variables are presented.

For many conditions, demography allows the calculation of the strength of selection on life-history traits (Stearns 1992). This means that the demography of a population may change depending on conditions such as antropogenic perturbations and environmental conditions. Seagrass meadows for example, are very vulnerable to physical perturbations caused by climatic, tidal conditions and human activity (den Hartog & Polderman 1975; Orth & Moore 1986; Shepherd et al. 1989). Such perturbations can produce changes in the expansion and mortality of shoots and therefore in the demography of the meadow. In fact, there is a controversy among authors about the relationship between productivity and temperature for *Zostera marina*. Some authors argue that temperature controls vegetative growth and productivity (Setchell 1929; Jacobs 1979; Penhale 1977) while others claim that temperature does not control productivity (Phillips 1974; Sand-Jensen 1975; Riggs & Fralick 1975). Nevertheless, Short and Neckles (1999), point out that increasing water temperature will directly affect seagrasses by changing species abundance and distribution, and might alter plant productivity. Furthermore, it has been shown for *Zostera marina* that nutrient concentration in sediments is related to some biotic variables such as shoot height, leaf area and leaf growth biomass (Short 1987). Nevertheless, on a quantitative basis the relationships have not been characterized. Moreover, positive correlation coefficients have been reported between temperature and some biotic variables such as density, above and below ground biomass, new and present leaves and leaf growth (Aioi

Table 1. Correlation between biotic and abiotic variables.

Variable	Phosphate Concentration (μM)	Nitrate Concentration (mM)	Maximum Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	Minimum Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	Mean Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	Air Radiation (W/m^2)	Under water Radiation (W/m^2)	Salinity (S)
Shoot Density (SD)	0.20	0.10	-0.60	-0.67	-0.44	0.08	-0.20	-0.35
Algae Ground Biomass (AB)	-0.16	0.35	-0.07	-0.46	0.00	0.23	-0.56	-0.32
Below Ground Biomass (BB)	-0.05	0.11	-0.10	-0.46	0.00	0.06	0.06	-0.00
Total Biomass (TB)	-0.08	-0.38	0.14	-0.37	0.22	-0.31	-0.65	-0.21
Growth (G)	-0.26	0.03	0.19	-0.55	-0.11	0.10	0.38	-0.06
Node Number (NN)	0.28	0.02	0.03	-0.36	0.02	0.16	-0.02	0.10
Fresh Leaves (FL)	-0.35	0.31	0.11	0.08	0.20	0.16	0.54	-0.09
Age (A)	0.18	0.08	0.08	-0.42	0.07	0.16	0.10	0.09
New Leaves (NL)	0.03	0.03	-0.03	0.01	-0.09	0.05	0.06	0.15
Leaves Inside Sheath (LIS)	0.32	-0.04	-0.39	-0.01	-0.20	-0.20	-0.46	-0.31
Lateral Shoots (LS)	0.32	-0.03	-0.46	0.03	-0.44	0.03	-0.43	-0.01
Node Length (NLG)	0.31	0.15	0.08	0.04	0.11	-0.14	-0.01	0.03
New Shoots (NS)	0.36	0.19	-0.21	-0.08	-0.17	-0.02	-0.37	-0.22

SHORT TITLE

PLEASE PROVIDE
??

LESS #

1980; Ibarra-Obando and Huerta-Tamayo 1987; Solana et al. 1997; Ibarra-Obando et al. 1997). This is in contradiction with our results, in which we found that many biotic variables are highly negatively correlated with minimum temperature (Table I). Such negative correlation coefficients might be due to a compounded lag effect on the meadow of a strong El Niño event which occurred during 1998, followed by an equally strong La Niña event that took place in 1999.

In this paper we use Principal Component Analysis (PCA) among biotic and abiotic variables to detect a coherent subset of factors (Tabachnick and Fidell 2001) that can elucidate some demographic processes. We use PCA to determine how these coherent subsets affect biological processes of growth, recruitment, mortality etc. It is expected that these subsets of factors can explain the underlying processes that resulted in the high correlation among variables. We describe these processes in accordance with the components that explain the largest amount of variation in the variables analyzed.

Since the success of a population relies on recruitment and mortality, which determine demography, it is important to know the abiotic variables that affect these processes in order to understand and perhaps control those effects. Therefore, the study of the relationships between biotic and abiotic variables can help to describe and understand demographic processes so that future models can be proposed. For example, if we know that temperature determines the rate of sea-grass growth, such that high temperature slows growth and low temperature increases it, then it is possible to propose a model that replicates this process.

Methods

The study was carried out in the Punta Banda Estuary located on the Coast of northern Baja California, México (31°40' N–31°48' N, 116°37'–116°40' W). For a complete description of the sample site see Solana et al. (2000). Twenty rhizomes about one meter long were marked biweekly from January to December 2000. Since we always sample at low tide, it was possible to prevent breakage, to handle very carefully every rhizome, marking every shoot in it using Zieman's marking technique (Zieman 1968). The rhizomes were selected at random from an area 3 m wide and 40 m long. All shoots present along the rhizome were also counted and the number of leaves present on each shoot was recorded at the site. After fifteen days, marked rhizomes were removed from the site and a new set of shoots was marked. Samples were placed in individually labeled plastic bags and refrigerated at 5°C until processed in the laboratory. Once in the laboratory all the material was cleaned with distilled water. The following demographic measurements were taken: number of nodes in each rhizome, length and dry weight of each internode, number of leaves present in each shoot; length, width, dry weight and growth of each leaf, number of new leaves in each shoot, number of lateral shoots in each rhizome, and number of new leaves inside the sheath. The age of each rhizome and each shoot was determined by adding the number of scars left by abscission of leaves through time and the number of leaves present in the shoot (principal shoot for the age of the rhizome). Since all shoots were marked along the rhizomes, the number of new shoots was determined as the number of shoots with no mark in the leaves.

Density and biomass were measured monthly using six 400 cm² quadrates selected at random from an area adjacent to the zone where rhizomes were marked.

From the six quadrants sampled we measured number of shoots per unit area and above and below ground biomass. Abiotic variables such as maximum, minimum and mean daily temperature, photosynthetically active radiation in air and under water were recorded with a Li-cori1400 data logger. Salinity and concentrations of phosphate and nitrate in the substrate and the water column were also obtained at each visit. Nutrient concentration was analyzed by the general technique of flow injection analysis (FIA) by the MSI analytical Lab in the Marine Science Institute of the University of California, Santa Barbara. All variables were standardized and a correlation analysis was performed to select the variables for the Principal Component Analysis. Statistical analyses were performed with the STATISTICA software package (1999) using 0.95 confidence levels.

Results

Following Tabachnick and Fidell (2001) all variables whose correlations were less than ± 0.30 were dropped from the PCA analysis since such correlations are not considered significant (Table I).

We can see on Table I high negative correlation coefficients between abiotic variables and some biotic variables, which are contrary to values reported in the literature. Specifically, the negative correlation coefficient between temperature and biotic variables, is contrary to the reported positive correlations between variables (Aioi 1980; Ibarra-Obando and Huerta-Tamayo 1987; Solana et al. 1997; Ibarra-Obando et al. 1997). These high negative correlations might be due to a compounded lag effect on the meadow of a strong El Niño event that occurred during 1998, followed by an equally strong La Niña event that took place in 1999.

The Scree analysis of eigenvalues (Cattell 1966) selected only three eigenvalues and, therefore, the PCA extracted three factors that together account for approximately 63% percent of the variability. Table II shows the loading of the extracted principal component (Marked loadings are >0.60). The first factor, which includes density and growth, accounted for 29% of the variability. The second factor, which accounted for 21% of the variability, consisted of temperature and radiation. A third factor consisted of nutrient concentration and accounted for 13% of the variability. This means that together the two abiotic factors accounted for 34% of the variability of all variables in the study. Density and biomass denotes the first factor and it counts for 29% of the variability.

Figure 1, displays the plot of variables in the component 2 (Temperature and Luminosity) versus component 3 (nutrients concentration) plane. Total biomass, number of nodes, age of shoots, number of leaves in shoots and above-ground biomass form a group that is determined equally by both factors. Meanwhile, shoot density, leaves inside shed, lateral shoots and new shoots, form another group which is determined by a linear combination of negative coefficient values of temperature and luminosity and positive coefficients of nutrient concentrations. The third group aggregates below-ground biomass and growth and is determined by low negative values of temperature and solar radiation (factor 2) and nutrient concentration (factor 3).

For the variables that compose the three principal components, we present a plot of the mean monthly values through the year of sampling, together with 1999 versus 2000 comparative tables of mean maximum and minimum values and the

SHORT TITLE

Table 2. Factor loadings for principal component extraction and proportion of the explained variability of variables by each factors. See Table 1 for explanation of variable names.

Variables	Factor 1	Factor 2	Factor 3
SD	0.64	-0.50	0.13
AB	0.93	0.06	0.16
BB	0.75	-0.20	-0.10
TB	0.91	0.24	0.18
G	0.84	-0.18	-0.22
PH	-0.25	-0.23	0.63
N	0.30	0.14	0.76
NN	-0.58	0.29	0.38
PL	0.56	0.34	0.09
A	-0.50	0.39	0.40
LIS	-0.42	-0.49	0.07
LS	-0.30	-0.50	0.22
NLG	-0.14	-0.07	0.28
NS	-0.36	-0.44	0.35
MT	-0.05	0.86	-0.16
MNT	-0.54	0.61	0.007
AVT	0.009	0.80	0.04
UR	0.22	0.25	0.54
AR	0.49	0.72	0.30
S	-0.23	0.38	-0.48
Explained Variability	5.5	4.2	2.5
Proportion of Total Variability	0.28	0.21	0.13

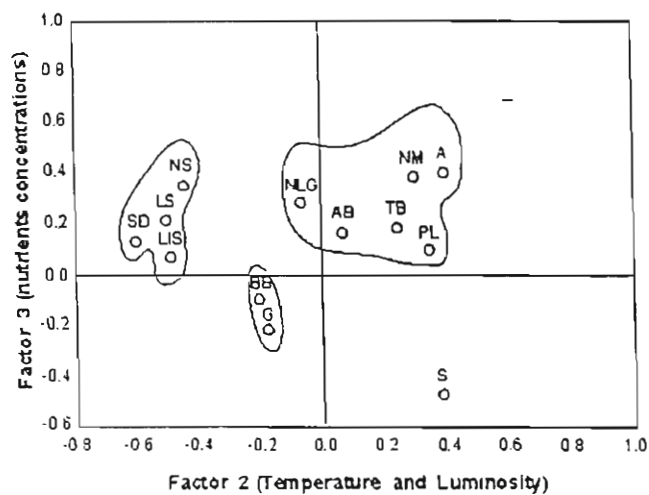


Fig. 1. Plot of variables in the factor 2 vs. Factor 3 plane. See Table 1 for explanation of variable names.

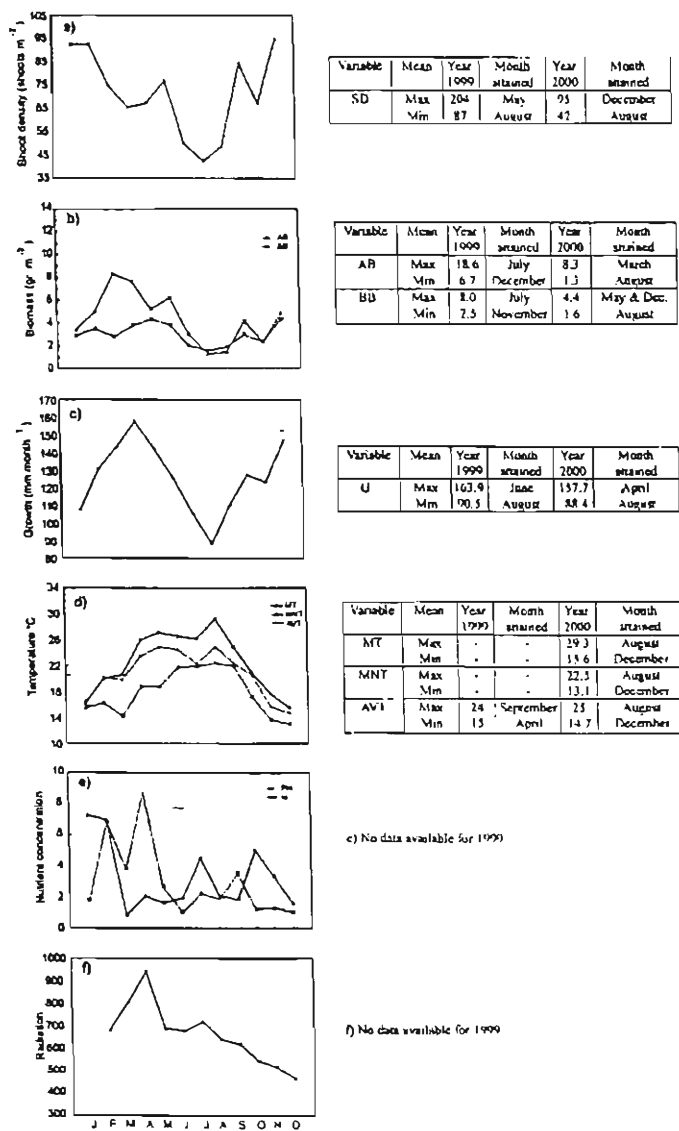


Fig. 2. Plot of mean monthly values of variables that compose the three principal components extracted from the analysis. Each graph is accompanied by a comparative table of mean maximum and minimum values and the month that those values were attained in 1999 and 2000 respectively.

month that those values were attained. The tables of Figure 2 show the differences between 1999 and 2000 for most variables with respect to the mean maximums and minimums as well as the months where those values were attained.

Discussion

As Short and Neckles (1999) point out, it is very difficult to predict how communities of seagrasses will be affected by global climate change. Since most variables that act on the growth dynamics of seagrasses are seasonally determined (Gallegos-Martinez et al. 1993, 1994; Olesen & Sand-Jensen 1994; Solana-Arellano 2002) changes in temperature and luminosity have an inherent effect in the dynamics of the meadow. Nevertheless, the impact of anomalous changes such as the increase of temperature above normal might, as Short and Neckles (1999) stated, change the plant community up to the point of changing its distribution through direct effects on flowering and seed germination. Moreover, Solana et al. (1997) point out that in virtue of the tolerance law, increasing temperature in sea water might give as a result sub optimum growth rates. Similarly decrease in superficial sea water temperatures result in growth rates higher than expected. Moreover, Rasmussen (1977) reported that for *Zostera marina* a high temperature stress over shoots is responsible for a negative growth.

The above arguments together with the fact that an strong EL Niño ENSO event took place in 1998 followed by an equally high La Niña event in 1999 sustain our suggestion that the highly negative correlation coefficients between most biotic variables and temperature (Table I) as well as the high differences shown in figure 2, might be due to a compounded lag effect on the meadow of the above mentioned events and clearly support the Short and Neckles (1999) arguments in the sense that anomalous temperatures may change the dynamics of the meadow. The PCA analysis in the present work shows that light radiation, temperature and nutrient concentration are determining factors in *Zostera marina* meadows because they explain a significant amount of the variability in biotic variables (ca. 34%). Moreover, our study also shows how the considered biotic variables are determined by two principal factors. For example, from Table II, we can easily see that variables such as total biomass (TB) and age (A) are equally determined by these PCA factors. Meanwhile, our results also show that the explained variability on mean node length has a greater contribution of nutrient concentration rather than temperature and luminosity. The knowledge of these causal relationships will help us to understand and explain and propose the pertinent models that can predict the processes that determine the dynamics of seagrass populations.

Acknowledgements

This work was part of the research on eelgrass production partially funded by CONACyT by Grant 26665-B. We acknowledge a great debt to José Ma. Domínguez and Francisco Javier Ponce for the fine work in tables and plots. Two anonymous referee comments greatly improved the final presentation.

References

- Aioi K. 1980. Seasonal change in the standing crop of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Odawa Bay, Central Japan. *Aquatic Botany* 8:343-354.

- den Hartog C. & Polderman P.J.G. 1975. Changes in The seagrass populations of the Dutch Waddenze. *Aquatic Botany*, 25:15-26.
- Cattell R. B. 1966. The Scree test for the number of factors. *Multivariate Behavioral Research* 1: 245-276.
- Gallegos M., M. Merino, N. Marbá & C. Duarte. 1993. Biomass and Dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Marine Ecology Progress Series*. 95: 185-192.
- , M. Merino, A. Rodríguez, N. Marbá & C. Duarte. 1994. Growth patterns and demography of pioneer Caribbean seagrasses *Holodule wrightii* and *Syringodium filiforme* K. *Marine Ecology Progress Series*. 109:99-104.
- Ibarra-Obando S.E. and R. Huerta-Tamayo 1987. Blade production of *Zostera marina* L. during the Summer-Autumn period on the Pacific coast of Mexico. *Aquatic Botany* 28:301-315.
- , C. Boudouresque & M. Roux 1997. Leaf dynamics and production of a *Zostera marina* bed near its southern distributional limit. *Aquatic Botany* 58:99-112.
- Jacobs R.W.P.M., 1979. Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass (*Zostera marina*) beds. *Aquatic Botany* 7:151-172.
- Olesen B. & K. Sand-Jensen 1994 Biomass-density patterns in the temperate seagrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*. 109:283-289.
- Orth R.J. & Moore K.A. 1986. Seasonal and year to year variation of the growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the lower Chesapeake Bay. *Aquatic Botany*. 24:335-341.
- Penhale P.A. 1977. Macrophyte-epiphyte biomass and productivity in an eelgrass (*Zostera marina* L.) community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 26:211-224.
- Phillips, R.C. 1974. Transplantation of seagrasses, with special emphasis on eelgrass, *Zostera marina* L., *Aquaculture*. 4:161-176.
- Rasmussen E. 1977. The wasting disease of eelgrass (*Zostera marina*) and its effects on environmental factors and fauna In: *Seagrass ecosystems a scientific perspective*. C.P. McRoy & C. Helfrich editors. Marcel Dekker New York pp1-51.
- Riggs, S.A. and Fraileck R.A. 1975. *Zostera marina* L., its growth and distribution in Great Bay Estuary, New Hampshire. *Rhodora* 77:456-466.
- Sand-Jensen, K. 1975. Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Vellerup Vig, Denmark. *Ophelia* 14:185-201.
- Setchell, W. A. 1929. Morphological and Phenotypical notes on *Zostera marina* L. U. C., Pub. in *Botany*. 14:389-452.
- Shepherd S.A., McComb A.J., Buthuis D.A., Neverauskas V., Steffensen D.A. & West R. 1989. Decline Of Seagrasses. In: *Biology Of Seagrasses: A Treatise On The Biology Of Seagrasses With Special Reference To The Australian Region* (eds. A.W. Larkum, A.J. McComb & S.A. Shepherd). Elsevier, Amsterdam. 346-393 pp.
- Short F.T. 1987. The effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesocosm experiment. *Aquatic Botany* 27:41-57.
- Short F.T. and H.A. Neckles 1999. The effect of global climate change on seagrasses. *Aquatic Botany* 63:169-196.
- Solana-Arellano E., H.A. Echavarría-Heras and S.E. Ibarra-Obando. 1997. Leaf size dynamics for *Zostera marina* L. in San Quintín Bay, Mexico: a theoretical study. *Estuarine Coastal and Shelf Sciences*. 44:351-359.
- Solana-Arellano E., H. Echavarría-Heras and O. Flores-Uzeta 2000. An upgraded method to relocate marked shoots of the seagrass *Zostera marina*. *Rev. Biol. Trop.*, 48(4):927-930.
- Solana-Arellano E. 2002. Unpublished data.
- Stearns S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press. Oxford New York. 243 pp.
- Tabachnick B. And L. Fidell 2001. *Using Multivariate statistics*. By Allyn & Bacon A Pearson Education Company.
- Zieman, J.C. 1968. A study of the growth and decomposition of the seagrass, *Thalassia testudinum*. MSc thesis University of Miami Florida. 50p.