



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

APLICACIÓN DE UN MODELO NPZ-HIDRÓDINAMICO A LA BAHÍA DE LA PAZ

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(OCEANOGRAFÍA FÍSICA)

PRESENTA:
VÍCTOR HUGO ALVARADO BECERRIL

TUTOR PRINCIPAL
DR. DAVID ALBERTO SALAS DE LEÓN
(INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA)

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DRA. ELBA ELSA VILLANUEVA URRUTIA (CENTRO DE CIENCIAS DE LA
ATMÓSFERA)
DRA. ELVA ESCOBAR BRIONES (INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y
LIMNOLOGÍA)
DR. JAVIER ALDECO RAMÍREZ (POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y
LIMNOLOGÍA)
DR. RAÚL AGUIRRE GÓMEZ (INSTITUTO DE GEOGRAFÍA)

MÉXICO, D. F. JUNIO 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos

Agradezco sinceramente al Dr. David Alberto Salas de León todo el apoyo que me brindó durante mis estudios de maestría.

Agradezco a la Dra. Elba Elsa Villanueva Urrutia, a la Dra. Elva Escobar Briones, a la Dra. Martha Signoret Poillon†, al Dr. Javier Aldeco Ramírez y al Dr. Raúl Aguirre Gómez por el tiempo que me dedicaron y por todos los comentarios y sugerencias que me hicieron durante la realización de este trabajo.

Agradezco al CONACYT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología) por otorgarme una beca durante la realización de mis estudios.

Índice

Resumen

Abstract

| | |
|--|----|
| 1. Introducción | 1 |
| 1.1 Motivación, justificación y objetivos..... | 1 |
| 1.2 La Bahía de La Paz: aspectos físicos y biológicos..... | 3 |
| 1.3 Modelos NPZ | 10 |
| 2. Metodología | 21 |
| 2.1 Consideraciones para construir el modelo..... | 21 |
| 2.2 Construcción del modelo propuesto..... | 22 |
| 2.3 Aplicación del modelo propuesto..... | 25 |
| 2.4 Análisis de sensibilidad..... | 30 |
| 3. Resultados y discusión..... | 33 |
| 3.1 Evolución temporal de las variables de estado..... | 33 |
| 3.2 Resultados del análisis de sensibilidad..... | 56 |
| Conclusiones | 59 |
| Referencias..... | 61 |

Resumen

En este trabajo, se propone un modelo matemático para representar cualitativamente el comportamiento anual del plancton en la Bahía de La Paz. Para hacer esto, se construye y aplica un modelo NPZ. Con base en trabajos previos, se asume que las diatomeas y los copépodos son, respectivamente, los grupos dominantes de fitoplancton y zooplancton. Al experimentar con el modelo y, en concordancia con observaciones anteriores, se encuentra que la mayor producción de plancton ocurre en el periodo invierno-primavera, mientras que la producción más baja ocurre en el periodo verano-otoño. Un análisis de la sensibilidad del modelo ante los parámetros que utiliza, revela que para describir adecuadamente la evolución del plancton es necesario un buen conocimiento de los valores de los parámetros utilizados.

Abstract

In this work, a mathematical model is proposed to reproduce the annual qualitative behavior of plankton in Bahía de La Paz. In order to do this, an NPZ model is constructed and applied. Based on previous works, it is assumed that diatoms and copepods are the dominant phytoplankton and zooplankton groups respectively. In experimenting with the model, and in agreement with prior observations, it is found that most of plankton production occurs during the winter-spring period while the lowest plankton production occurs during the summer-autumn period. A sensitivity analysis of the model reveals that, in order to properly describe the plankton evolution, a good knowledge of the parameter values involved is needed.

1. Introducción

1.1 Motivación, justificación y objetivos

La modelación de ecosistemas marinos es una actividad que nos permite poner a prueba nuestro entendimiento de los diferentes procesos que ocurren en el océano. A través de su construcción e implementación, analizamos y sintetizamos lo que conocemos sobre el funcionamiento dinámico de los sistemas de estudio; en algunas ocasiones mediante cálculos retrospectivos y, en otras, con cálculos predictivos. Desde que se dieron a conocer los primeros modelos cuya finalidad era describir la dinámica del plancton (*e.g.* Fleming, 1939; Riley, 1946; Riley y Bumpus, 1946) se han desarrollado una gran variedad de modelos que poseen diferentes grados de complejidad y que persiguen diferentes propósitos. Algunos de ellos han sido utilizados para estudiar la dinámica y la productividad de los ecosistemas marinos (*e.g.* Steele, 1974; Wroblewski y O'Brien, 1976; Evans y Parslow, 1985; Franks *et al.*, 1986). Desde el punto de vista económico, la comprensión del acoplamiento de los diferentes procesos físicos y biológicos en los ecosistemas marinos es de gran importancia. Esto se debe a que los recursos pesqueros del océano dependen del comportamiento dinámico del plancton. Por esta razón, el objetivo de algunos modelos ha sido el estudiar la dinámica del plancton con la finalidad de vincularla con la producción pesquera (*e.g.* Aydin *et al.*, 2005; Hinckley *et al.*, 2009; Kearney *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2013). Otro aspecto que ha impulsado el desarrollo de modelos de ecosistemas marinos es el cambio global. El entendimiento de los factores que controlan la productividad primaria de la biósfera es uno de los objetivos fundamentales de la investigación sobre el cambio global (Geider *et al.*, 2001). Puesto que los procesos que ocurren en los ecosistemas marinos son factores determinantes de la biogeoquímica del océano y que tales procesos pueden ser profundamente afectados por cambios en el clima, algunos modelos (*e.g.* Le Quéré *et al.*, 2005; Kishi *et al.*, 2007) se han desarrollado con la finalidad de entender mejor los procesos biogeoquímicos de los

ecosistemas marinos y así poder predecir sus posibles alteraciones debidas a los cambios climáticos.

En México, la modelación de ecosistemas marinos es una actividad que no se ha desarrollado. Es de suponer que esto se debe, en gran medida, a la escasa información que se tiene sobre los detalles de muchos de los procesos biológicos presentes en los mares mexicanos. Sin embargo, sería una pena que nuestro país se mantuviera marginado de esta línea de investigación. La implementación de modelos para estudiar de forma integral a los ecosistemas marinos es una herramienta que puede ser utilizada no sólo para comprender mejor la funcionalidad de los grupos de organismos que los constituyen y su relación con los procesos físicos que los afectan, sino también para ejercer una más eficiente y sustentable explotación de los recursos pesqueros del país; e inclusive para investigar el posible impacto sobre nuestros ecosistemas debido a cambios climáticos.

El **objetivo general** de esta tesis es construir y aplicar un modelo para representar cualitativamente el comportamiento anual del plancton en la Bahía de La Paz. Con la finalidad de hacer esto, se consideran los siguientes **objetivos específicos**: identificar las características físicas de la zona de estudio que tienen mayor impacto en la producción biológica; identificar que organismos del fitoplancton y zooplancton son predominantes en la región; establecer relaciones funcionales que representen a los procesos biológicos más relevantes que ocurren entre los nutrientes, el fitoplancton y el zooplancton; construir y aplicar un modelo NPZ-hidrodinámico unidimensional para modelar el comportamiento anual de los nutrientes, el fitoplancton y el zooplancton. La **pregunta de investigación** que pretende responderse con el presente trabajo es si un modelo NPZ-hidrodinámico unidimensional puede ser utilizado para representar cualitativamente el comportamiento anual del plancton en la Bahía de La Paz. La **hipótesis** que impulsa la investigación de esta tesis es que sí puede construirse un modelo NPZ-hidrodinámico unidimensional que reproduzca el comportamiento anual de los nutrientes, el fitoplancton y el zooplancton en la Bahía de La Paz.

1.2 La Bahía de La Paz: aspectos físicos y biológicos

La Bahía de La Paz (Figura 1.1) es el cuerpo de agua costero más grande del lado peninsular del Golfo de California (Sánchez Velasco *et al.*, 2004). Se ubica en la porción sureste de la península de Baja California, entre las latitudes 24.15° N y 24.97° N y las longitudes 110.30° W y 110.75° W (Monreal Gómez *et al.*, 2001). Tiene una longitud de 90 km y un ancho de 35 km (Obeso Nieblas *et al.*, 2002). La Bahía de La Paz se comunica con el Golfo de California a través de la Boca Grande, localizada al noreste, entre Los Islotes y Punta Mechudo y la Boca Chica o Canal de San Lorenzo, localizada al sureste, entre la parte sur de la Isla Espíritu Santo y El Pulguero. La comunicación con el Golfo de California ocurre principalmente a través de la Boca Grande (Salinas González *et al.*, 2003), ya que la Boca Chica es de menor tamaño y más somera, con profundidades menores a los 20 m (Monreal Gómez *et al.*, 2001). La bahía tiene las profundidades más bajas en la parte sur y las máximas en la parte norte. La mitad noroeste de la bahía presenta una profundidad de 400 m. La profundidad disminuye gradualmente hacia el sur hasta llegar a una parte somera con pendiente suave y playas extensas (Obeso Nieblas *et al.*, 2002). Es en la porción más profunda de la bahía, en el norte, donde se encuentra la depresión anóxica denominada Cuenca Alfonso, en esta región las profundidades llegan a superar los 400 m (Cruz Orozco *et al.*, 1996).

La Bahía de La Paz presenta un clima seco y árido (BWh). La evaporación anual promedio de aproximadamente 215 mm año⁻¹ excede a la precipitación anual promedio de 180 mm año⁻¹ (Obeso Nieblas *et al.*, 2008). El viento medio en la Bahía de La Paz es proveniente del noroeste con magnitudes de alrededor de 5 m s⁻¹, mientras que los vientos extremos, provenientes del norte, llegan a los 10 m s⁻¹ (Jiménez Illescas *et al.*, 1997). Durante el invierno, la temperatura del agua presenta valores de 19 a 21 °C, en la primavera se incrementa a valores situados entre 21 y 24 °C. Durante el verano, alcanza un máximo, con valores que oscilan entre 24 y 28 °C. Durante el otoño se presenta un descenso constante de la temperatura hasta llegar a los valores que se presentan en invierno (González Navarro y Saldierna Martínez, 1997).

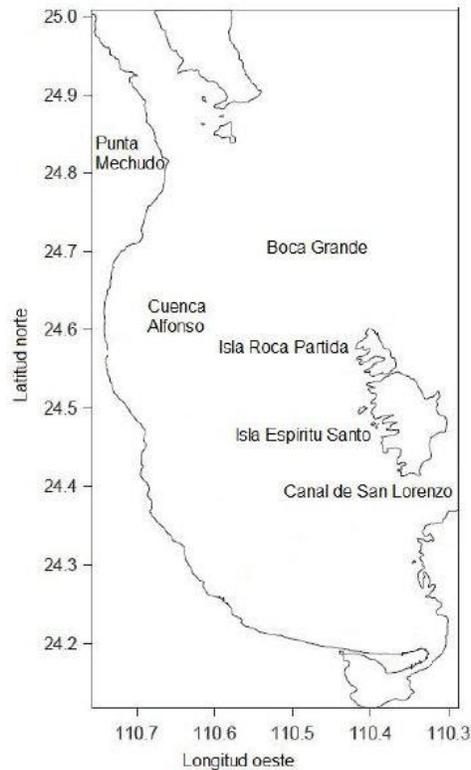


Figura 1.1 Bahía de La Paz.

Es usual encontrar en la bahía, en períodos no afectados por El Niño, Agua del Golfo de California (AGC) y Agua Subsuperficial Subtropical (ASS). También se ha encontrado Agua Superficial Ecuatorial (ASE) (Obeso Nieblas *et al.*, 2004).

La circulación en la Bahía de La Paz es esencialmente generada por dos mecanismos de forzamiento: el viento y la marea. Las mareas en la Bahía de La Paz dependen de la co-oscilación con la marea del Golfo de California y ésta a su vez, con la del Océano Pacífico. El régimen de mareas en la Bahía de La Paz es semidiurno. En ocasiones, en las partes poco profundas y en los canales, el viento produce corrientes más intensas que las de marea y éstas llegan a dominar el patrón de circulación (Jiménez Illescas *et al.*, 1997). Obeso Nieblas *et al.* (2002) utilizaron un modelo hidrodinámico barotrópico para simular numéricamente la circulación inducida por la marea y el viento en la bahía. Como resultado de este estudio, encontraron que las magnitudes de las velocidades son mayores en el Canal de San Lorenzo, en la vecindad de la isla La Partida y

en los márgenes de la bahía. En la parte central de la bahía, las magnitudes de las velocidades son las más pequeñas. Aunque las velocidades de las corrientes son mayores en los canales que en el resto de la bahía, el transporte es mayor en la Boca Grande, por lo que la influencia del Mar de Cortés en la bahía, a través de esta boca, es mayor que la del Canal de San Lorenzo. En la parte más profunda de la bahía; donde se presentan las corrientes menores y debido a la alta biomasa, se favorece la formación de sedimentos laminados (Jiménez Illescas *et al.*, 1997). Se ha reportado la presencia de giros ciclónicos en la parte central de la bahía durante el invierno y principios de primavera, en los cuales pudieran concentrarse algunas comunidades planctónicas (Jiménez Illescas, 1996; de Silva Dávila y Palomares García, 1998; Coria Monter *et al.*, 2014).

En la Bahía de La Paz la estratificación tiene un papel importante en el control de la productividad primaria (Reyes Salinas *et al.*, 2003). De acuerdo con Martínez López *et al.* (2001) la clorofila *a* presenta un comportamiento estacional inverso a la temperatura y a la transparencia del agua. Las menores concentraciones de clorofila *a* integrada, aproximadamente 10 mg m^{-2} , ocurren en los meses más cálidos probablemente como resultado de la fuerte estratificación de la columna de agua que no permite el transporte de nutrientes desde la capa profunda hasta la capa superficial. Las mayores concentraciones de clorofila *a* integrada, 142.8 mg m^{-2} , se presentan en la época fría y asociada con los procesos de mezcla de la columna de agua y con la disponibilidad de nutrientes en la zona eufótica. Villegas Aguilera (2009) reportó que entre diciembre de 2005 y marzo de 2006 la profundidad de la zona eufótica varió entre 41 y 65 m, mientras que la de la capa de mezcla disminuyó desde aproximadamente los 85 m hasta poco más de los 40 m; en el verano la capa de mezcla puede tener una profundidad menor de 20 m; en octubre de 2006 la profundidad de la zona eufótica llegó a los 108 m. La productividad primaria es relativamente baja en el otoño (Avilés Agúndez, 2004). Cervantes Duarte *et al.* (2005) identificaron dos épocas en el ciclo estacional de la productividad primaria: una de alta productividad, entre los meses de marzo y agosto y otra de baja productividad entre los meses de septiembre y febrero.

Aunque el conocimiento que se tiene sobre las comunidades de fitoplancton y zooplancton en la Bahía de La Paz es muy limitado, existen trabajos que revelan su composición y comportamiento estacional. González Navarro y Saldierna Martínez (1997) estudiaron el patrón estacional de la biomasa del zooplancton entre 1990 y 1991. Según su trabajo, la biomasa zooplanctónica durante el invierno, cuando la temperatura del agua está entre 19 y 20 °C, presenta concentraciones de entre 221.47 y 1136.22 mL/1000 m³. En febrero, el promedio es de 469.97 mL/1000 m³; en primavera, cuando la temperatura del agua está entre 21 y 24 °C, las concentraciones de biomasa zooplanctónica son las más elevadas, con valores que están entre 69.85 y 16384.0 mL/1000 m³. En mayo, el promedio es de 626.13 mL/1000 m³. En verano, cuando la temperatura del agua está entre 24 y 28 °C, las concentraciones de biomasa son bajas, con valores de entre 17 y 4096 mL/1000 m³. En agosto, el promedio de biomasa de zooplancton es de 4096 mL/1000 m³. Según los autores, se espera que los valores de biomasa zooplanctónica en otoño, cuando la temperatura del agua está entre 28 y 18 °C, sean mínimos y por lo tanto, menores que los encontrados en el verano. Los autores señalan que los principales constituyentes del zooplancton durante un ciclo anual son los copépodos, quetognatos y eufáusidos. En algunos meses y en algunas áreas específicas del interior de la bahía, también se destacan por su abundancia los decápodos, anfípodos, cladóceros, sifonóforos, medusas, ctenóforos y larvas de peces. Camarillo Coop (2003) estudió la variación espacio-temporal de la biomasa zooplanctónica en la Bahía de La Paz entre 1992 y 1993. Sus resultados son cualitativamente similares a los obtenidos por González Navarro y Saldierna Martínez (1997). En la primavera de 1992, el valor promedio de la biomasa del zooplancton fue de 216.5 mL/1000 m³; en el verano el promedio fue de 124.8 mL/1000 m³; en el otoño el promedio se redujo a 106.8 mL/1000 m³. En el invierno de 1993, el valor promedio de biomasa zooplanctónica fue de 304 mL/1000 m³; en la primavera de ese mismo año el valor promedio fue de 404.7 mL/1000 m³; finalmente, en el verano de 1993, el valor promedio del zooplancton disminuyó a 283.7 mL/1000 m³. La autora señala que no hay diferencias significativas entre los volúmenes obtenidos a diferentes latitudes y longitudes; que las diferencias significativas surgen al considerar las diferentes épocas del

año. Además, la autora afirma que aunque los volúmenes de zooplancton son menores en los años afectados por El Niño, el patrón estacional se mantiene. En el verano de 2004, los constituyentes principales del zooplancton fueron los cladóceros, copépodos, sifonóforos y quetognatos (Mojica Ramírez, 2006).

Signoret y Santoyo (1980), quienes consideran que la Bahía de La Paz es una zona de alta productividad, realizaron un estudio sobre la composición y el comportamiento anual del fitoplancton y del zooplancton en la bahía. Según sus resultados, durante la primavera se registraron 72 especies de fitoplancton, de las cuales el 71.2% pertenecían al grupo de las diatomeas; el porcentaje restante estuvo representado por dinoflagelados y fitoflagelados. A principios del verano el número de especies se incrementó a 189, de las cuales las diatomeas constituyeron el 58%, los dinoflagelados el 38% y los fitoflagelados el 4%. En el otoño el número de especies registradas se redujo a 90, de las cuales el 43.3% correspondió al grupo de las diatomeas; el porcentaje restante fue representado por dinoflagelados, fitoflagelados, cocolitofóridos y silicoflagelados. En el invierno, el número de especies se elevó a 109, de donde las diatomeas constituyeron el 48.5%, los dinoflagelados el 36.6% y los fitoflagelados el 14%. A lo largo de todo el año se presentó un patrón general de sucesión con modificaciones en la estructura de la comunidad y sustitución de especies y grupos; sin embargo, las diatomeas fueron el grupo dominante. Dentro de todas las especies de fitoplancton encontradas, se destacan por su presencia las siguientes: *Chaetoceros brevis*, *Chaetoceros socialis*, *Rhizosolenia fragilissima*, *Cerataulina bergonii*, *Nitzschia pungens*, *Nitzschia sp.*, *Chaetoceros lacinosus*, *Nitzschia delicatissima*, *Eucampia cornuta*, *Chaetoceros sp.*, *Chaetoceros spp.*, *Ch. curvisetus*, *Ch. Pelagicus*, *Ch. perpusillus*, *Ch. costatus*, *Ch. debilis*, *Ch. brevis* y *Ch. affinis*. En la primavera se registraron las mayores concentraciones de zooplancton, en particular herbívoro, destacándose los copépodos *Calanus spp.* y *Paracalanus spp.* El valor promedio de zooplancton en este período fue de 18,700 individuos m⁻³. En el verano, disminuyó la densidad de zooplancton pero se incrementó la variedad de formas con un aumento de zooplancton carnívoro. En esta época el valor promedio de zooplancton fue de 2,400 individuos m⁻³. En el otoño, se mantuvo una composición semejante aunque ligeramente menor. En el invierno, se

registró un incremento numérico en la comunidad y un decremento en la variedad de formas, desencadenándose nuevamente el desarrollo del zooplancton herbívoro. Los fenómenos de sucesión en las comunidades del zooplancton son más difíciles de definir, debido a que la variedad de grupos que las integran implica ciclos de vida propios a cada uno y por ende un comportamiento diferente a través del tiempo. No obstante, se observa que durante todo el año los copépodos son el grupo dominante. Algunas de las especies de zooplancton que se destacaron fueron: *Calanus* spp., *Paracalanus* spp., *Penilia avirostris*, *Evadne* sp. Dentro de las familias de copépodos que pueden encontrarse en la Bahía de La Paz están las siguientes: Arcatiidae, Calanidae, Centropagidae, Metridiidae, Paracalanidae, Pontellidae, Temoridae, Clausocalanidae, Oithonidae, Sapphirinidae, Ectinosomatidae, Tachidiidae, Corycaeidae y Oncaeidae (González Navarro y Saldierna Martínez, 1997).

Según de Silva Davila (1997), durante 1990 la comunidad de eufáusidos en la Bahía de La Paz estuvo formada por 7 especies: *Nyctiphanes simplex*, *Euphausia eximia*, *Euphausia tenera*, *Euphausia distinguenda*, *Nematoscelis difficilis*, *Nematoscelis gracilis* y *Stylocheiron affine*. El eufáusido *Nyctiphanes simplex* fue dominante. Del análisis de su biomasa zooplanctónica, concluyen que los valores más elevados pertenecen al período comprendido entre el invierno y la primavera. Lavaniegos y López Cortés (1997) estudiaron la estructura del plancton en el Canal de San Lorenzo durante 1994. El resultado de su estudio indica que las diatomeas son el grupo de fitoplancton dominante durante todo el año, destacándose los géneros *Nitzschia* y *Chaetoceros*. La presencia de dinoflagelados fue significativamente menor. Los copépodos, principalmente *Eucalanis*, dominaron en otoño e invierno, mientras que en primavera y verano la cantidad de copépodos, en particular *Nannocalanus minor*, fueron tan abundantes como los doliolidos. Esqueda Escárcega *et al.* (2013), de octubre de 2007 a agosto de 2008, analizaron el crecimiento de fitoplancton y la tasa de pastoreo del microzooplancton en una estación fija en la Ensenada de La Paz. Estos autores encontraron que la tasa de crecimiento de fitoplancton fue mayor en diciembre y menor en octubre. La tasa de pastoreo fue máxima en abril y mínima en febrero y agosto. La relación entre crecimiento

de fitoplancton y la tasa de pastoreo del microzooplancton indicó que un 50% de la clorofila *a* producida fue consumida. Hernández Trujillo *et al.* (2007) estudiaron del 16 al 24 de octubre de 2002 el pastoreo del mesozooplancton en una estación situada en la parte sur de la Bahía de La Paz, concluyeron que en la zona estudiada el mesozooplancton puede consumir alrededor del 17% de la producción diaria de fitoplancton.

La Bahía de La Paz se caracteriza por una alta diversidad de especies de peces (Sánchez Velasco *et al.*, 2004). González Navarro y Saldierna Martínez (1997) señalan que la abundancia de larvas de peces en la Bahía de La Paz es importante durante el invierno, con un valor promedio en febrero de 9,343.20 por cada 10 m² de superficie marina; durante la primavera, el valor promedio aumenta de modo que para mayo se tiene un valor de 11,776.84 por cada 10 m² de superficie marina; en verano, se presenta una disminución paulatina hasta llegar al valor mínimo en agosto, de 7,000 por cada 10 m² de superficie marina. Concluyen que la abundancia larval de peces presenta una relación directa con la variación estacional de la biomasa zooplanctónica y con la variación estacional de la temperatura superficial. En primavera, cuando hay mayor cantidad de alimento disponible, las larvas de peces presentan su mayor abundancia. Los autores consideran que la Bahía de La Paz es una zona muy productiva; mencionan que el intercambio de agua entre la bahía y el Golfo de California favorece que especies pelágicas (sardinas y atunes) y mesopelágicas (peces linterna), ocupen la bahía con fines reproductivos. Durante los veranos de 1997 y 1998, Sánchez Velasco *et al.* (2004) estudiaron la distribución y la abundancia de larvas de peces en la bahía. En las partes más someras se registró el mayor número de especies y la mayor abundancia; sobresalieron especies pertenecientes a las familias Gerreidae, Pomacentridae y Mullidae. En el resto de la bahía tanto el número de especies como la abundancia fueron menores.

1.3 Modelos NPZ

Un modelo NPZ (Nutrient–Phytoplankton–Zooplankton) intenta describir la evolución temporal de los nutrientes, el fitoplancton y el zooplancton en una región determinada. De acuerdo con este tipo de modelos, las variables necesarias para describir al sistema de estudio, conocidas como variables de estado, son tres: nutrientes (N), fitoplancton (P) y zooplancton (Z). Cada una de estas variables se expresa en términos del contenido de un nutriente limitante, generalmente el nitrógeno. Así, por ejemplo, la variable P representa el contenido de nitrógeno presente en el fitoplancton, mientras que la variable Z representa el contenido de nitrógeno en el zooplancton. Se considera que la producción de fitoplancton requiere de la absorción de parte de los nutrientes disponibles en el medio y que, a su vez, la producción de zooplancton depende del consumo de una porción del fitoplancton presente en el medio. En un sistema cerrado se asume que las cantidades perdidas de fitoplancton y zooplancton debido a diversos factores, tales como la muerte, la depredación o la excreción, llegan nuevamente a formar parte de la cantidad de nutrientes disponible en el medio. Así pues, si se considera un sistema cerrado, la cantidad total de nitrógeno en el sistema se conserva en el tiempo y sólo ocurren flujos de nitrógeno entre las variables de estado (Figura 1.2).

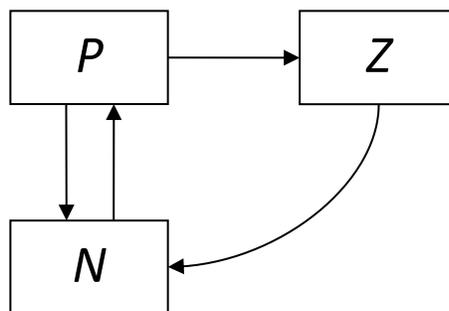


Figura 1.2 Esquema conceptual del flujo de nitrógeno dentro del sistema.

Si todas las especies que forman parte de la comunidad planctónica y todos los nutrientes que son importantes en el sistema fueran considerados explícitamente en el modelo, este sería demasiado complejo y requeriría de mucha más información de la que generalmente se tiene. Es por esta razón que, por lo general, un modelo NPZ considera como un solo grupo y por tanto, como una sola variable P, a todas las especies del fitoplancton y como otro grupo, o variable Z, a todas las especies del zooplancton. Sucede algo similar con la variable N. El nitrógeno es absorbido principalmente cuando se encuentra en forma de amonio, nitritos o nitratos (Levinton, 2014). En aguas superficiales hay nitrógeno regenerado, principalmente en forma de amonio, resultado de la mineralización de la materia orgánica dentro de la zona eufótica. En el océano, las bacterias nitrificadoras pueden oxidar el amonio en nitritos y estos en nitratos. El nitrógeno contenido en estos dos compuestos puede ser absorbido por el fitoplancton (Miller, 2004). El nitrógeno utilizado en la producción nueva, generalmente en forma de nitratos, ingresa a la capa eufótica por surgencias o mezcla debida a la acción de los vientos. Parte de la producción nueva se debe a las bacterias fijadoras de nitrógeno que convierten el nitrógeno molecular en amonio que puede ser utilizado por el fitoplancton. En el modelo NPZ la variable N representa la suma de todo el nitrógeno que puede ser utilizado para impulsar la producción de fitoplancton, sin importar que se encuentre, por ejemplo, en forma de amonio, nitritos o nitratos. El modelo tampoco considera explícitamente la participación de los microorganismos, principalmente bacterias, que hacen posible a todos estos procesos químicos.

Los modelos que consideran flujos de algún nutriente limitante entre compartimentos no tienen por qué restringirse a utilizar tres variables de estado. El modelo de Fasham *et al.* (1990) es un ejemplo de un modelo que utiliza al nitrógeno como nutriente limitante, pero que emplea siete variables de estado. La forma específica en que ocurre el flujo de nitrógeno entre una variable de estado y otra depende de factores físicos, biológicos y químicos. Por ejemplo, la producción de fitoplancton, que puede verse como resultado del flujo de nitrógeno de los nutrientes hacia el fitoplancton, depende de la cantidad de luz disponible, de la cantidad de nutrientes presentes en el medio y de las

características metabólicas particulares que posean las diferentes especies que componen a la comunidad fitoplanctónica. Franks (2002) se refiere a las formas funcionales que vinculan a las variables de estado como funciones de transferencia y propone que en un modelo NPZ hay cinco funciones de transferencia que considerar: la respuesta del fitoplancton a la luz $f(I)$, la absorción de nutrientes por el fitoplancton $g(N)$, el pastoreo por el zooplancton $h(P)$, las pérdidas de fitoplancton $i(P)$ y las pérdidas de zooplancton $j(Z)$. También plantea, considerando las funciones de transferencia anteriores y la eficiencia de asimilación por el zooplancton $(1 - \gamma)$, el sistema de ecuaciones diferenciales que representa la forma en que evoluciona el sistema:

$$\frac{dN}{dt} = -f(I)g(N)P + \gamma h(P)Z + i(P)P + j(Z)Z \quad (1.1)$$

$$\frac{dP}{dt} = f(I)g(N)P - h(P)Z - i(P)P \quad (1.2)$$

$$\frac{dZ}{dt} = (1 - \gamma)h(P)Z - j(Z)Z \quad (1.3)$$

Si el sistema es cerrado, es decir, si la cantidad total de nitrógeno N_T en el sistema se conserva, entonces siempre se cumple la siguiente condición:

$$N + P + Z = N_T \quad (1.4)$$

En la ecuación (1.1), el término $-f(I)g(N)P$ representa la forma en que se pierden nutrientes debido a su absorción por el fitoplancton; el término $\gamma h(P)Z$ es la porción de fitoplancton consumido pero no asimilado por el zooplancton y que llega a reincorporarse como nutrientes; los términos $i(P)P$ y $j(Z)Z$ son las partes de fitoplancton y

zooplancton, respectivamente, que se incorporan como nutrientes debido a la muerte. En la ecuación (1.2), el término $f(I)g(N)P$ representa la forma en que se produce el fitoplancton; el término $-h(P)Z$ es la parte del fitoplancton que es consumida por el zooplancton; el término $-i(P)P$ es la porción de fitoplancton que se pierde debido a la muerte. En la ecuación (1.3), el término $(1 - \gamma)h(P)Z$ indica la forma en que se produce zooplancton por el consumo y asimilación de fitoplancton; el término $-j(Z)Z$ es la pérdida de zooplancton debido a la muerte. En las tablas 1-5, se muestran algunas de las formas funcionales que, según Franks (2002), han sido utilizadas para las funciones $f(I)$, $g(N)$, $h(P)$, $i(P)$ y $j(Z)Z$.

Tabla 1.1 Algunas formas funcionales utilizadas para la función $f(I)$ y la respuesta del fitoplancton a la irradiancia I .

| Forma funcional | Descripción |
|-------------------------------------|---|
| $\frac{I}{I_o}$ | Respuesta lineal |
| $\frac{I}{I_o + I}$ | Respuesta con saturación |
| $1 - e^{-\frac{I}{I_o}}$ | Respuesta con saturación |
| $\tanh\left(-\frac{I}{I_o}\right)$ | Respuesta con saturación |
| $\frac{I}{I_o} e^{1-\frac{I}{I_o}}$ | Respuesta con saturación y foto-inhibición. El parámetro I_o indica la irradiancia en el máximo de actividad fotosintética. |

Tabla 1.2 Algunas formas funcionales utilizadas para la función $g(N)$, la absorción de nutrientes por el fitoplancton.

| Forma funcional | Descripción |
|--------------------------------------|---|
| $\frac{V_m}{k_s + N}$ | Respuesta con saturación. Utiliza los parámetros V_m (máxima tasa de crecimiento) y k_s (constante de saturación media) |
| $V_m \min(\mu_l, \mu_N)$ | Tasa de absorción determinada por el proceso que más limita el crecimiento: luz μ_l o nutrientes μ_N |
| $V_m \left(1 - \frac{k_Q}{Q}\right)$ | Nutrientes son almacenados en un depósito interno Q y posteriormente son utilizados para el crecimiento. Se requiere una ecuación para la absorción desde Q . |

Tabla 1.3 Algunas formas funcionales utilizadas para la función $h(P)$, el pastoreo por el zooplancton.

| Forma funcional | Descripción |
|--|--|
| $R_m P$ | Respuesta lineal. El parámetro R_m es la máxima tasa de pastoreo. |
| $\frac{R_m(P - P_o)}{\lambda + P - P_o}$ | Respuesta con saturación. El parámetro P_o es el umbral menor de alimentación. |
| $R_m(1 - e^{-\lambda P})$ | Respuesta con saturación. |
| $R_m(1 - e^{-\lambda(P - P_o)})$ | Respuesta con saturación. |

Tabla 1.4 Algunas formas funcionales utilizadas para las pérdidas de fitoplancton $i(P)$.

| Forma funcional | Descripción |
|------------------------|---|
| ε | Respuesta lineal. El parámetro ε depende de la tasa de pérdida de fitoplancton. |
| εP | Respuesta cuadrática. |

Tabla 1.5 Algunas formas funcionales utilizadas para las pérdidas de zooplancton $j(Z)$.

| Forma Funcional | Descripción |
|------------------------|---|
| ω | Respuesta lineal. El parámetro ω depende de la tasa de pérdida de zooplancton. |
| ωZ | Respuesta cuadrática. |

Debido a que no existe un conjunto de principios fundamentales a partir de los cuales se pueda deducir la forma funcional que debe tener una función de transferencia para representar exactamente a un determinado proceso biológico, la elección de las funciones de transferencia debe ser tal que permita la construcción de un modelo capaz de representar cuantitativa o cualitativamente al sistema que es objeto estudio.

En el océano en general, los procesos advectivos y difusivos influyen en las distribuciones espaciales de los nutrientes, el fitoplancton y el zooplancton. Dependiendo de las escalas espacio-temporales y de las características hidrológicas de una región, estos procesos son más o menos significativos. La forma de relacionar matemáticamente los procesos advectivos y difusivos con los procesos biológicos es a través de la ecuación de advección y difusión (Fennel y Neumann, 2004). La ecuación de advección y difusión para

la cantidad C de una sustancia pasiva y no reactiva puede obtenerse al considerar lo siguiente:

Si consideramos que C no afecta la forma en que se mueven las corrientes marinas, la conservación de la masa requiere que el cambio total de la cantidad C respecto del tiempo, sea igual a la diferencia entre las fuentes y los sumideros en el sistema. Si no hay fuentes ni sumideros y desde un punto de vista Lagrangiano, en un cierto elemento material en movimiento se tiene que el cambio total de C respecto del tiempo es cero y es expresado como

$$\frac{dC}{dt} = 0 \quad (1.5)$$

Desde un punto de vista Euleriano, en un elemento de volumen fijo en el espacio, el cambio en el tiempo de C está dado por:

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \nabla \cdot \mathbf{v}C = 0 \quad (1.6)$$

Donde \mathbf{v} es la velocidad del fluido. Si consideramos que \mathbf{v} y C pueden escribirse como la suma de un valor promedio, $\bar{\mathbf{v}}$ y \bar{C} respectivamente, y una fluctuación, \mathbf{v}' y C' respectivamente, se obtiene:

$$\mathbf{v} = \bar{\mathbf{v}} + \mathbf{v}' \quad (1.7)$$

$$C = \bar{C} + C' \quad (1.8)$$

Por otro lado, el promedio de la ecuación (1.6) puede interpretarse como la ecuación para el cambio de la concentración promedio de C , esto es:

$$\frac{\partial \bar{C}}{\partial t} + \nabla \cdot \bar{\mathbf{v}C} = 0 \quad (1.9)$$

De donde claramente, utilizando (1.7) y (1.8), $\bar{\mathbf{v}C} = \overline{\bar{\mathbf{v}}C} + \overline{\bar{\mathbf{v}}C'} + \overline{\mathbf{v}'\bar{C}} + \overline{\mathbf{v}'C'}$. Siguiendo las reglas de Reynolds (Fennel y Neumann, 2004), tenemos que $\overline{\bar{\mathbf{v}}C} = \bar{\mathbf{v}}\bar{C}$, $\overline{\bar{\mathbf{v}}C'} = \overline{\mathbf{v}'\bar{C}} = 0$. Por lo tanto:

$$\bar{\mathbf{v}C} = \bar{\mathbf{v}}\bar{C} + \overline{\mathbf{v}'C'} \quad (1.10)$$

El segundo término del lado derecho de la ecuación (1.10), es asociado con el coeficiente de difusividad turbulenta A y puede escribirse como:

$$\overline{\mathbf{v}'C'} = -A \nabla \bar{C} \quad (1.11)$$

Cuando la difusividad turbulenta no es isotrópica, es decir, no es la misma a lo largo de las tres dimensiones espaciales, generalmente puede diferenciarse la difusividad turbulenta horizontal A_h de la vertical A_v . Considerando esto se tiene que:

$$\overline{\mathbf{v}'C'} = -A_h \nabla_h \bar{C} - A_v \nabla_v \bar{C} \quad (1.12)$$

Donde $\nabla_h = \left(\hat{\mathbf{i}} \frac{\partial}{\partial x} + \hat{\mathbf{j}} \frac{\partial}{\partial y} \right)$ y $\nabla_v = \left(\hat{\mathbf{k}} \frac{\partial}{\partial z} \right)$. Utilizando las expresiones (1.9), (1.10) y (1.12) obtenemos que:

$$\frac{\partial \bar{C}}{\partial t} + \nabla \cdot \bar{\mathbf{v}} \bar{C} - A_h \nabla_h^2 \bar{C} - A_v \nabla_v^2 \bar{C} = 0 \quad (1.13)$$

Para obtener la ecuación de advección y difusión de las variables de estado es necesario considerar las fuentes biológicas F_b y los sumideros biológicos S_b . Sea B la cantidad de nitrógeno en una de las variables de estado (N, P o Z), entonces la conservación de la masa requiere que el cambio total de la cantidad B respecto del tiempo, sea igual a la diferencia entre fuentes y sumideros biológicos en el sistema. Utilizando la ecuación (1.13) y omitiendo el uso de la barra que indica los valores promedios, el acoplamiento de las fuentes y sumideros biológicos con la ecuación de advección y difusión puede escribirse de la siguiente manera:

$$\frac{\partial B}{\partial t} + \nabla \cdot \mathbf{v} B - A_h \nabla_h^2 B - A_v \nabla_v^2 B = F_b - S_b \quad (1.14)$$

El vector \mathbf{v} puede incluir el movimiento activo de las variables de estado. Por ejemplo, el movimiento vertical del fitoplancton, o zooplancton, con rapidez w_s podría incluirse en la definición de la velocidad como $\mathbf{v} = (u, v, w + w_s)$ donde u, v y w son las componentes de la velocidad del fluido. Tales componentes se obtienen al resolver un modelo de circulación para la región de estudio. Puesto que el modelo NPZ utiliza tres variables de estado para describir al sistema de estudio, la ecuación (1.14) debe aplicarse a los nutrientes, al fitoplancton y al zooplancton. De este modo, si x, y, z son las

coordenadas espaciales, la dinámica del sistema queda capturada en el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial t} + u \frac{\partial N}{\partial x} + v \frac{\partial N}{\partial y} + w \frac{\partial N}{\partial z} - A_v \frac{\partial^2 N}{\partial z^2} - A_h \left(\frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2} \right) \\ = -f(I)g(N)P + \gamma h(P)Z + i(P)P + j(Z)Z \end{aligned} \quad (1.15)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial P}{\partial t} + u \frac{\partial P}{\partial x} + v \frac{\partial P}{\partial y} + w \frac{\partial P}{\partial z} - A_v \frac{\partial^2 P}{\partial z^2} - A_h \left(\frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 P}{\partial y^2} \right) \\ = f(I)g(N)P - h(P)Z - i(P)P \end{aligned} \quad (1.16)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial Z}{\partial t} + u \frac{\partial Z}{\partial x} + v \frac{\partial Z}{\partial y} + w \frac{\partial Z}{\partial z} - A_v \frac{\partial^2 Z}{\partial z^2} - A_h \left(\frac{\partial^2 Z}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 Z}{\partial y^2} \right) \\ = (1 - \gamma)h(P)Z - j(Z)Z \end{aligned} \quad (1.17)$$

El sistema de ecuaciones diferenciales de un modelo que considera únicamente el comportamiento de las variables de estado N , P y Z en la columna de agua, es decir, un modelo NPZ-hidrodinámico unidimensional, es el siguiente:

$$\frac{\partial N}{\partial t} + w \frac{\partial N}{\partial z} - A_v \frac{\partial^2 N}{\partial z^2} = -f(I)g(N)P + \gamma h(P)Z + i(P)P + j(Z)Z \quad (1.18)$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} + w \frac{\partial P}{\partial z} - A_v \frac{\partial^2 P}{\partial z^2} = f(I)g(N)P - h(P)Z - i(P)P \quad (1.19)$$

$$\frac{\partial Z}{\partial t} + w \frac{\partial Z}{\partial z} - A_v \frac{\partial^2 Z}{\partial z^2} = (1 - \gamma)h(P)Z - j(Z)Z \quad (1.20)$$

Los modelos unidimensionales que intentan describir la dinámica del fitoplancton o zooplancton en la columna de agua y que poseen diferentes grados de complejidad son comunes (*e.g.*, Henderson y Steele, 1996; Denman y Peña, 1999; Newberger *et al.*, 2003).

Para que un modelo sea bueno, sus matemáticas deben ser consistentes con la biología que intenta representar (Gentleman *et al.*, 2003). El grado de complejidad necesario para representar adecuadamente la dinámica de un ecosistema marino no ha sido bien definido y depende en gran medida de los objetivos del modelo. Si, por ejemplo, se busca reproducir la dinámica de un sistema en el que están explícitamente relacionadas muchas especies diferentes del fitoplancton y zooplancton, entonces probablemente, aunque no necesariamente, sería necesario un modelo complejo con un gran número de variables y parámetros. Por otro lado, si son de interés únicamente las propiedades generales del sistema, puede ser suficiente un modelo más simple con un menor número de compartimentos (Wainwright *et al.*, 2007). Cuando se construyen modelos cada vez más complejos el número de parámetros que debe ser especificado por observaciones también aumenta cada vez más. Debido a esto, en muchas ocasiones no se tiene la capacidad de obtener todos los parámetros propiamente a partir de observaciones (Denman, 2003). Sin embargo, no siempre se requieren modelos muy complejos o detallados, pues en ocasiones los modelos simples son adecuados para propósitos generales de predicción (Fulton *et al.*, 2004).

2. Metodología

2.1 Consideraciones para construir el modelo

El objetivo del presente trabajo es construir y aplicar un modelo para representar cualitativamente el comportamiento anual del fitoplancton y del zooplancton en la Bahía de La Paz. Para ello es necesario que, a partir de la información que ha sido publicada sobre la bahía, se identifiquen concreta y específicamente las características de la zona de estudio que serán objeto de modelación. Esto es indispensable, ya que no sólo será posible establecer claramente las condiciones que serán impuestas durante la construcción del modelo, sino que también se tendrá una idea clara de los resultados que debe producir el modelo.

A partir de la información más relevante, para los fines de este trabajo, que ha sido publicada sobre la Bahía de La Paz, se extraen las siguientes consideraciones que deberán constituir la base para la formulación del modelo que se pretende aplicar.

1. Sobre los grupos que componen al fitoplancton y al zooplancton:
 - En un ciclo anual, las diatomeas son el grupo dominante de entre los organismos que componen al fitoplancton; los copépodos son el grupo dominante de entre los organismos que componen al zooplancton (González Navarro y Saldierna Martínez, 1997; Lavaniegos y López Cortés, 1997; Signoret y Santoyo, 1980). Esto quiere decir que los valores de los parámetros utilizados en el modelo para representar al fitoplancton y al zooplancton deberán corresponder con valores característicos de las diatomeas y de los copépodos, respectivamente.
2. Sobre el comportamiento estacional del fitoplancton y del zooplancton:

- Las mayores concentraciones de fitoplancton y zooplancton se encuentran durante el período invierno-primavera, mientras que las menores concentraciones se encuentran en el periodo verano-otoño. Los valores máximos de fitoplancton y zooplancton se alcanzan en la primavera; posteriormente, las concentraciones son cada vez menores hasta llegar a los valores mínimos en el otoño (Cervantes Duarte *et al.*, 2005; Avilés Agúndez, 2004; Reyes Salinas *et al.*, 2003; Camarillo Coop, 2003; Martínez López *et al.*, 2001).

2.2 Construcción del modelo propuesto

Con el fin de aplicar un modelo *NPZ* -hidrodinámico unidimensional en la Bahía de La Paz, como aquel descrito por las ecuaciones (1.18), (1.19) y (1.20), primero deben definirse explícitamente las funciones que vincularán a las variables de estado: la respuesta del fitoplancton a la luz $f(I)$, la absorción de nutrientes por el fitoplancton $g(N)$, el pastoreo por el zooplancton $h(P)$, las pérdidas de fitoplancton $i(P)$ y las pérdidas de zooplancton $j(Z)$. Debido a que no existe algún conjunto de principios fundamentales a partir de los cuales se pueda deducir la forma funcional exacta que debe tener cada una de las funciones $f(I)$, $g(N)$, $h(P)$, $i(P)$ y $j(Z)$, la elección debe ser tal que permita la construcción de un modelo capaz de representar cualitativamente el comportamiento anual de las variables de estado en la Bahía de La Paz.

El modelo *NPZ* que se propone en este trabajo consiste en una modificación del modelo presentado por Franks *et al.* (1986), el cual ha sido utilizado para estudiar diferentes sistemas (*e.g.* Spitz *et al.*, 2003; Edwards *et al.*, 2000a; Franks y Walstad, 1997; Franks y Chen, 1996). La diferencia principal entre el modelo que aquí se propone y las versiones que se han utilizado en algunos otros trabajos (*e.g.* Edwards *et al.*, 2000a, 2000b; Franks y Walstad, 1997; Franks y Chen, 1996) es la elección de las funciones $f(I)$ y $h(P)$. El sistema de ecuaciones diferenciales que compone al modelo *NPZ* -hidrodinámico unidimensional propuesto para la Bahía de La Paz es el siguiente:

$$\frac{\partial N}{\partial t} + w \frac{\partial N}{\partial z} = A_v \frac{\partial^2 N}{\partial z^2} - \frac{N P}{k_s + N} V_m e^{-\phi} + \gamma R_m \Lambda P Z (1 - e^{-\Lambda P}) + mP + gZ \quad (2.1)$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} + w \frac{\partial P}{\partial z} = A_v \frac{\partial^2 P}{\partial z^2} + \frac{N P}{k_s + N} V_m e^{-\phi} - R_m \Lambda P Z (1 - e^{-\Lambda P}) - mP \quad (2.2)$$

$$\frac{\partial Z}{\partial t} + w \frac{\partial Z}{\partial z} = A_v \frac{\partial^2 Z}{\partial z^2} + (1 - \gamma) R_m \Lambda P Z (1 - e^{-\Lambda P}) - gZ \quad (2.3)$$

En la tabla 2.1, se muestran las funciones $f(I)$, $g(N)$, $h(P)$, $i(P)$ y $j(Z)$ utilizadas en el modelo NPZ propuesto para la Bahía de La Paz. Los parámetros biológicos involucrados se definen en la tabla 2.2. La forma funcional explícita elegida en este trabajo para la función $h(P)$, ya ha sido utilizada antes (e.g. Friedrichs y Hofmann, 2001; Franks *et al.*, 1986) y tiene la característica de reducir comportamientos oscilatorios en las soluciones.

Tabla 2.1 Funciones utilizadas en el modelo propuesto para la Bahía de La Paz.

| Función | Forma funcional explícita |
|---|---|
| Respuesta del fitoplancton a la luz $f(I)$ | $e^{-\phi}$ |
| Absorción de nutrientes por el fitoplancton $g(N)$ | $\frac{N}{k_s + N} V_m$ |
| Pastoreo por el zooplancton $h(P)$ | $(1 - \gamma) R_m \Lambda P (1 - e^{-\Lambda P})$ |
| Pérdidas de fitoplancton $i(P)$ | m |
| Pérdidas de zooplancton $j(Z)$ | g |

La forma funcional explícita que se propone en esta tesis para la función $f(I)$, puede verse como una modificación de la utilizada por Edwards *et al.* (2000a). La función que estos autores utilizan es $e^{-z k_{ext}}$, donde z es la profundidad medida en metros y k_{ext} es el coeficiente de atenuación de luz difusa, cuyas unidades son de m^{-1} . En este trabajo, la función utilizada es $e^{-\phi}$. Conceptualmente, se propone que ϕ es un parámetro que depende al menos de la profundidad z , de la irradiancia incidente I , del coeficiente de atenuación de luz difusa debido al agua k_{ext} y del coeficiente de atenuación de luz debido al fitoplancton k_f . Así pues, se tiene que $\phi = \phi(z, I, k_{ext}, k_f)$. Sin embargo, en el presente trabajo la función ϕ será considerada como un parámetro constante. Esta simplificación, además de reducir el número de variables, implica que no se están considerando variaciones, respecto de la profundidad, en la respuesta del fitoplancton ante la luz. Por lo que la interpretación que se le da a $f(I) = e^{-\phi}$ es la de ser la respuesta promedio del fitoplancton en toda la columna de agua ante la luz.

Tabla 2.2 Conjunto de parámetros utilizados en el modelo propuesto.

| Parámetro | Descripción | Unidades |
|-----------|---|---------------------------|
| V_m | Máxima tasa de absorción de nutrientes por el fitoplancton | d^{-1} |
| k_s | Constante de saturación media del nitrógeno | $\mu mol N L^{-1}$ |
| R_m | Máxima tasa de pastoreo del zooplancton | d^{-1} |
| Λ | Parámetro de pastoreo de Ivlev | $(\mu mol N L^{-1})^{-1}$ |
| γ | Ineficiencia en la asimilación del pastoreo por zooplancton | - |
| m | Tasa de mortalidad del fitoplancton | d^{-1} |
| g | Tasa de mortalidad del zooplancton | d^{-1} |
| ϕ | Parámetro propuesto que parametriza la respuesta del fitoplancton ante la atenuación de la luz con la profundidad | - |

2.3 Aplicación del modelo propuesto

Un análisis de escala de las ecuaciones (2.1), (2.2) y (2.3) revela que los términos de advección y difusión en cada una de ellas son dos y tres órdenes de magnitud más pequeños que el resto de los términos. Debido a esto y con el fin de explorar el comportamiento del modelo *NPZ* propuesto, dichos términos serán omitidos durante el presente estudio. Se tiene entonces el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = -\frac{N P}{k_s + N} V_m e^{-\phi} + \gamma R_m \Lambda P Z (1 - e^{-\Lambda P}) + mP + gZ \quad (2.4)$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \frac{N P}{k_s + N} V_m e^{-\phi} - R_m \Lambda P Z (1 - e^{-\Lambda P}) - mP \quad (2.5)$$

$$\frac{\partial Z}{\partial t} = (1 - \gamma) R_m \Lambda P Z (1 - e^{-\Lambda P}) - gZ \quad (2.6)$$

Las ecuaciones (2.4), (2.5) y (2.6) consideran la conservación de la masa total del sistema. Esto quiere decir que si N_T es la cantidad total de nitrógeno en el sistema, entonces se cumple la condición:

$$N + P + Z = N_T \quad (2.7)$$

Las ecuaciones (2.4), (2.5), (2.6) y (2.7) están escritas en términos de parámetros dimensionales: V_m , k_s , R_m , Λ , m , g y N_T . Con el uso de los parámetros V_m y N_T , podemos escribir la siguiente versión adimensional de dichas ecuaciones:

$$\frac{dN}{d\tau} = -\frac{N P}{\alpha + N} e^{-\phi} + \gamma \beta \lambda P Z (1 - e^{-\lambda P}) + \varepsilon P + \omega Z \quad (2.7)$$

$$\frac{dP}{d\tau} = \frac{N P}{\alpha + N} e^{-\phi} - \beta \lambda P Z (1 - e^{-\lambda P}) - \varepsilon P \quad (2.8)$$

$$\frac{dZ}{d\tau} = (1 - \gamma) \beta \lambda P Z (1 - e^{-\lambda P}) - \omega Z \quad (2.9)$$

$$N + P + Z = 1 \quad (2.10)$$

En la tabla 2.3 se muestran las cantidades adimensionales presentes en las ecuaciones (2.7), (2.8), (2.9) y (2.10).

Tabla 2.3 Definición de las variables y los parámetros adimensionales.

| Cantidad dimensional | Descripción | Cantidad adimensional |
|-----------------------------|---|-------------------------------|
| k_s | Constante de saturación media del nitrógeno | $\alpha = \frac{k_s}{N_T}$ |
| R_m | Máxima tasa de pastoreo | $\beta = \frac{R_m}{V_m}$ |
| Λ | Parámetro de pastoreo de Ivlev | $\lambda = \Lambda N_T$ |
| m | Tasa de mortalidad del fitoplancton | $\varepsilon = \frac{m}{V_m}$ |
| g | Tasa de mortalidad del zooplancton | $\omega = \frac{g}{V_m}$ |
| N | Contenido de nitrógeno en los nutrientes | $N = \frac{N}{N_T}$ |
| P | Contenido de nitrógeno en el fitoplancton | $P = \frac{P}{N_T}$ |
| Z | Contenido de nitrógeno en el zooplancton | $Z = \frac{Z}{N_T}$ |
| t | Tiempo | $\tau = V_m t$ |

Debido a la escasa información que se tiene sobre los detalles de muchos de los procesos biológicos presentes en los mares mexicanos y en particular en la Bahía de La Paz, el modelo desarrollado aquí se enfoca en reproducir cualitativamente el comportamiento anual de las variables de estado N , P y Z en la Bahía de La Paz. Además, la parte biológica del modelo NPZ que se propone en este trabajo utiliza valores de parámetros biológicos (ver tabla 2.4) que son característicos de un sistema donde predominan las diatomeas y los copépodos (Edwards *et al.*, 2000b), tal como sucede en la Bahía de La Paz. Esta suposición se apoya principalmente en el trabajo de Signoret y Santoyo (1980). En ese trabajo se realiza un estudio cualitativo y cuantitativo de las comunidades de fitoplancton y zooplancton en la Bahía de La Paz durante la primavera, el verano, el otoño y el invierno. Los autores reportan que a lo largo del año se presentan cambios en la densidad de cada uno de los grupos presentes de fitoplancton y zooplancton e incluso llega a haber sustitución de especies. Sin embargo, concluyen que las diatomeas son, cualitativamente, el grupo preponderante de fitoplancton y que los copépodos fueron el grupo más sobresaliente en la mayoría de las regiones muestreadas.

Tabla 2.4 Valores de los parámetros utilizados en el modelo.

| Parámetro | Valor | Unidades |
|-----------|-------|---------------------------|
| V_m | 2.0 | d^{-1} |
| k_s | 0.1 | $\mu mol N L^{-1}$ |
| R_m | 0.5 | d^{-1} |
| Λ | 0.2 | $(\mu mol N L^{-1})^{-1}$ |
| γ | 0.3 | - |
| m | 0.1 | d^{-1} |
| g | 0.2 | d^{-1} |

Puesto que no existen valores reportados del parámetro ϕ , este se considera un parámetro libre con el que puede experimentarse de modo que los resultados reproduzcan el comportamiento anual del plancton que ha sido observado en la Bahía de La Paz. Se experimenta con diferentes condiciones iniciales que, además de satisfacer la condición (2.10), cumplen que al principio del año la mayor parte del nitrógeno está contenida en N , y por lo tanto, se tienen bajas concentraciones de P y Z como ha sido reportado (Cervantes Duarte *et al.*, 2005; Avilés Agúndez, 2004; Reyes Salinas *et al.*, 2003; Camarillo Coop, 2003; Martínez López *et al.*, 2001).

El sistema de ecuaciones adimensional compuesto por las ecuaciones (2.7), (2.8), (2.9) y (2.10) es resuelto numéricamente utilizando la función ode45 de MATLAB R2011b para un intervalo de tiempo de 365 días.

2.4 Análisis de sensibilidad

Se realizó un estudio de la sensibilidad del estado estacionario del modelo ante sus parámetros con la finalidad de determinar cuáles de los parámetros utilizados son más influyentes en los resultados que el modelo produce. El método utilizado en este trabajo es similar al empleado por Wroblewski y O'Brien (1976), y se basa en el trabajo de Tomović (1963). Para esto se estudió el cambio en la respuesta del fitoplancton P y del zooplancton Z con respecto al cambio en cada uno de los parámetros $V_m, K_s, R_m, \Lambda, \gamma, m, g$ y ϕ . Para ello, se efectúa el cálculo de sensibilidades relativas. La sensibilidad relativa de C en el estado estacionario respecto a un cambio en el parámetro π se define como:

$$S(C, \pi) = \frac{\pi}{C} \frac{dC}{d\pi} \quad (2.11)$$

El valor absoluto de $S(C, \pi)$ es un indicador cuantitativo de cuánto influye en la variable C un cambio en el parámetro π . Entre más grande sea el valor absoluto de $S(C, \pi)$, mayor es la influencia del parámetro sobre la variable. Para conocer, por ejemplo, la sensibilidad relativa del fitoplancton en el estado estacionario respecto a un cambio en el parámetro Λ se debe calcular $S(P, \Lambda) = \frac{\Lambda}{P} \frac{dP}{d\Lambda}$, donde P es el valor del fitoplancton en el estado estacionario. Para hallar el factor $\frac{dP}{d\Lambda}$ consideramos que el sistema formado por las ecuaciones (2.4), (2.5) y (2.6) puede reducirse a dos ecuaciones utilizando (2.7). Esto quiere decir que las ecuaciones (2.5) y (2.6), junto con la condición (2.7), contienen toda la información del modelo. Considerando esto, podemos escribir el modelo en el estado estacionario y en forma vectorial como:

$$\mathbf{0} = \mathbf{F}(\mathbf{C}(\Lambda), \Lambda) \quad (2.12)$$

Donde

$$\mathbf{C}(\lambda) = \begin{pmatrix} P(\lambda) \\ Z(\lambda) \end{pmatrix}$$

Y

$$\mathbf{F}(\mathbf{C}(\lambda), \lambda) = \begin{pmatrix} \frac{NP}{k_s + N} V_m e^{-\phi} - R_m \lambda P Z (1 - e^{-\lambda P}) - mP \\ (1 - \gamma) R_m \lambda P Z (1 - e^{-\lambda P}) - gZ \end{pmatrix} \quad (2.13)$$

Los valores de N , P y Z que aparecen en (2.12) son aquellos que se tienen en el estado estacionario. La ecuación (2.12) asume que en el estado estacionario, las variables de estado son funciones únicamente del parámetro λ . Al diferenciar (2.12) respecto del parámetro λ se obtiene que:

$$\mathbf{0} = \frac{\partial \mathbf{F}}{\partial \mathbf{C}} \frac{d\mathbf{C}}{d\lambda} + \frac{\partial \mathbf{F}}{\partial \lambda} \quad (2.14)$$

Donde $\frac{\partial \mathbf{F}}{\partial \mathbf{C}}$ es el jacobiano del sistema formado por las ecuaciones (2.5) y (2.6) en el estado estacionario. A partir de (2.14) se tiene que:

$$\frac{d\mathbf{C}}{d\lambda} = - \left(\frac{\partial \mathbf{F}}{\partial \mathbf{C}} \right)^{-1} \frac{\partial \mathbf{F}}{\partial \lambda} \quad (2.15)$$

Se observa que:

$$\frac{\partial \mathbf{F}}{\partial \Lambda} = \frac{\partial}{\partial \Lambda} \begin{pmatrix} \frac{N P}{k_s + N} V_m e^{-\phi} - R_m \Lambda P Z (1 - e^{-\Lambda P}) - mP \\ (1 - \gamma) R_m \Lambda P Z (1 - e^{-\Lambda P}) - gZ \end{pmatrix}$$

La primera componente de $\frac{dC}{d\Lambda}$, es el factor $\frac{dP}{d\Lambda}$ que se necesita para calcular $S(P, \Lambda)$. La segunda componente de $\frac{dC}{d\Lambda}$, es $\frac{dZ}{d\Lambda}$. Este factor se necesita para calcular $S(Z, \Lambda)$.

Utilizando el procedimiento descrito anteriormente, se calcularon las sensibilidades relativas en el estado estacionario del fitoplancton y del zooplancton para los parámetros $V_m, K_s, R_m, \Lambda, \gamma, m, g$ y ϕ .

3. Resultados y Discusión

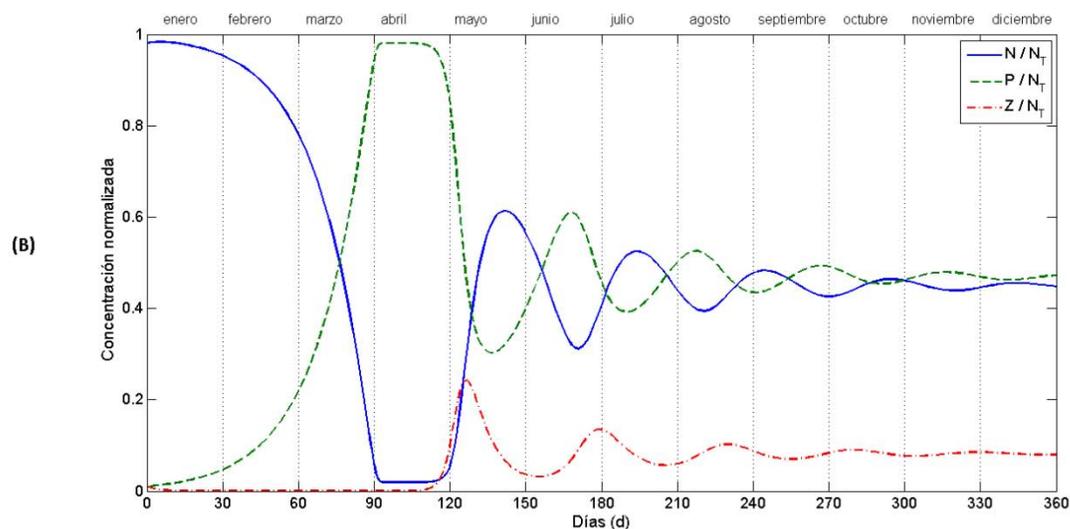
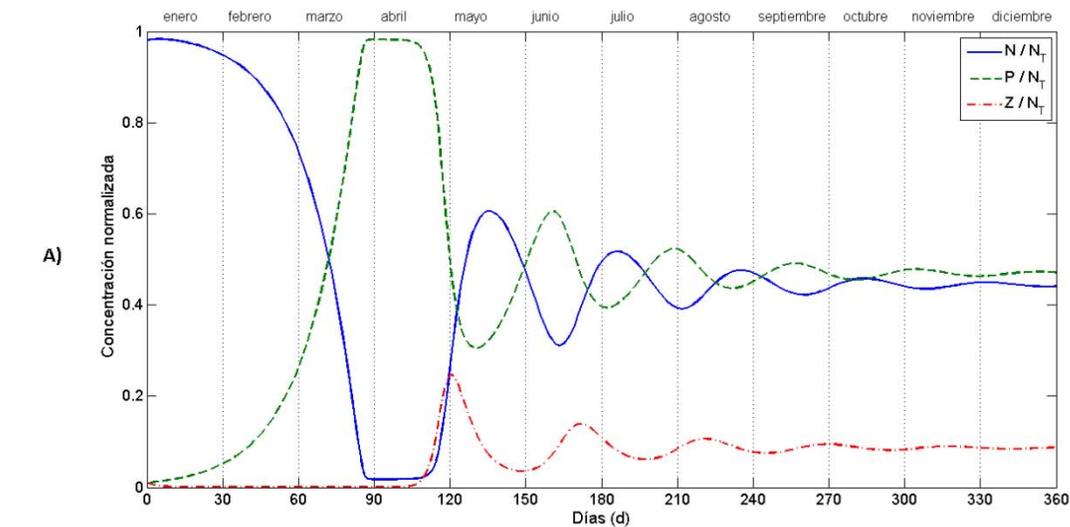
3.1 Evolución temporal de las variables de estado

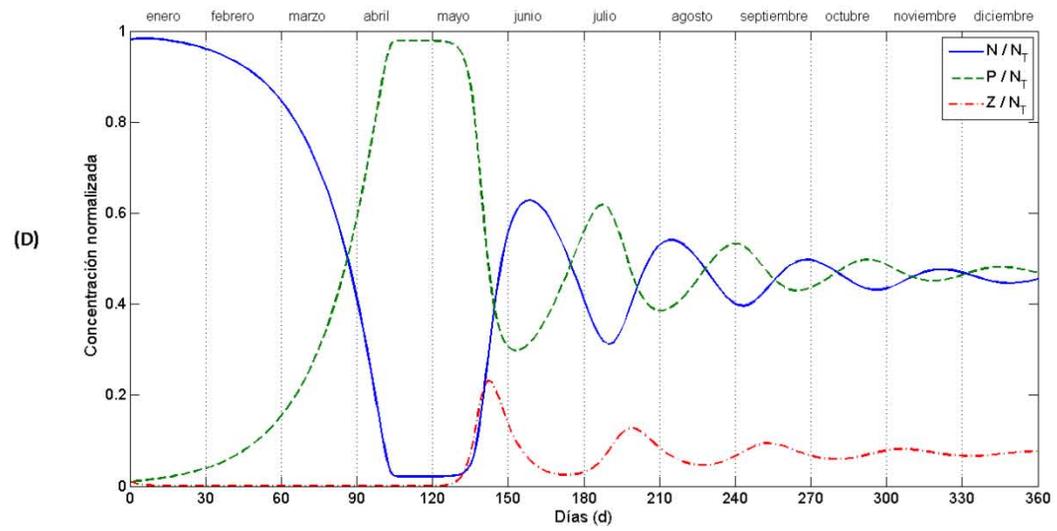
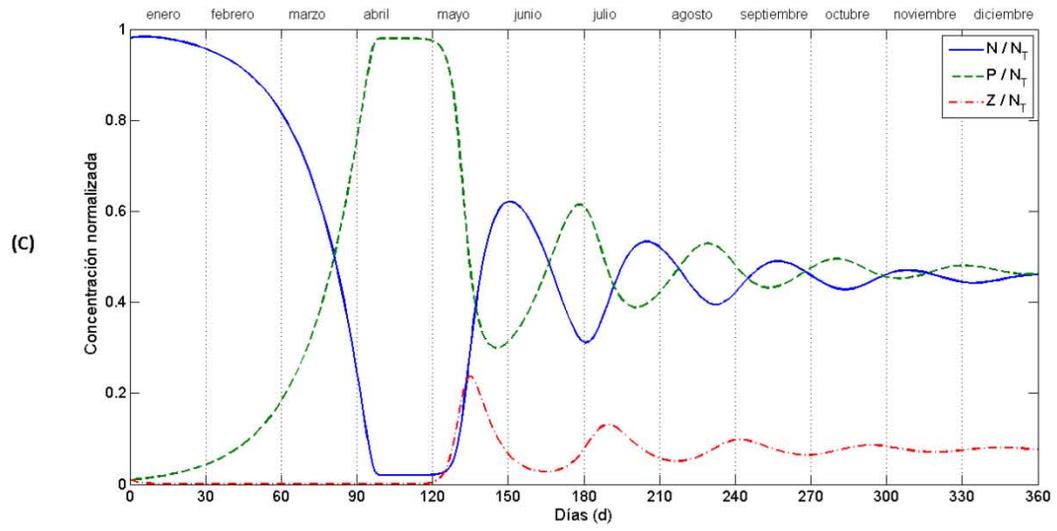
Las soluciones obtenidas al experimentar con el modelo propuesto para la Bahía de La Paz se muestran en las figuras 3.1 a 3.8. En cada una de las figuras se puede observar la evolución temporal de las variables de estado durante un año; para determinadas condiciones iniciales y con diferentes valores del parámetro ϕ .

En la figura 3.1, en (A), (B), (C), (D) y (E), se observa que durante los meses de enero y febrero la mayor parte del nitrógeno en el sistema está contenido en la variable N . En marzo, la cantidad de nitrógeno contenida en N disminuye de forma significativa. En (A), N alcanza sus valores más bajos unos días antes de que comience el mes de abril; en (B) y en (C), N llega a sus valores más bajos antes de mediados de abril; en (D) y en (E) los valores más bajos se presentan durante la segunda mitad de abril. Conforme disminuye la cantidad de nitrógeno en N , se observa un incremento en la cantidad de nitrógeno en P . En (A), P aumenta de forma significativa durante marzo; a finales de marzo y durante más de la primera mitad de abril, P alcanza sus valores máximos. En (B), P aumenta notablemente durante marzo y alcanza los valores máximos en abril. En (C), P se comporta de forma similar, alcanzando sus valores máximos cerca de mediados de abril y primeros días de mayo. En (D) y (E), P se incrementa durante marzo y abril de modo que alcanza sus valores más altos durante la segunda mitad de abril y la primera mitad de mayo. En (A) y (B), P comienza a disminuir durante la segunda mitad de abril. En (C), (D) y (E), P empieza a decrecer durante la primera mitad de mayo. Mientras se presenta la disminución de P , se hace evidente el incremento de la cantidad de nitrógeno en Z . En (A) y (B), se observa un aumento significativo en Z durante la segunda mitad de abril; los valores máximos se alcanzan durante la primera mitad de mayo. En (C), (D) y (E), el aumento en Z es notable durante mayo; los valores más altos se encuentran en la

segunda mitad de mayo. En (A) y (B), Z comienza a disminuir durante la primera mitad de mayo. En (C), (D) y (E), Z empieza a decrecer durante la segunda mitad de mayo.

Tanto en (A), (B), (C), (D) como en (E), después de que N , P y Z alcanzan sus valores más altos y comienzan a decrecer, se observa un comportamiento oscilatorio en las soluciones. El crecimiento y decrecimiento sucesivo ocurre en cada una de las variables de estado conforme avanza el tiempo y presentan un comportamiento amortiguado. Las variaciones en el contenido de nitrógeno en cada una de las variables de estado, son cada vez menores con el paso del tiempo.





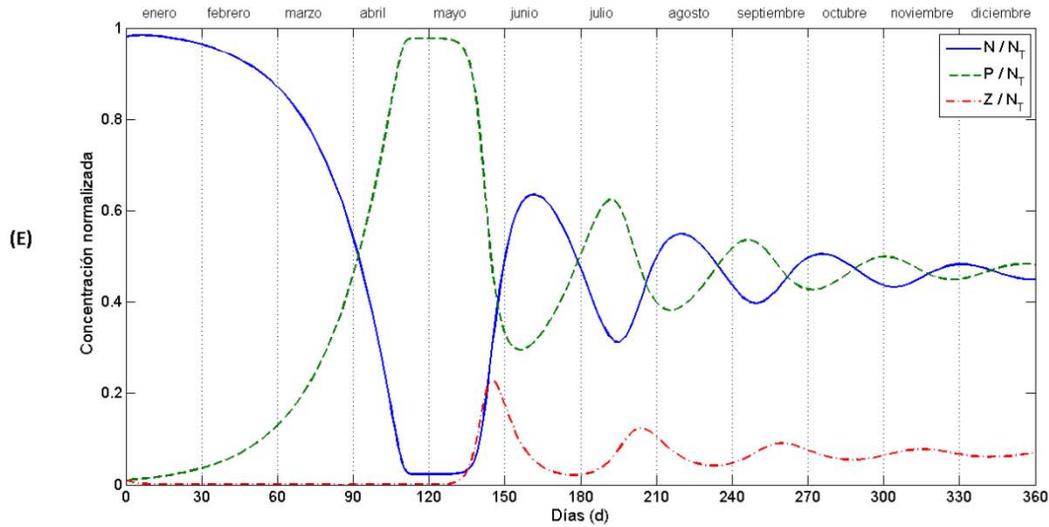
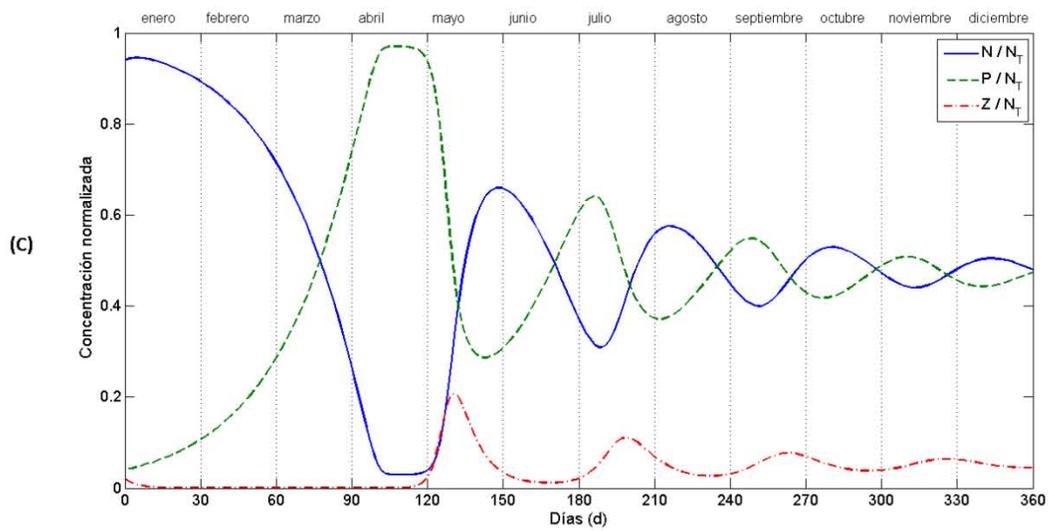
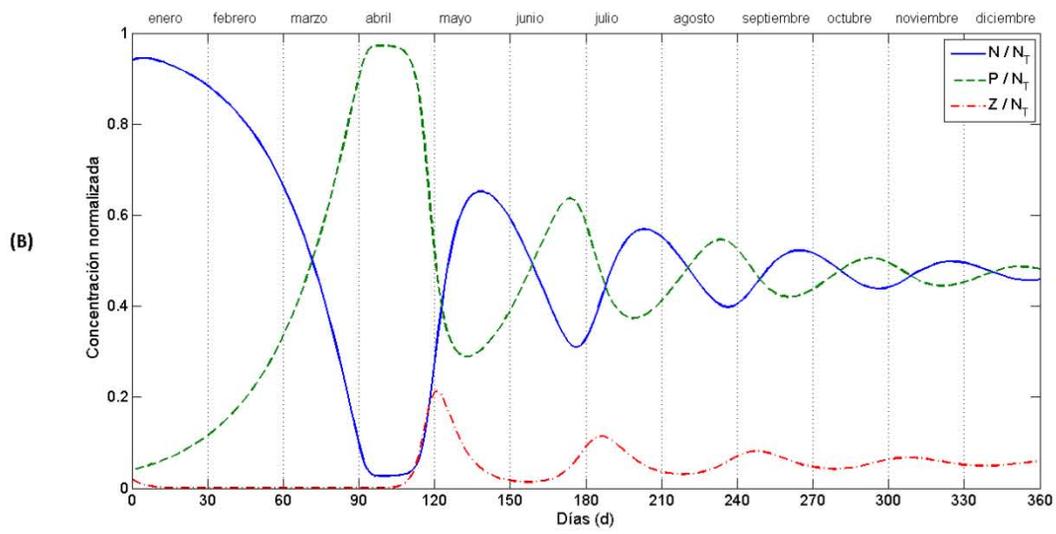
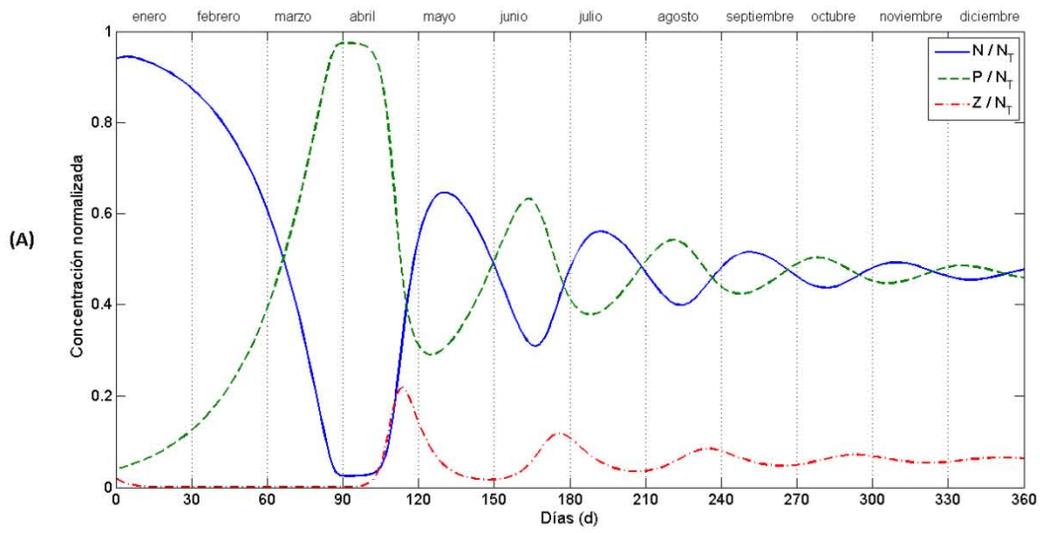


Figura 3.1 Evolución de la concentración normalizada de nutrientes (azul), fitoplancton (verde) y zooplancton (rojo). Soluciones obtenidas con (A) $\phi = 2.55$, (B) $\phi = 2.57$, (C) $\phi = 2.59$, (D) $\phi = 2.61$ y (E) $\phi = 2.63$. Las condiciones iniciales son $N_0 = 9.8 \mu\text{molN L}^{-1}$, $P_0 = 0.1 \mu\text{molN L}^{-1}$ y $Z_0 = 0.1 \mu\text{molN L}^{-1}$.

En la figura 3.2, en (A) y (B) los mayores valores de N se presentan en enero y febrero, mientras que en (C), (D) y (E) todavía se encuentran valores altos en marzo. En (A), (B) y (C) se produce el mayor crecimiento de P durante marzo y en abril se observan los valores máximos; en (D) y (E) el incremento en P continúa en abril, presentándose los valores máximos a finales de abril y principios de mayo respectivamente. En (A) y (B), el mayor decrecimiento de P ocurre en la segunda mitad de abril; en (C) ocurre durante la primera mitad de mayo; en (D) y (E) durante la segunda mitad de mayo. En (A) y (B), el mayor incremento de Z ocurre en la segunda mitad de abril; en (C) y (D) durante la primera mitad de mayo; en (E) ocurre durante la segunda mitad de mayo. En (A) el mayor decrecimiento de Z se observa en la segunda mitad de abril; en (B) durante la primera mitad de mayo; en (C) y (D) hacia finales de mayo; en (E) en la primera mitad de junio. Después de que las variables de estado alcanzan sus valores máximos, se observa un decrecimiento e incremento sucesivo que se amortigua con el tiempo.



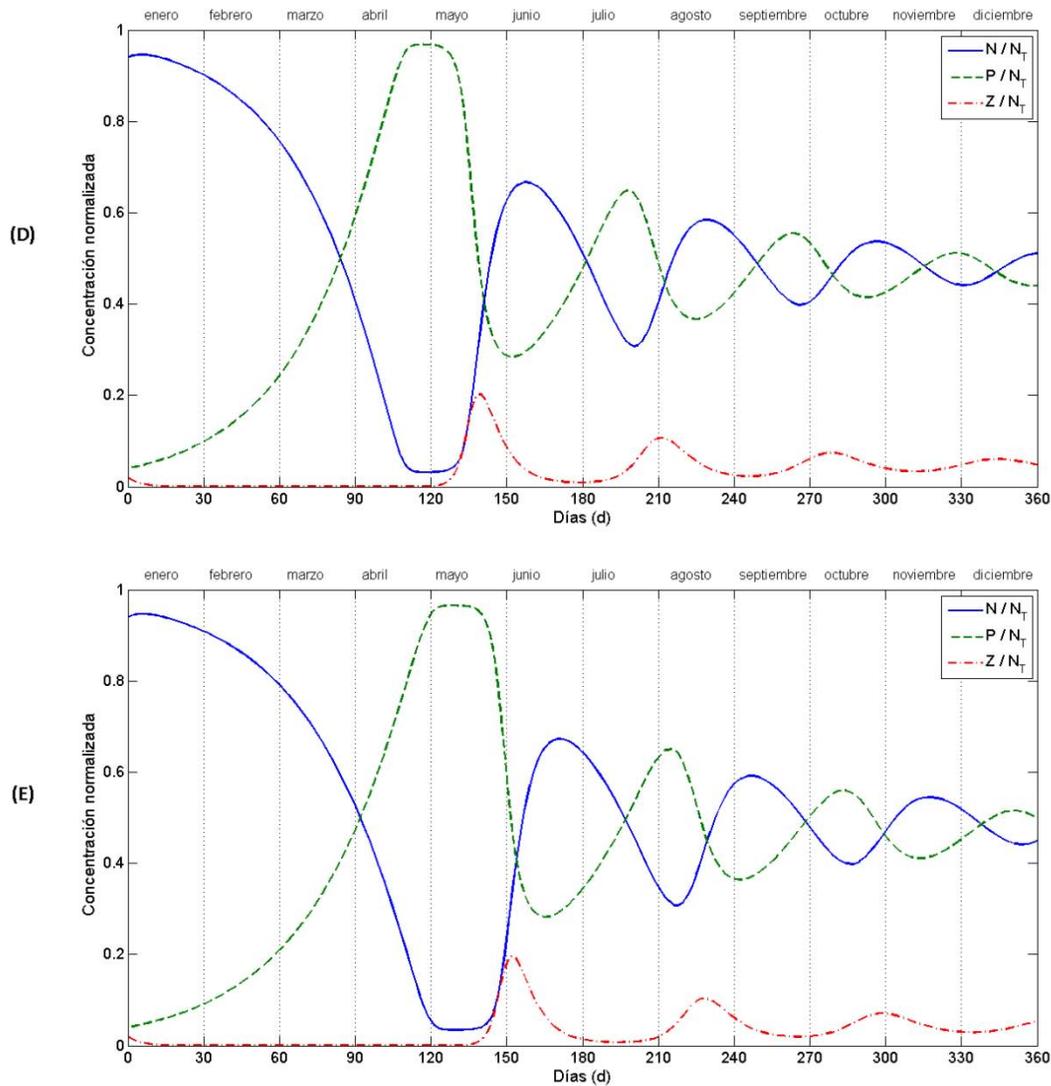
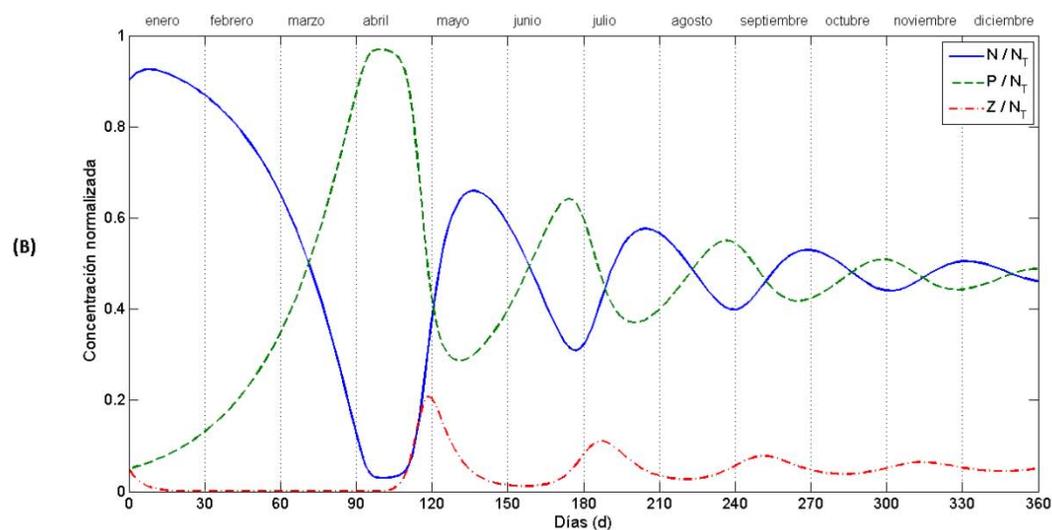
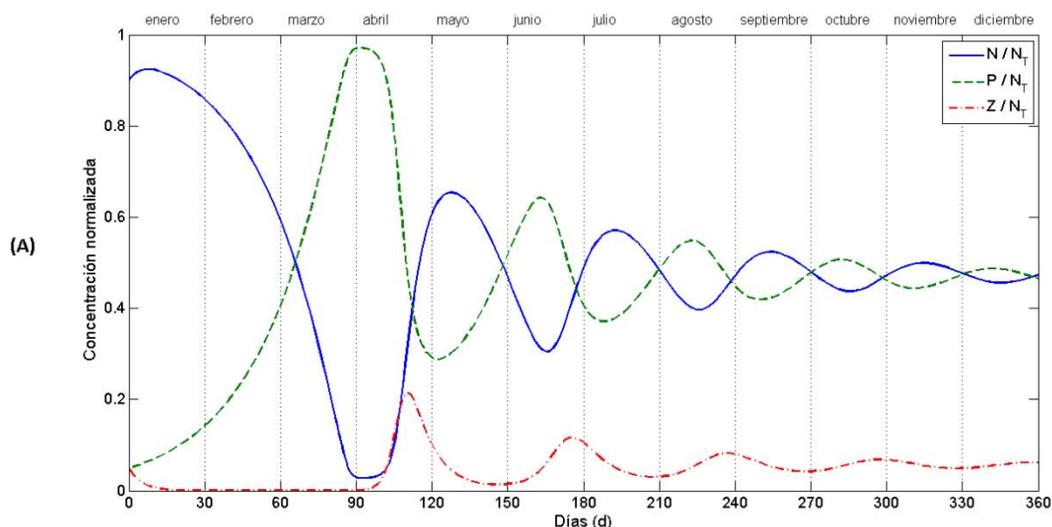
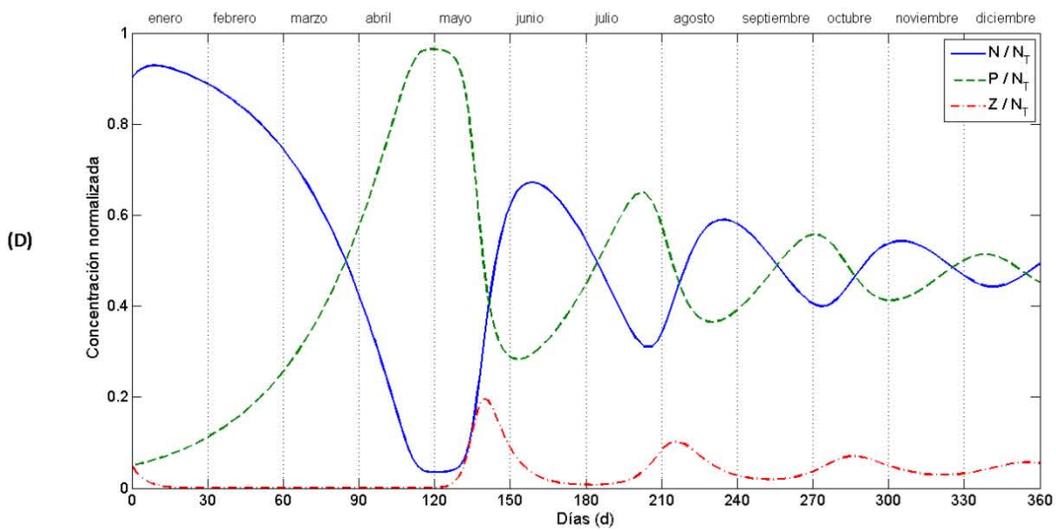
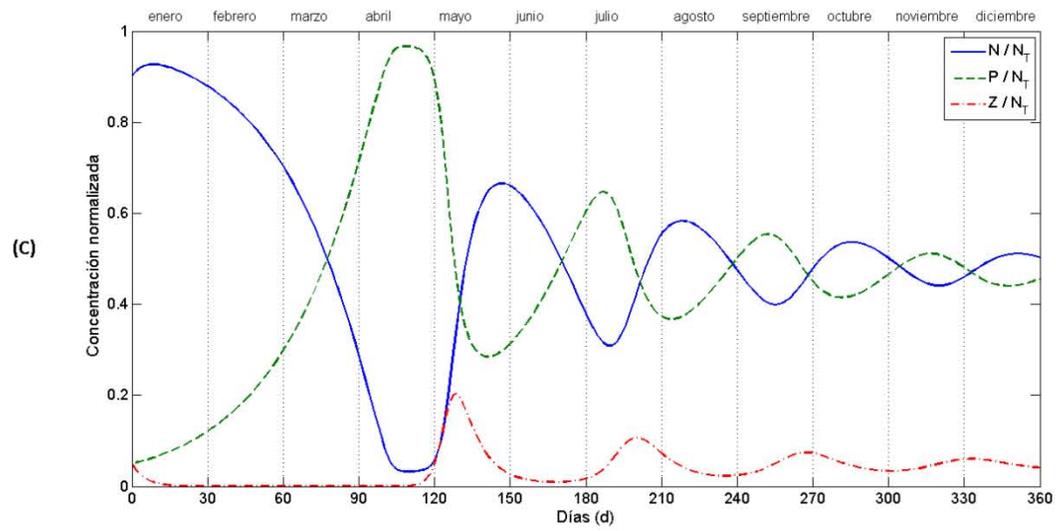


Figura 3.2 Evolución de la concentración normalizada de nutrientes (azul), fitoplancton (verde) y zooplancton (rojo). Soluciones obtenidas con (A) $\phi = 2.66$, (B) $\phi = 2.68$, (C) $\phi = 2.70$, (D) $\phi = 2.72$ y (E) $\phi = 2.74$. Las condiciones iniciales son $N_0 = 9.4 \mu\text{molN L}^{-1}$, $P_0 = 0.4 \mu\text{molN L}^{-1}$ y $Z_0 = 0.2 \mu\text{molN L}^{-1}$.

En la figura 3.3, en (A), (B), (C), (D) y (E), los valores más altos de N se encuentran en enero y febrero. Conforme avanza el tiempo, N decrece mientras se presenta el mayor incremento en P . En (A) y (B), P alcanza su máximo en la primera mitad de abril; en (C), durante la segunda parte de abril; en (D), a principios de mayo; en (E), a mediados de

mayo. Al decrecer P , se observa el mayor crecimiento de Z . En (A) y (B), Z presenta los valores más altos durante la segunda mitad de abril; en (C), durante la primera mitad de mayo; en (D), durante la segunda mitad de abril; en (E), a principios de junio. Al aumentar el tiempo las variables de estado presentan un comportamiento oscilatorio y amortiguado, es decir, con oscilaciones de amplitud cada vez menores.





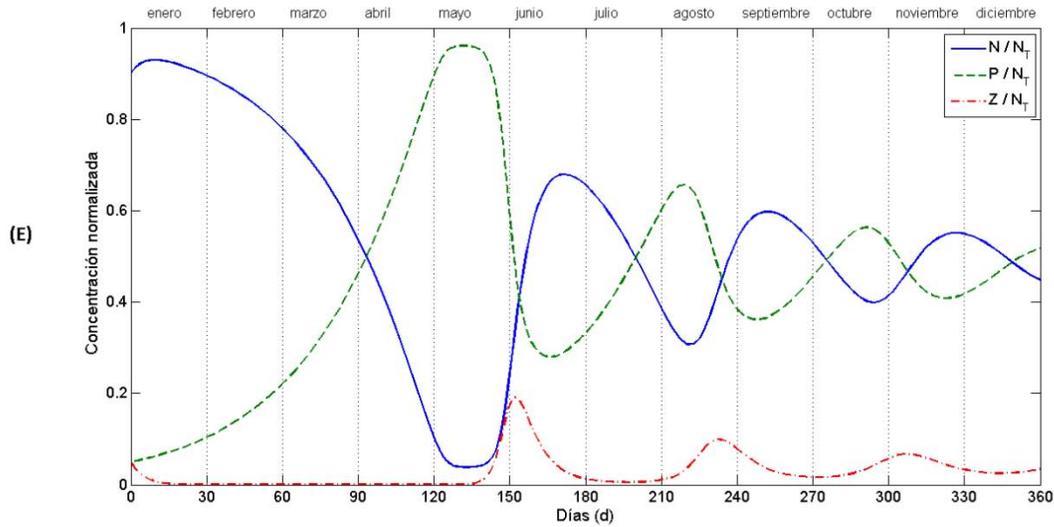
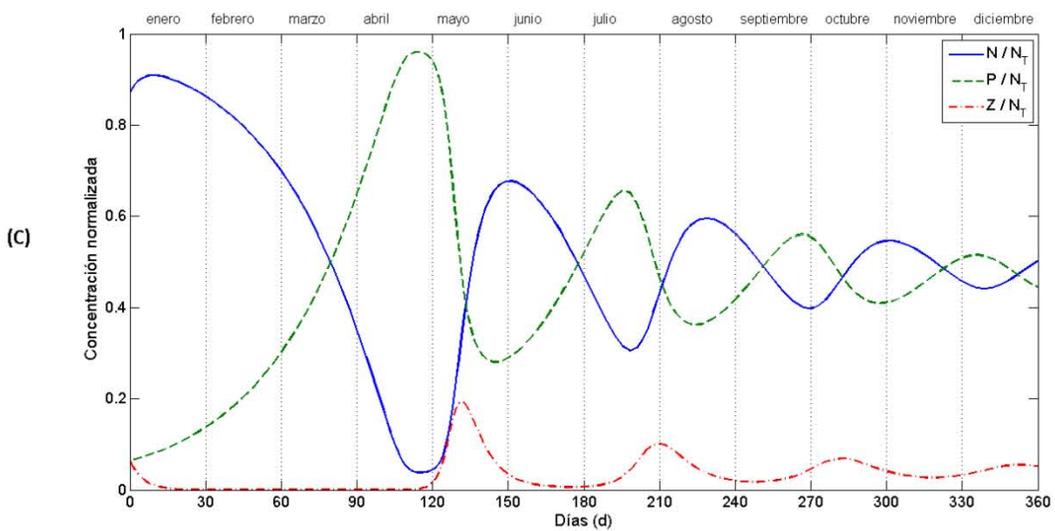
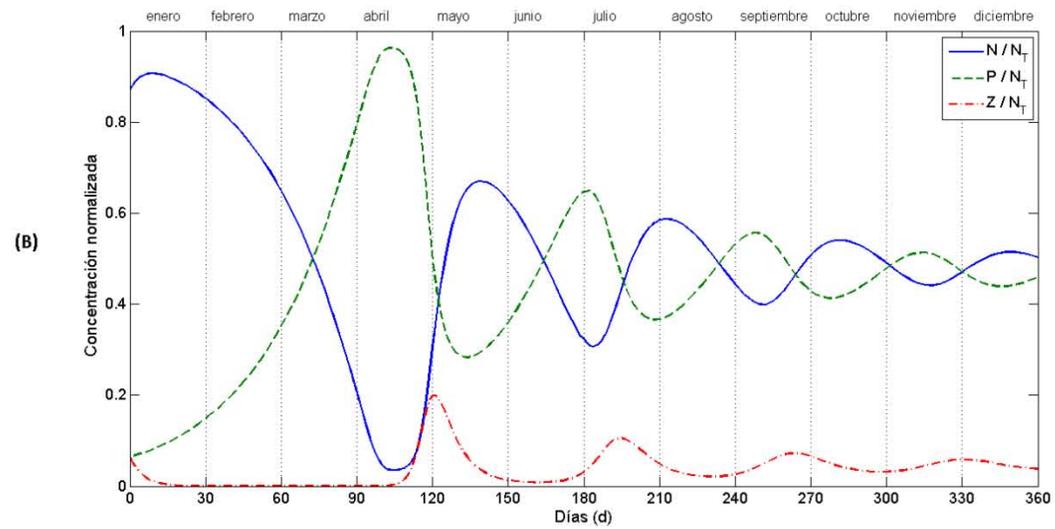
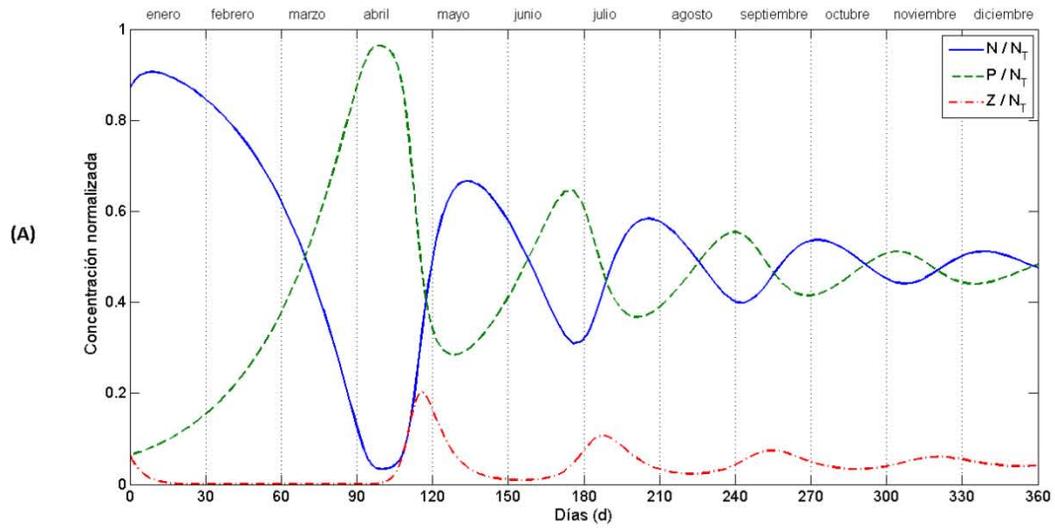


Figura 3.3 Evolución de la concentración normalizada de nutrientes (azul), fitoplancton (verde) y zooplancton (rojo). Soluciones obtenidas con (A) $\phi = 2.68$, (B) $\phi = 2.70$, (C) $\phi = 2.72$, (D) $\phi = 2.74$ y (E) $\phi = 2.76$. Las condiciones iniciales son $N_0 = 9 \mu\text{molN L}^{-1}$, $P_0 = 0.5 \mu\text{molN L}^{-1}$ y $Z_0 = 0.5 \mu\text{molN L}^{-1}$.

En la figura 3.4, en (A), (B) y (C), los mayores valores de N se encuentran dentro del período invernal, en los meses de enero y febrero, mientras que los más bajos se encuentran en abril; en (D) y (E), los mayores valores se presentan en enero y febrero, mientras que los más bajos se observan en mayo. Al disminuir N , aumenta notablemente P . En (A), (B) y (C), los mayores valores de P se observan durante abril; en (D) y (E), a principios y mediados de mayo, respectivamente. Al disminuir P , se presenta el mayor crecimiento de Z . En (A) y (B), Z alcanza sus valores máximos a finales de abril; en (C), a mediados de mayo; en (D), a finales de mayo; en (E), a principios de junio. Las soluciones presentan un comportamiento oscilatorio que se amortigua con el paso del tiempo. Se observa que el amortiguamiento de las oscilaciones es mayor en (A), (B) y (C) que en (D) y (E).



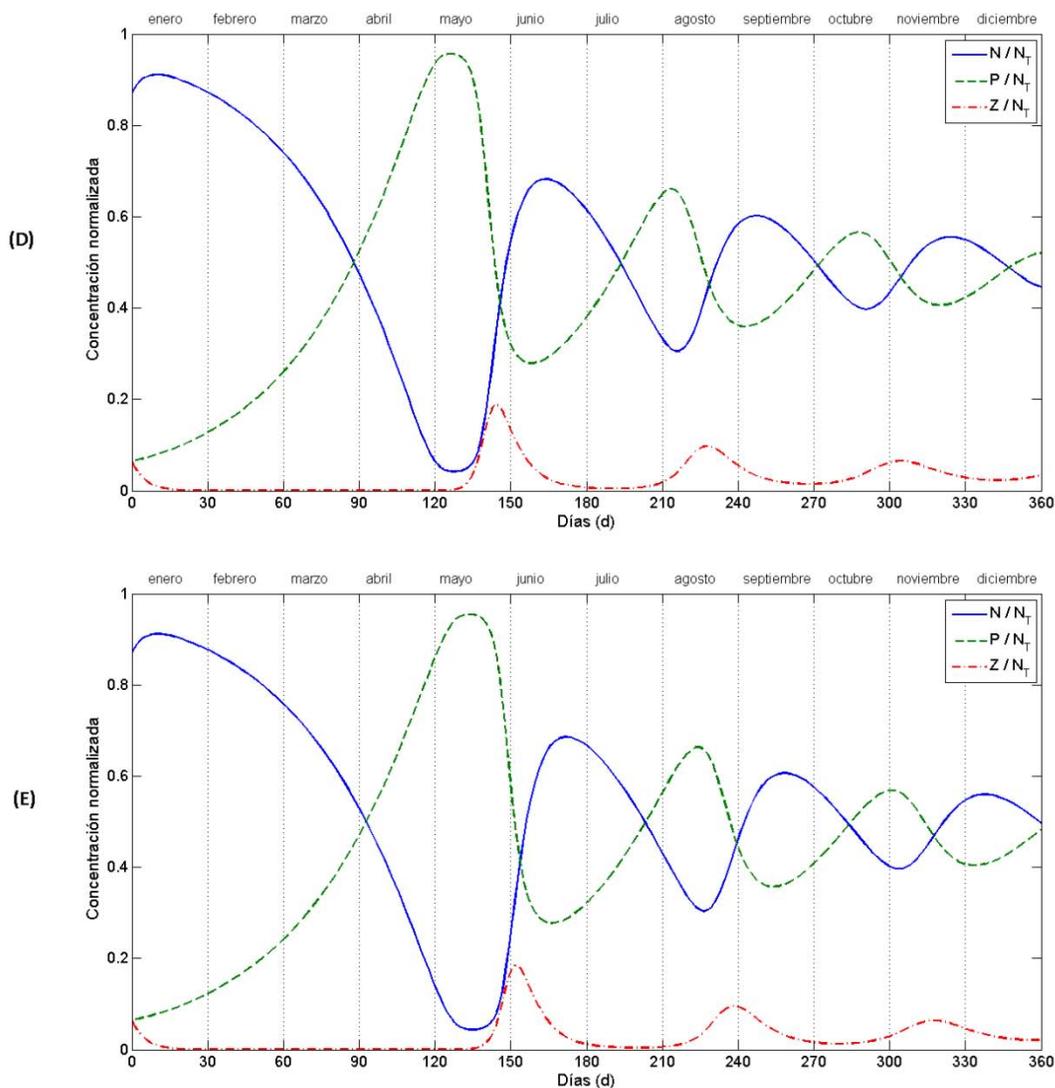
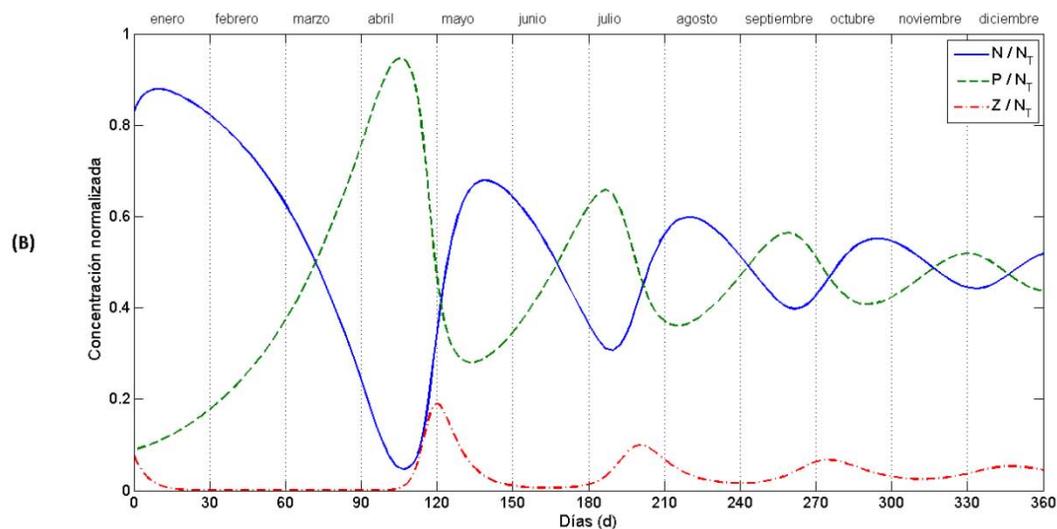
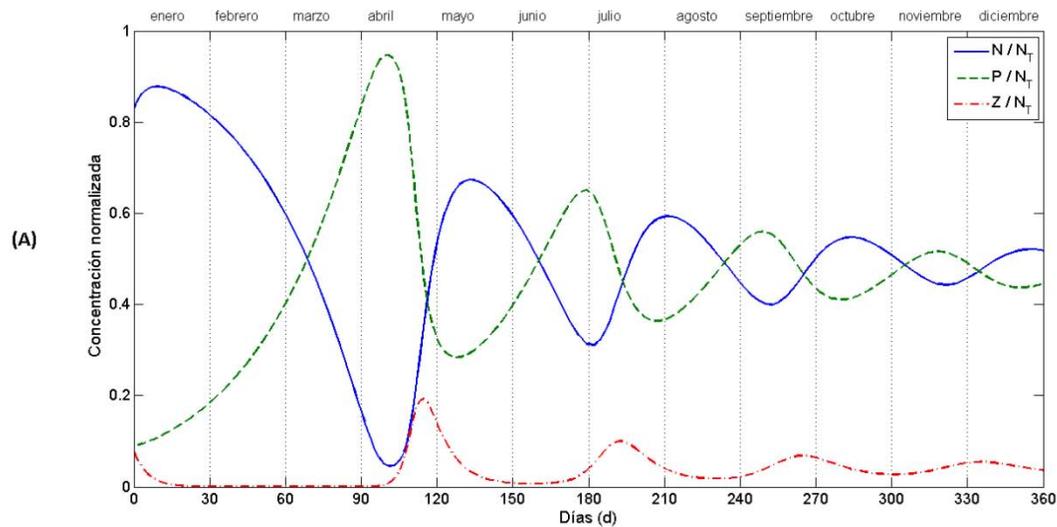
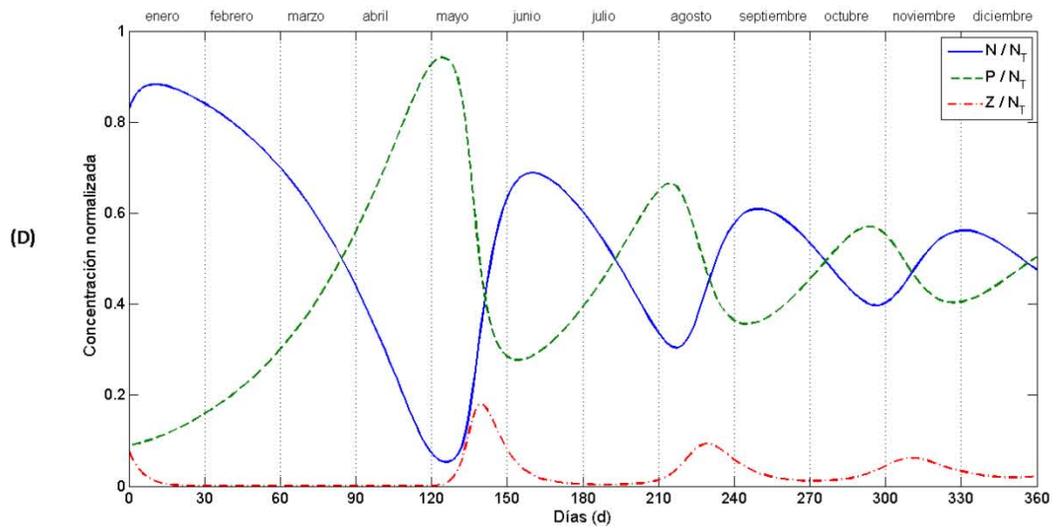
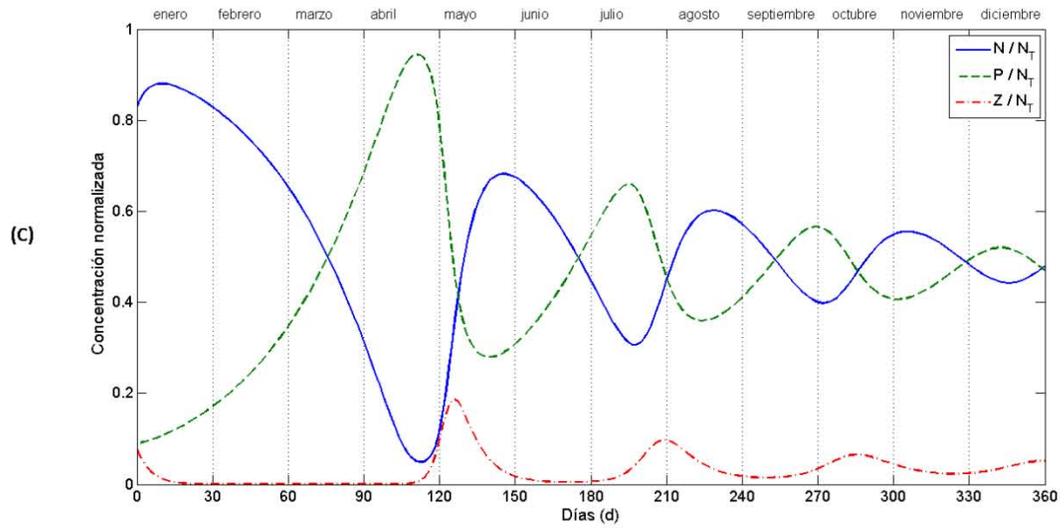


Figura 3.4 Evolución de la concentración normalizada de nutrientes (azul), fitoplancton (verde) y zooplancton (rojo). Soluciones obtenidas con (A) $\phi = 2.72$, (B) $\phi = 2.73$, (C) $\phi = 2.75$, (D) $\phi = 2.77$ y (E) $\phi = 2.78$. Las condiciones iniciales son $N_0 = 8.7 \mu\text{molN L}^{-1}$, $P_0 = 0.65 \mu\text{molN L}^{-1}$ y $Z_0 = 0.65 \mu\text{molN L}^{-1}$.

En la figura 3.5, en (A), (B) y (C), los mayores valores de N se encuentran en enero y febrero, mientras que los más bajos se encuentran en abril; en (D) y (E), los mayores valores se presentan en enero y febrero, mientras que los más bajos se observan en mayo. Conforme N disminuye, se incrementa P . En (A), (B) y (C), los valores máximos de P se presentan en abril; en (D), a principios de mayo; en (E), durante la segunda mitad de

mayo. Al disminuir P , se presenta el mayor crecimiento de Z . En (A), los valores más altos de Z se observan en la segunda mitad de abril; en (B), a finales de abril; en (C), a principios de mayo; en (D), en la segunda mitad de mayo; en (E), en la primera mitad de junio. De nuevo, las soluciones presentan un comportamiento oscilatorio y amortiguado conforme avanza el tiempo.





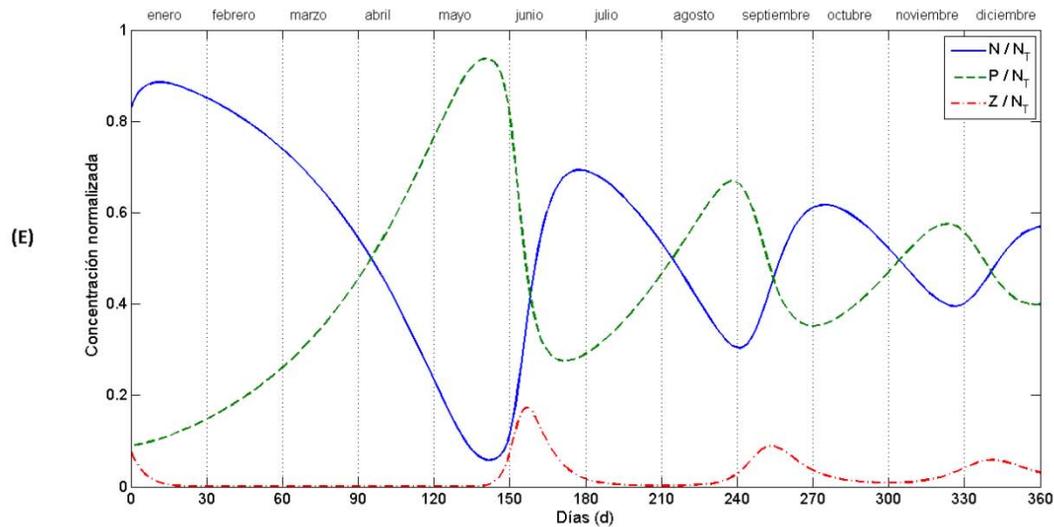
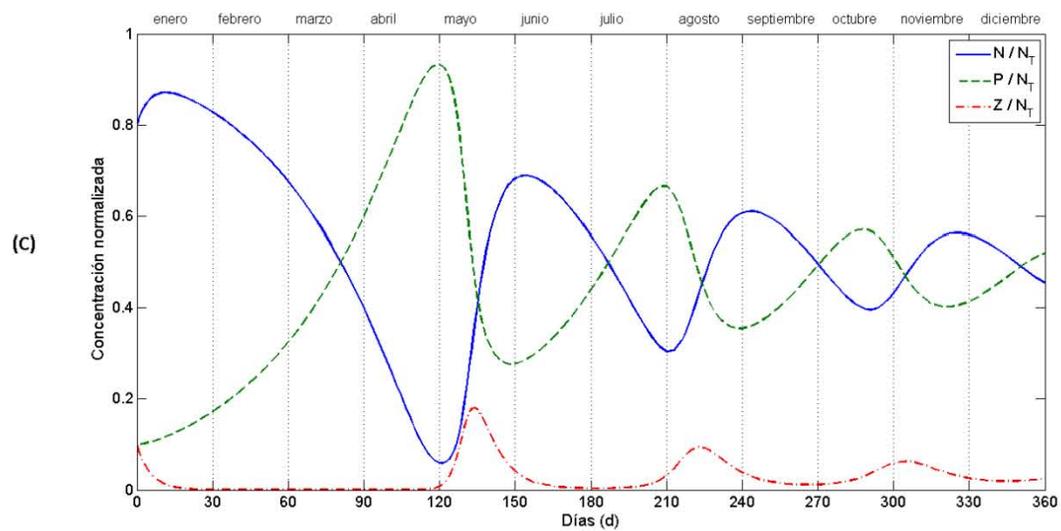
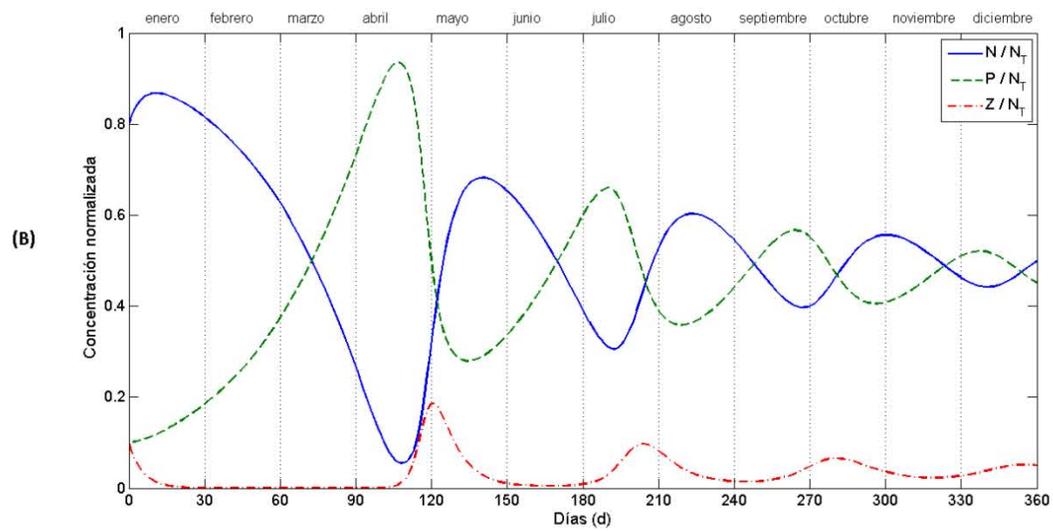
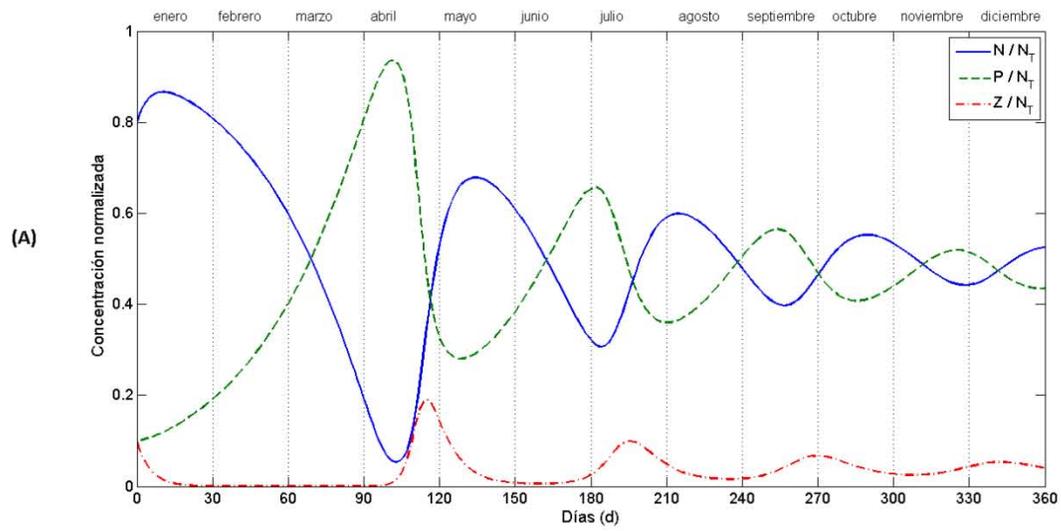


Figura 3.5 Evolución de la concentración normalizada de nutrientes (azul), fitoplancton (verde) y zooplancton (rojo). Soluciones obtenidas con (A) $\phi = 2.75$, (B) $\phi = 2.76$, (C) $\phi = 2.77$, (D) $\phi = 2.79$ y (E) $\phi = 2.81$. Las condiciones iniciales son $N_0 = 8.3 \mu\text{molN L}^{-1}$, $P_0 = 0.9 \mu\text{molN L}^{-1}$ y $Z_0 = 0.8 \mu\text{molN L}^{-1}$.

En la figura 3.6, en (A) y (B), N presenta los valores más altos en enero y febrero, mientras que los más bajos se encuentran en abril; en (C), (D) y (E), los valores más elevados de N se presentan en enero y febrero, mientras que los valores menores se encuentran durante mayo. Al disminuir N , se incrementa P . En (A) y (B), el mayor aumento de P ocurre en marzo y los valores máximos se alcanzan en abril; en (C) los valores máximos se alcanzan a finales de abril; en (D) y (E), durante la primera mitad de mayo. Conforme P decrece, Z aumenta considerablemente. En (A) y (B), Z alcanza sus valores más altos a finales de abril; en (C) y (D), durante la segunda mitad de mayo; en (E), a principios de junio. Después de alcanzar los valores más altos, cada una de las variables de estado decrece y crece sucesivamente de modo que se observa un comportamiento oscilatorio y amortiguado.



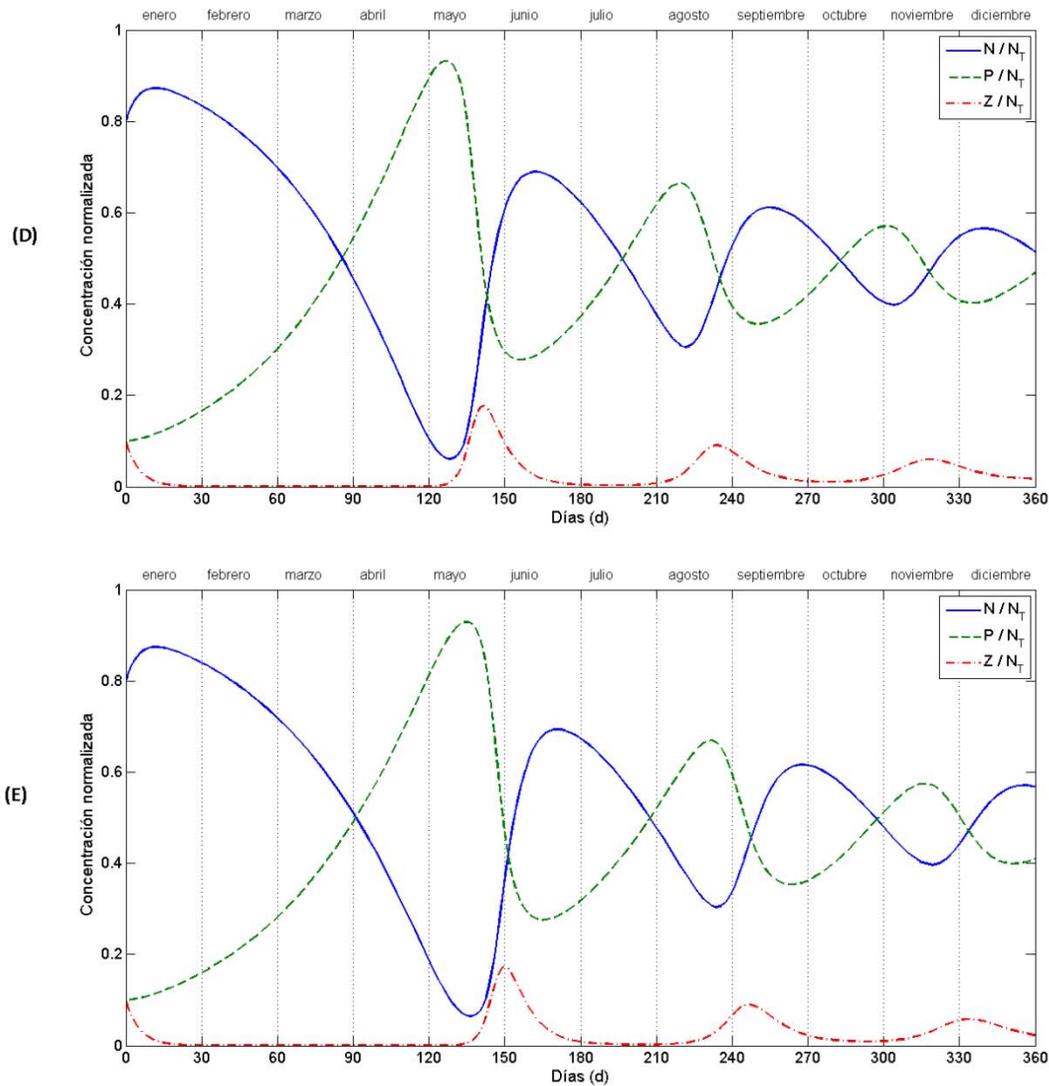
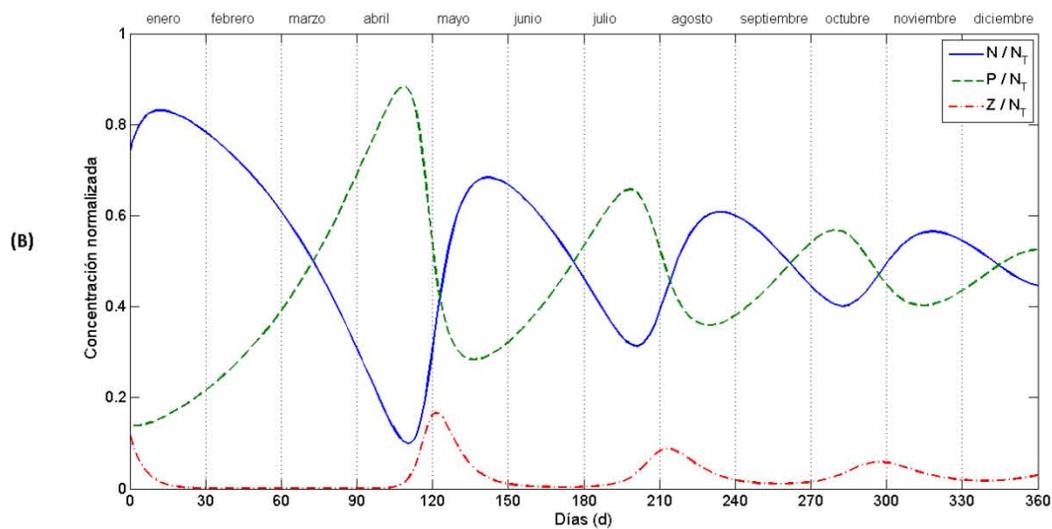
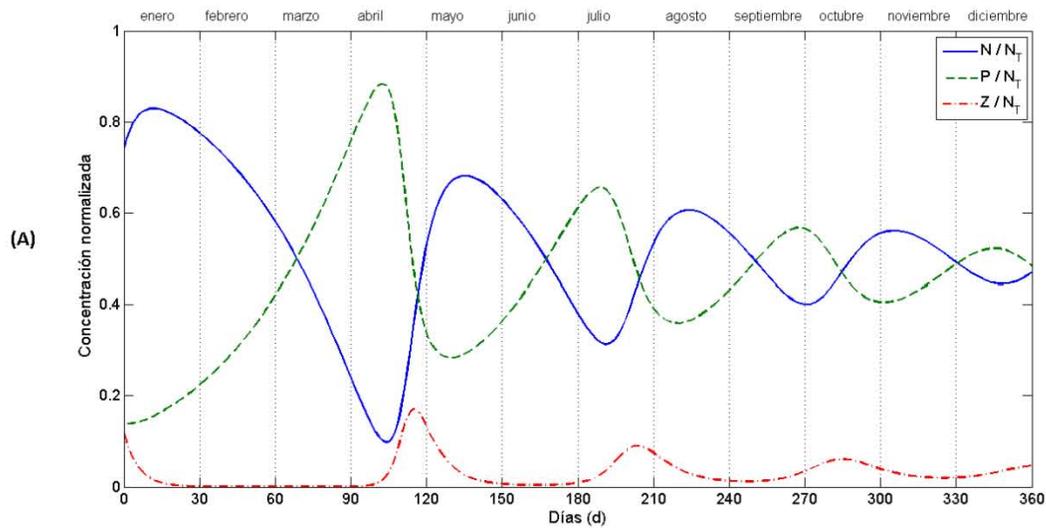
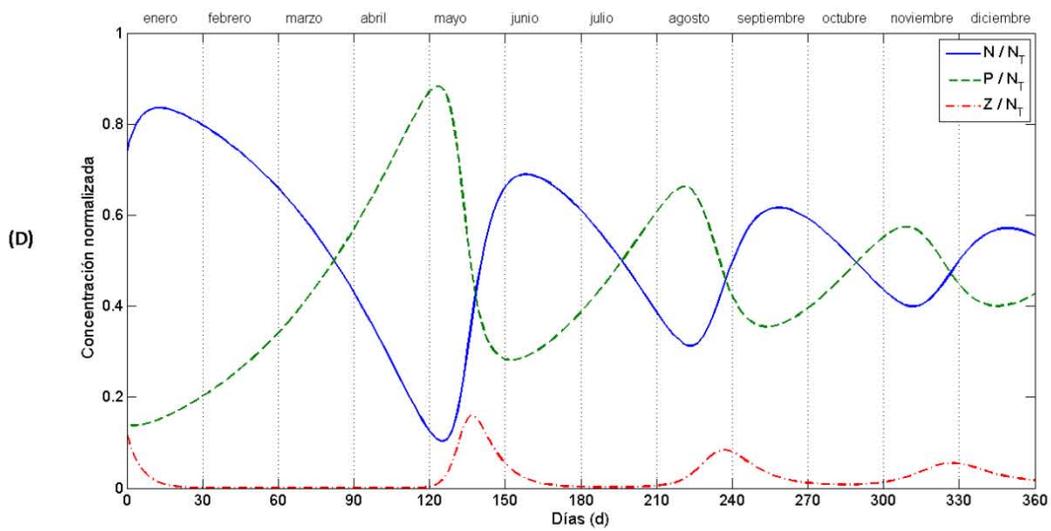
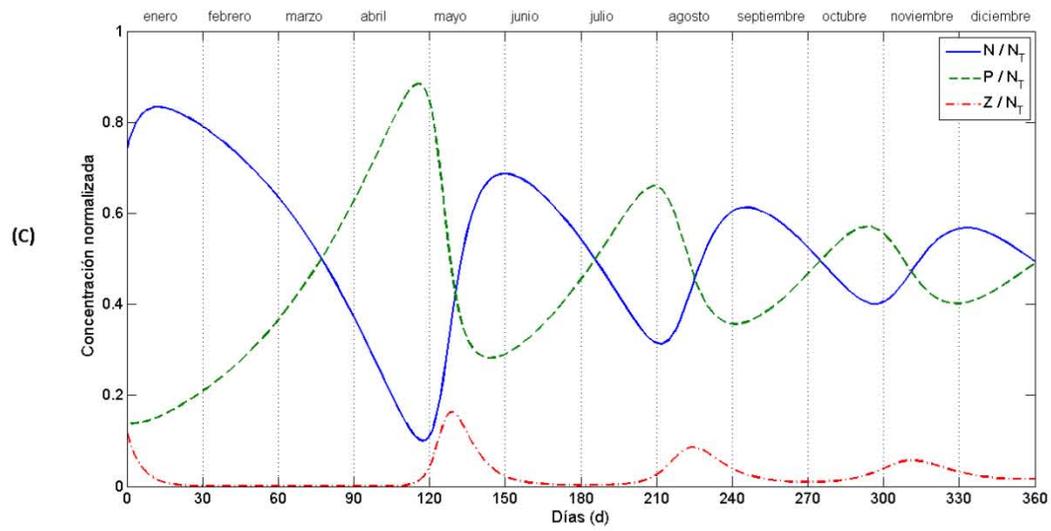


Figura 3.6 Evolución de la concentración normalizada de nutrientes (azul), fitoplancton (verde) y zooplancton (rojo). Soluciones obtenidas con (A) $\phi = 2.76$, (B) $\phi = 2.77$, (C) $\phi = 2.79$, (D) $\phi = 2.80$ y (E) $\phi = 2.81$. Las condiciones iniciales son $N_0 = 8 \mu\text{molN L}^{-1}$, $P_0 = 1 \mu\text{molN L}^{-1}$ y $Z_0 = 1 \mu\text{molN L}^{-1}$.

En la figura 3.7, en (A), (B), (C), (D) y (E), se observa que durante los meses de enero y febrero la mayor parte del nitrógeno en el sistema está contenido en la variable N . Conforme N decrece, aumenta P . En (A), (B) y (C), N presenta los valores más bajos y P los más elevados en abril; En (D) y (E), N presenta los valores más bajos y P los más elevados durante la primera mitad de mayo. Al disminuir P , se presenta el mayor

crecimiento de Z . En (A), Z alcanza su valor máximo a finales de abril; en (B), los primeros días de mayo; en (C), (D) y (D) a principios, mediados y finales de mayo respectivamente. Las soluciones presentan un comportamiento oscilatorio que se amortigua con el paso del tiempo.





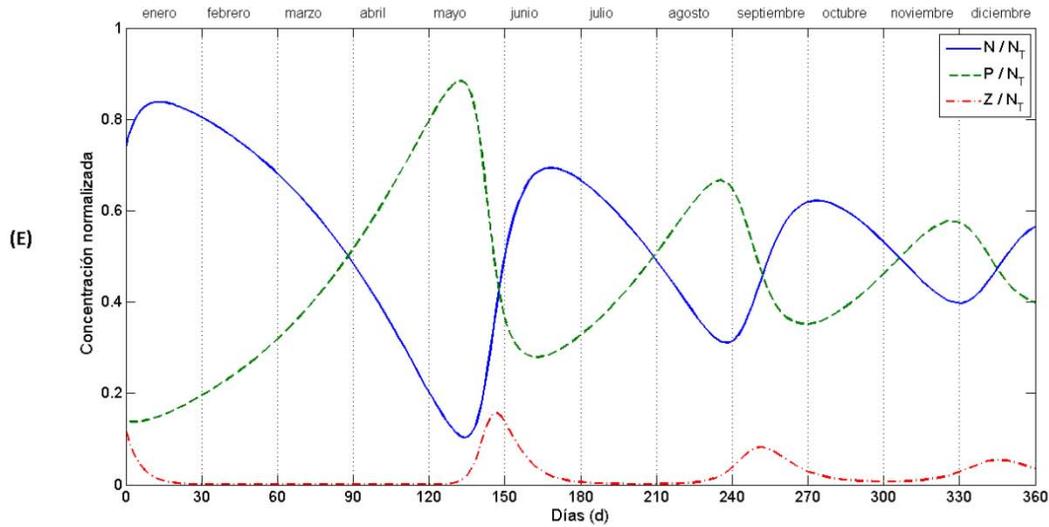
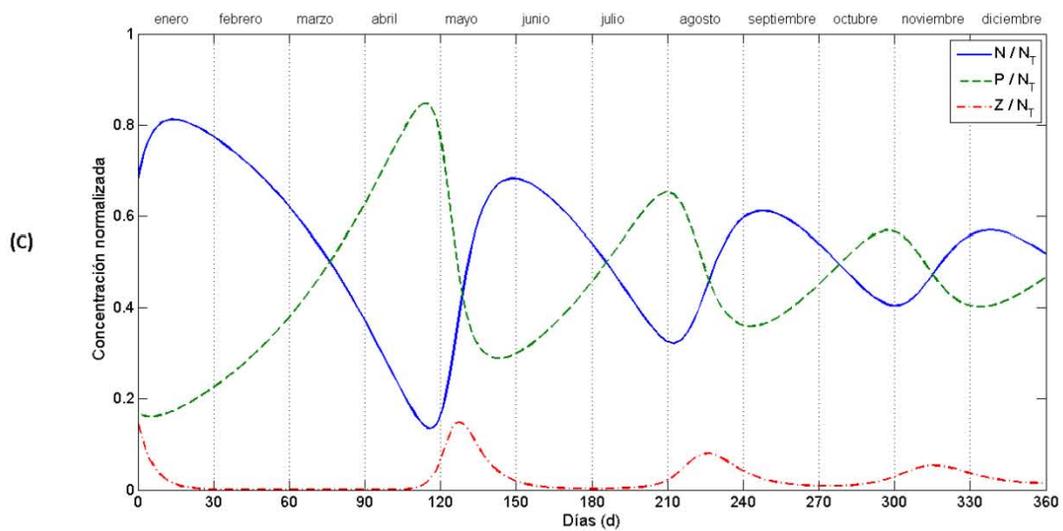
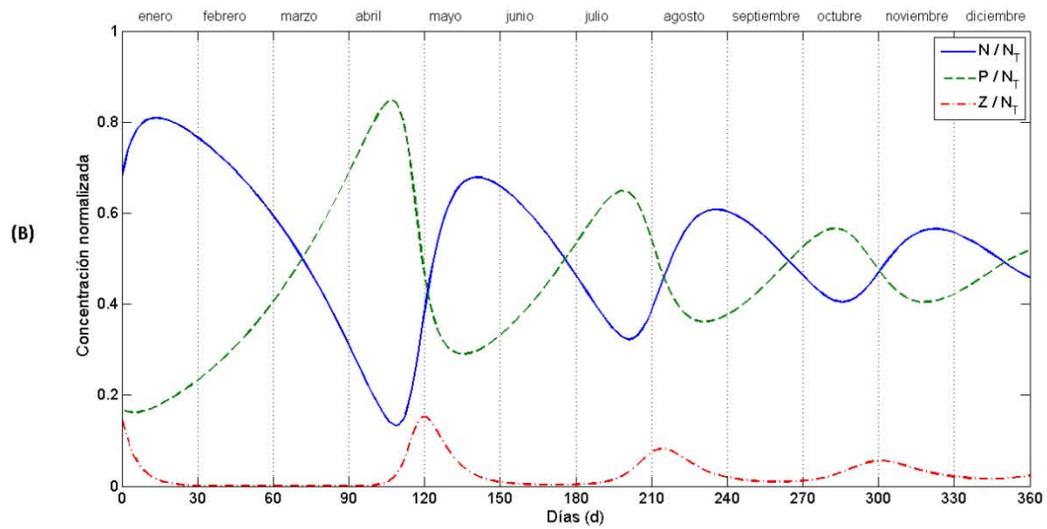
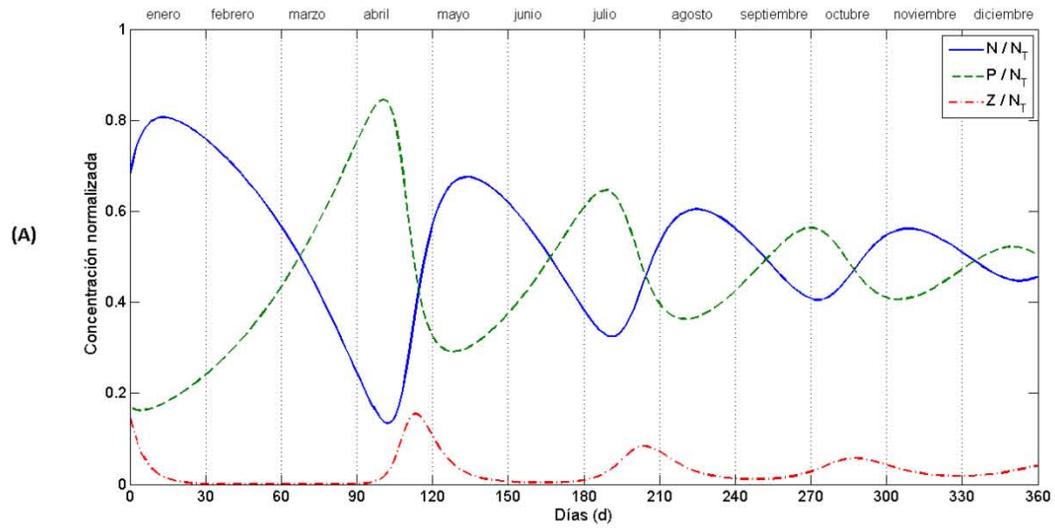


Figura 3.7 Evolución de la concentración normalizada de nutrientes (azul), fitoplancton (verde) y zooplancton (rojo). Soluciones obtenidas con (A) $\phi = 2.79$, (B) $\phi = 2.80$, (C) $\phi = 2.81$, (D) $\phi = 2.82$ y (E) $\phi = 2.83$. Las condiciones iniciales son $N_0 = 7.4 \mu\text{molN L}^{-1}$, $P_0 = 1.4 \mu\text{molN L}^{-1}$ y $Z_0 = 1.2 \mu\text{molN L}^{-1}$.

En la figura 3.8, en (A), (B) y (C), N presenta los valores más altos en enero y febrero, mientras que los más bajos se encuentran en abril; En (D) y (E), los valores más altos se presentan también en enero y febrero, pero los valores más bajos se encuentran en mayo. Conforme N decrece, se incrementa P . En (A), (B) y (C), el crecimiento de P es tal, que los valores más altos se observan en abril; en (D) y (E), los valores más altos de P se encuentran durante la primera mitad de mayo. Al disminuir P , se presenta el mayor crecimiento de Z . En (A), Z alcanza los valores más altos durante la segunda mitad de abril; en (B), a finales de abril; en (C) y (D), durante la primera mitad de mayo; en (E), durante la segunda mitad de mayo. Después de alcanzar los valores más altos, cada una de las variables de estado decrece y crece sucesivamente de modo que se observa un comportamiento oscilatorio y amortiguado. Las variaciones en el contenido de nitrógeno en cada una de las variables de estado son cada vez menores con el paso del tiempo.



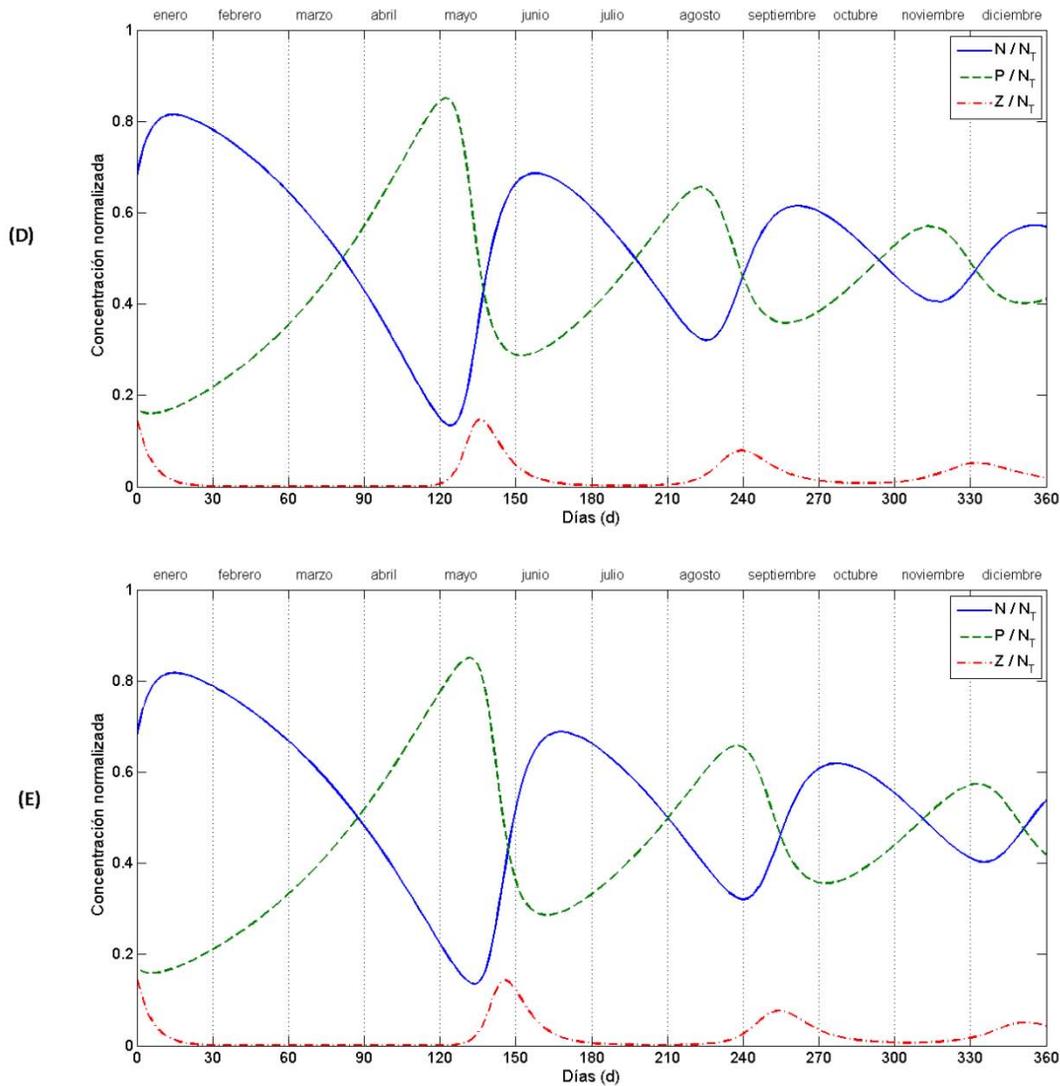


Figura 3.8 Evolución de la concentración normalizada de nutrientes (azul), fitoplancton (verde) y zooplancton (rojo). Soluciones obtenidas con (A) $\phi = 2.80$, (B) $\phi = 2.81$, (C) $\phi = 2.82$, (D) $\phi = 2.83$ y (E) $\phi = 2.84$. Las condiciones iniciales son $N_0 = 6.8 \mu\text{molN L}^{-1}$, $P_0 = 1.7 \mu\text{molN L}^{-1}$ y $Z_0 = 1.5 \mu\text{molN L}^{-1}$.

En el océano, la estratificación, la disponibilidad de luz solar, la profundidad de la capa de mezcla, la talla de los organismos, la profundidad de la zona eufótica y los procesos químicos realizados por el circuito microbiano (Levinton, 2014; Miller, 2004; Lalli y Parsons, 1997) son algunos de los factores que influyen en la producción del fitoplancton y del zooplancton. Cuando los vientos favorecen la formación de una capa de mezcla, la

zona eufótica obtiene nutrientes de las capas más profundas, como por ejemplo nitratos que son resultado de la oxidación de amonio y posteriormente de nitritos por parte de algunas bacterias (Lalli y Parsons, 1997). La disponibilidad de nutrientes y luz solar en la zona eufótica impulsa la producción de fitoplancton y esta a su vez favorece la producción de zooplancton. En las épocas en que no hay mezcla y hay estratificación, hay menos nutrientes en la zona eufótica y el fitoplancton decrece. Además, la talla de los organismos del fitoplancton que están disponibles para el zooplancton en las capas superiores disminuye, por lo que también disminuye la cantidad de fitoplancton que puede consumir el zooplancton. Es necesario considerar todo lo anterior para comprender lo que sucede en la Bahía de La Paz. En dicha región se observa que la mezcla que ocurre en el período invierno-primavera ocasiona una inyección de nutrientes a la zona eufótica por lo que se observan los valores máximos de fitoplancton y zooplancton en este período. En el período verano-otoño, cuando la mezcla disminuye y prevalece la estratificación, no hay la misma inyección de nutrientes a la zona eufótica y se presenta la menor producción de fitoplancton y zooplancton.

El modelo propuesto es una simplificación de lo que sucede en la naturaleza. En las ecuaciones que lo constituyen no aparecen explícitamente la estratificación, la disponibilidad de luz solar, la profundidad de la capa de mezcla, la talla de los organismos, la profundidad de la zona eufótica y los procesos químicos realizados por el circuito microbiano. Sin embargo, todas las soluciones que se muestran en las figuras 3.1 a 3.8 presentan un comportamiento muy similar entre sí y con las observaciones realizadas en la Bahía de La Paz. A principios del año, se observa que las altas concentraciones de nutrientes estimulan la producción de fitoplancton. A su vez, la continua producción de fitoplancton ocasiona que disminuya la cantidad de nutrientes en el medio. Se observa que la producción de fitoplancton desencadena la producción de zooplancton. Para cuando el fitoplancton alcanza su valor máximo, gran parte de los nutrientes han sido consumidos y las cantidades de zooplancton son mayores que antes. Se observa que la mayor producción de fitoplancton y de zooplancton se presenta en el período invierno-primavera. La disminución en la cantidad de nutrientes disponibles y el aumento en la

depredación, hacen que la cantidad de fitoplancton disminuya. La parte del zooplancton y del fitoplancton que muere y la parte del fitoplancton que es consumida pero no asimilada, contribuyen a que aumente la cantidad de nutrientes disponibles en el medio. En la naturaleza lo anterior se debe a los procesos microbianos mencionados antes, aunque en el modelo no se plantean explícitamente. Al aumentar la cantidad de nutrientes, se estimula la producción de fitoplancton y esto, a su vez, estimula la producción de zooplancton. Este proceso cíclico es el responsable de que se observe el comportamiento oscilatorio en las soluciones. Además de este comportamiento oscilatorio, en todas las soluciones se puede identificar un valor máximo de fitoplancton y otro de zooplancton. Dichos valores máximos se presentan, dependiendo de los valores del parámetro ϕ , a mediados o hacia finales de la primavera. Durante el verano y el otoño y respecto de los valores máximos alcanzados previamente, las concentraciones de fitoplancton y de zooplancton son cada vez menores. Se entiende que en la realidad esto se debe a la combinación de varios factores como son la estratificación que se presenta en este periodo y al cambio en la talla de los organismos. Pese a las simplificaciones con las que el modelo propuesto fue construido, las soluciones obtenidas reproducen cualitativamente el comportamiento anual que ha sido observado del fitoplancton y del zooplancton en la Bahía de La Paz (Cervantes Duarte *et al.*, 2005; Avilés Agúndez, 2004; Reyes Salinas *et al.*, 2003; Camarillo Coop, 2003; Martínez López *et al.*, 2001).

En todas las soluciones de este estudio se observa que durante el invierno, entre los meses de enero y febrero, se presenta el valor máximo de N; después entre mediados y finales de la primavera, en los meses de marzo y mayo, se presenta primero el valor máximo de P y después el valor máximo de Z. Lo que sucede es que en el invierno, debido a la mezcla, aumenta la cantidad de nutrientes transportada a la zona eufótica y esto hace que N alcance su valor máximo en este período. Sin embargo, en este punto la mezcla puede hacer que el fitoplancton presente sea llevado a profundidades donde no hay suficiente luz como para que pueda producirse un florecimiento (Levinton, 2014). Es hasta que llega la primavera, cuando la columna de agua comienza a estabilizarse, que el fitoplancton puede mantenerse en las capas superiores y aprovechar los nutrientes y la luz

solar, permitiendo un florecimiento (Levinton, 2014), que coincide con los valores máximos de P. Conforme aumenta el fitoplancton, el zooplancton comienza aumentar también hasta alcanzar un valor máximo. Todo esto explica porque se observa primero el máximo de N, después el de P y finalmente el de Z.

3.2 Resultados del análisis de sensibilidad

En la tabla 3.1 se muestra el valor absoluto de las sensibilidades relativas del fitoplancton respecto de los parámetros utilizados en el modelo propuesto para la Bahía de La Paz. Considerando los valores absolutos de las sensibilidades relativas calculadas y en orden decreciente, los parámetros que más influyen en el fitoplancton son: Λ , R_m , g , γ , ϕ , V_m , m y k_s . Los valores absolutos de las sensibilidades relativas $S(P, \Lambda)$, $S(P, R_m)$, $S(P, g)$ y $S(P, \gamma)$ son 1.000, 0.624, 0.624 y 0.267 respectivamente. Estos valores son mayores que el resto de los valores absolutos de las sensibilidades relativas calculadas, los cuales son 5.86×10^{-9} , 5.58×10^{-11} , 2.32×10^{-9} y 8.048×10^{-9} para $S(P, V_m)$, $S(P, k_s)$, $S(P, m)$ y $S(P, \phi)$ respectivamente. Esto quiere decir que los parámetros del modelo propuesto, que mayor influencia tienen en el fitoplancton, son Λ , R_m , g y γ . En la tabla 3.2 se muestra el valor absoluto de las sensibilidades relativas del zooplancton respecto de los parámetros utilizados. Considerando los valores absolutos de las sensibilidades relativas calculadas y, en orden decreciente, los parámetros que más influyen en el zooplancton son: ϕ , V_m , m , Λ , R_m , g , γ y k_s . Los valores absolutos de las sensibilidades relativas $S(Z, \phi)$, $S(Z, V_m)$ y $S(Z, m)$ son entre uno y dos órdenes de magnitud mayores que el resto de los valores absolutos de las sensibilidades relativas calculadas. Esto indica que los parámetros del modelo propuesto que mayor influencia tienen en el zooplancton, son ϕ , V_m y m .

Tabla 3.1 Valor absoluto de la sensibilidad relativa de la respuesta del fitoplancton ante cada uno de los parámetros del modelo.

| Sensibilidad relativa | Valor absoluto |
|------------------------------|------------------------|
| $S(P, V_m)$ | 5.86×10^{-9} |
| $S(P, k_s)$ | 5.58×10^{-11} |
| $S(P, R_m)$ | 0.624 |
| $S(P, \lambda)$ | 1.000 |
| $S(P, \gamma)$ | 0.267 |
| $S(P, m)$ | 2.32×10^{-9} |
| $S(P, g)$ | 0.624 |
| $S(P, \phi)$ | 8.048×10^{-9} |

Tabla 3.2 Valor absoluto de la sensibilidad relativa de la respuesta del zooplancton ante cada uno de los parámetros del modelo.

| Sensibilidad relativa | Valor absoluto |
|-----------------------|----------------|
| $S(Z, V_m)$ | 26.866 |
| $S(Z, k_s)$ | 0.256 |
| $S(Z, R_m)$ | 1.738 |
| $S(Z, \Lambda)$ | 2.787 |
| $S(Z, \gamma)$ | 0.316 |
| $S(Z, m)$ | 10.646 |
| $S(Z, g)$ | 0.738 |
| $S(Z, \phi)$ | 36.860 |

Se observa que la respuesta del fitoplancton no depende en mayor medida de los parámetros asociados con su producción (V_m, ϕ) o su tasa de mortalidad (m). En vez de eso, la respuesta del fitoplancton se ve mayormente influenciada por los parámetros asociados con el pastoreo (Λ, R_m, γ) y con la tasa de mortalidad del zooplancton (g). De acuerdo con Friedrichs y Hofmann (2001), este fenómeno ha sido observado en otros ecosistemas marinos y puede ser un indicador de un control top-down. Los resultados de este trabajo no son suficientes para asegurar tal cosa, ya que hay muchos factores que deben tomarse en cuenta, como analizar el efecto combinado de la presencia de consumidores y la disponibilidad de nutrientes junto con la diversidad de especies de productores en el sistema (Worm *et al.*, 2002). Sin embargo, esto no es el objetivo del

presente trabajo. La respuesta del zooplancton depende en mayor medida de los parámetros asociados con la producción de fitoplancton (V_m, ϕ) y su tasa de mortalidad (m). Todo esto hace evidente la estrecha relación que existe entre la respuesta del fitoplancton y la respuesta del zooplancton.

Con base en los resultados obtenidos en el análisis de sensibilidad, se obtiene que para describir adecuadamente la evolución del fitoplancton es necesario conocer con una mayor exactitud cuatro de los ocho parámetros que utiliza el modelo, mientras que para describir adecuadamente la evolución del zooplancton es necesario conocer con mayor exactitud tres de ellos. Sin embargo, ninguno de los parámetros más influyentes en la respuesta del fitoplancton corresponde a alguno de los parámetros más influyentes en la respuesta del zooplancton. Esto quiere decir que de manera general y debido al acoplamiento entre la evolución del fitoplancton y del zooplancton, es necesario conocer con mayor exactitud siete de los ocho parámetros que utiliza el modelo. Esto no es extraño, ya que el modelo propuesto para la Bahía de La Paz contiene relativamente un número reducido de parámetros, por lo que era de esperarse que para describir adecuadamente la evolución del plancton sea necesario conocer con la mayor exactitud posible la mayor cantidad de ellos.

Conclusiones

El objetivo general de esta tesis fue construir y aplicar un modelo para representar cualitativamente el comportamiento anual del plancton en la Bahía de La Paz. Con base en los resultados obtenidos, se concluye que el modelo propuesto es capaz de reproducir cualitativamente el comportamiento anual que ha sido observado del fitoplancton y del zooplancton en la Bahía de La Paz, por lo que el objetivo general fue alcanzado. Esto es, las mayores concentraciones de fitoplancton y zooplancton se encuentran durante el

período invierno-primavera, mientras que las menores concentraciones se encuentran en el periodo verano-otoño. Los valores máximos de fitoplancton y zooplancton se alcanzan en la primavera; posteriormente, las concentraciones son cada vez menores hasta llegar a los valores mínimos en el otoño. Se considera que el modelo propuesto, a pesar de su simplicidad, constituye un exitoso primer paso hacia la modelación del plancton en la Bahía de La Paz. Esto confirma la hipótesis planteada al principio del trabajo de que puede construirse un modelo NPZ-hidrodinámico que reproduzca el comportamiento anual del plancton en la Bahía de La Paz. Se espera que el modelo desarrollado pueda ser utilizado como base para la construcción de un modelo que pueda no sólo reproducir cuantitativamente el comportamiento anual del plancton en la Bahía de La Paz, sino incluso, su distribución espacial. Esto podría lograrse incluyendo parámetros que no han sido considerados en el modelo aquí propuesto y acoplar esa nueva versión del modelo con un modelo de circulación tridimensional. Para construir un modelo de esta naturaleza y poder validarlo, sería recomendable realizar un monitoreo sistemático de las variables de estado durante un periodo de tiempo que permita observar la mayor cantidad de detalles posibles sobre la forma en que se presenta la evolución temporal del plancton. El análisis de sensibilidad reveló que para describir adecuadamente la evolución del plancton es necesario tener un buen conocimiento de los valores de los parámetros utilizados. Esto quiere decir que si, basándose en el modelo propuesto, se pretende desarrollar un modelo que pueda describir cuantitativamente la dinámica del plancton en la Bahía de La Paz, también deberá considerarse el realizar trabajo de campo para determinar los valores característicos de los parámetros utilizados en el modelo para la región.

Referencias

- Avilés Agúndez, G. (2004) *Productividad primaria estimada por fluorescencia natural durante otoño-invierno en la Bahía de La Paz, B.C.S., México*. Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN, México, 69 p.
- Aydin, K.Y., McFarlane, G. A., King, J. R., Megrey, B. A. y Myers, K. W. (2005) Linking ocean food webs to coastal production and growth rates of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.), using models on three scales. *Deep Sea Research II*, 52:757-780.
- Camarillo Coop, S. (2003), *Variación espacio-temporal de la biomasa zooplanctónica en la Bahía de La Paz, B.C.S., México (1992-1993)*. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, México, 57 p.
- Cervantes Duarte, R., Verdugo Díaz, G., Váldez Holguín, J. E. (2005) Modelo estacional de producción primaria estimada mediante fluorescencia natural en una región costera del Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 15(1): 79-87.
- Coria Monter, E., Monreal Gómez, M.A., Salas de León, D. A., Aldeco Ramírez, J. y Merino Ibarra, M. (2014), Differential distribution of diatoms and dinoflagellates in a cyclonic Eddy confined in the Bay of La Paz, Gulf of California, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119, doi:10.1002/2014JC009916.
- Cruz Orozco, R., Mendoza Maravillas, A. Y Martínez Noriega, C. (1996) Batimetría y sedimentos de la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Oceánides*, 11(1): 21-27.
- de Silva Davila, R. (1997) *Abundancia y distribución de los eufásidos y producción larvaria de Nyctiphanes simplex Hansen, en la Bahía de La Paz, B.C.S., México*. Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN, México, 112 p.
- de Silva Dávila, R. y Palomares García, J.R. (1998) Unusual larval growth production of *Nyctiphanes simplex* in Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Journal of Crustacean Biology*, 18(3): 490-498.
- Denman, K.L. (2003) Modelling planktonic ecosystems: parameterizing complexity. *Progress in Oceanography*, 57: 429-452.
- Denman, K.L. y Peña, M.A. (1999) A coupled 1-D biological/physical model of the northeast subarctic Pacific Ocean with iron limitation. *Deep Sea Research II*, 46: 2877-2908.

- Edwards, C.A., Batchelder, H. P. y Powell, T. M. (2000a) Modeling microzooplankton and macrozooplankton dynamics within a coastal upwelling system. *Journal of Plankton Research*, 22(9):1619–1648.
- Edwards, C.A., Powell, T. M. y Batchelder, H. P. (2000b) The stability of an NPZ model subject to realistic levels of vertical mixing. *Journal of Marine Research*, 58:37–60.
- Esqueda Escárcega, G.M., Hernández Trujillo, S., Aceves Medina, G., Futema Jiménez, S. y Hernández Alfonso, J. R. (2013) Pastoreo del microzooplancton en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(3): 545-557.
- Evans, G.T. y Parslow, J.S. (1985) A model of annual plankton cycles. *Biological Oceanography*, 3(3): 327-347.
- Fasham, M.J.R., Ducklow, H. W. y McKelvie, S. M. (1990) A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research*, 48: 591-639.
- Fennel, W. y Neumann, T. (2004), *Introduction to the modelling of marine ecosystems*, Elsevier, Amsterdam, 297 p.
- Fleming, R.H. (1939) The control of diatom populations by grazing. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 14: 210-227.
- Franks, J.P.S. (2002) NPZ models of plankton dynamics: their construction, coupling to physics, and application. *Journal of Oceanography*, 58: 379-387.
- Franks, J.P.S. y Chen, C. (1996) Plankton production in tidal fronts: A model of Georges Bank in summer. *Journal of Marine Research*, 54: 631-651.
- Franks, J.P.S. y Walstad, L.J. (1997) Phytoplankton patches at fronts: A model of formation and response to wind events. *Journal of Marine Research*, 55: 1-29.
- Franks, J.P.S., Wroblewski, J. S. y Flierl, G. R. (1986) Behavior of a simple plankton model with food-level acclimation by herbivores. *Marine Biology*, 91: 121-129.
- Friedrichs, M.A.M. y Hofmann, E.E. (2001) Physical control of biological processes in the central equatorial Pacific Ocean. *Deep Sea Research I*, 48: 1023–1069.
- Fulton, E.A., Parslow, J. S., Smith, A. D. M. y Johnson, C. R. (2004) Biogeochemical marine ecosystem models II: the effect of physiological detail on model performance. *Ecological Modelling*, 173: 371–406.

- Geider, R.J., Delucia, E. H., Falkowski, P. G., Finzi, A. C., Grime, J. P., Grace, J., Kana, T. M., La Roche, J., Long, S. P., Osborne, B. A., Platt, B., Prentice, I. C., Raven, J. A., Schlesinger, W. H., Smetacek, V., Stuart, V., Sathyendranath, S., Thomas, R. B., Vogelmann, T. C., Williams, P. y Woodward, F. I. (2001) Primary productivity of planet earth: biological determinants and physical constraints in terrestrial and aquatic habitats. *Global Change Biology*, 7: 849-882.
- Gentleman W., Leising, A., Frost, B., Strom, S. y Murray, J. (2003) Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics. *Deep Sea Research II*, 50: 2847–2875.
- González Navarro, E. y Saldierna Martínez, R. (1997) Zooplancton de la Bahía de La Paz, B. C. S. (1990-1991). En: Urbán Ramírez, J. y Ramírez Rodríguez, R. (editores), *La Bahía de La Paz, Investigación y Conservación*, UABCS–CICIMAR–SCRIPPS, México, pp. 43–57.
- Henderson, E.W. y Steele, J.H. (1996) *A shelf plankton model: description and testing*. Scottish Fisheries Research Report No. 57, 14 pp.
- Hernández Trujillo, S., Zárate Villafranco, A., Pacheco Chávez, R., Esqueda Escárcega, G., Hernández Alfonso, J. R. y Aceves Medina, G. (2007) Pastoreo del mesozooplancton sobre el fitoplancton en la Bahía de La Paz, B. C. S., México. *Hidrobiológica*, 17 (3): 225-231.
- Hinckley, S., Napp, J. M., Hermann, A. J. y Parada, C. (2009) Simulation of physically mediated variability in prey resources of a larval fish: a three-dimensional NPZ model. *Fisheries Oceanography*, 18(4): 201-52.
- Jiménez Illescas, A.R. (1996) *Análisis de procesos barotrópicos y baroclínicos en la Bahía de La Paz, B.C.S.* Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 212 pp.
- Jiménez Illescas, A.R., Obeso Nieblas, M., Salas de León, D. A. (1997) Oceanografía física de la Bahía de La Paz. En: Urbán Ramírez, J. y Ramírez Rodríguez, R. (editores), *La Bahía de La Paz, Investigación y Conservación*, UABCS–CICIMAR–SCRIPPS, México, pp. 31–41.
- Kearney, K.A., Stock, C., Aydin, K. y Sarmiento, J. L. (2012) Coupling planktonic ecosystem and fisheries food web models for a pelagic ecosystem: Description and validation for the subarctic Pacific. *Ecological Modelling*, 237: 43-62.

- Kishi, M.J., Kashiwai, M., Ware, D. M., Megrey, B. A., Eslinger, D. L., Werner, F. E., Noguchi-Aita, M., Azumaya, T., Fujii, M., Hashimoto, S., Huang, D., Iizumi, H., Ishida, Y., Kang, S., Kantakov, G. A., Kim, H., Komatsu, K., Navrotsky, V. V., Smith, S. L., Tadokoro, K., Tsuda, A., Yamamura, O., Yamanaka, Y., Yocouchi, K., Yoshie, N., Zhang, J., Zuenko, Y. I. y Zvalinsky, V. I. (2007) NEMURO – a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem. *Ecological Modelling*, 202: 12–25.
- Lalli, C.M. y Parsons, T.R. (1997), *Biological oceanography: an introduction*, Butterworth-Heinemann, Oxford, 314 p.
- Lavaniegos, B.E. y López Cortés, D. (1997) Fatty acid composition and community structure of plankton from the San Lorenzo Channel, Gulf of California. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 45: 845-854.
- Le Quéré, C., Harrison, S. P., Prentice, I. C., Buitenhuis, E. T., Aumont, O., Bopp, L., Claustre, H., Cotrim da Cunha, L., Geider, R., Giraud, X., Klaas, C., Kohfeld, K. E., Legendre, L., Manizza, M., Platt, T., Rivkin, R. B., Sathyendranath, S., Uitz, J., Watson, A. J. y Wolf-Gladrow, D. (2005) Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology*, 11: 2016–2040.
- Levinton, J.S. (2014), *Marine biology: function, biodiversity, ecology*, Oxford University Press, New York, 516 p.
- Martínez López, A., Cervantes Duarte, R., Reyes Salinas, A. y Valdez Holguín, J. E. (2001) Cambio estacional de clorofila en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Hidrobiológica*, 11(1): 45:52.
- Miller, C.B. (2004), *Biological oceanography*, Blackwell Publishing, Massachusetts, 402 p.
- Mojica Ramírez, E. (2006), *Estructura del zooplancton de la Bahía de La Paz, B.C.S. y su relación con la hidrografía durante el verano del 2004*. Tesis de Maestría, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México, 79 p.
- Monreal Gómez, M. A., Molina Cruz, A. y Salas de León, D. A. (2001) Water masses and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during June 1988. *Journal of Marine Systems*, 30: 305-31.
- Newberger, P.A., Allen, J.S. y Spitz, Y.H. (2003) Analysis and comparison of three ecosystem models. *Journal of Geophysical Research*, 108(C3), 3061, doi:10.1029/2001JC001182.

- Obeso Nieblas, M., Gaviño Rodríguez, J.H., Jiménez Illescas, A.R. y Shirasago Germán, B. (2002) Simulación numérica de la circulación por marea y viento del noroeste y sur en la Bahía de La Paz, Baja California Sur. *Océánides*, 17(1): 1-12.
- Obeso Nieblas, M., Jiménez Illescas, A.R. y Troyo Diéguez, S. (1993) Modelación de la marea en la Bahía de La Paz, B.C.S. *Investigaciones Marinas CICIMAR*, 8(1): 13-22.
- Obeso Nieblas, M., Shirasago Germán, B., Gaviño Rodríguez, J., Perez Lezama, E., Obeso Huerta, H. y Jiménez Illescas, A. (2008) Variabilidad hidrográfica en Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995-2005). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43(3): 559-567.
- Obeso Nieblas, M., Shirasago, B., Sánchez Velasco, L. y Gaviño Rodríguez, J.H. (2004) Hydrographic variability in Bahía de La Paz, B.C.S., Mexico during the 1997-1998 El Niño. *Deep Sea Research II*, 51: 689-710.
- Reyes Salinas, A., Cervantes Duarte, R., Morales Pérez, R.A. y Valdez Holguín, J.E. (2003) Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de La Paz, B.C.S. *Hidrobiológica*, 13(2): 103-110.
- Riley, G.A. (1946) Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank. *Journal of Marine Research*, 6: 54-73.
- Riley, G.A. y Bumpus, D.F. (1946) Phytoplankton-zooplankton relationships on Georges Bank. *Journal of Marine Research*, 6: 54-73.
- Salinas González, F., Zaytsev, O. y Makarov, Vyacheslav (2003) Formación de la estructura termohalina del agua en la Bahía de La Paz de verano a otoño. *Ciencias Marinas*, 29(1): 59-65.
- Sánchez Velasco L., Jiménez Rosenberg, S.P.A., Shirasago, B. y Obeso Nieblas, M. (2004) Distribution and abundance of fish larvae in Bahia de La Paz, (Gulf of California) and their relation to hydrographic variability during summer (1997-1998). *Deep Sea Research II*, 51: 723-737.
- Signoret, M. y Santoyo, H. (1980) Aspectos Ecológicos del Plancton de la Bahía de La Paz, Baja California Sur. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, 7(2):217-248.
- Spitz, Y.H., Newberger, P.A. y Allen J.S. (2003) Ecosystem response to upwelling off Oregon coast: Behavior of three nitrogen-based models. *Journal of Geophysical Research*, 108(C3), 3062, doi: 10.1029/2001JC001181.

- Steele, J.H. (1974) *The structure of marine ecosystems*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 128 p.
- Tomović, R. (1963) *Sensitivity analysis of dynamic systems*. McGraw-Hill, New York, 142 p.
- Villegas Aguilera, M.M. (2009) *Fitoplancton silíceo de la zona eufótica, como señal de la actividad primaria en Cuenca Alfonso, Golfo de California*. Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN, México, 78 p.
- Wainwright, T.C., Feinberg, L.R., Hooff, R.C. y Peterson, W.T. (2007) A comparison of two lower trophic models for the California Current System. *Ecological Modelling*, 202: 120-131.
- Wang, Y., Wei, H. y Kishi, M.J. (2013) Coupling of an individual-based model of anchovy with lower trophic level and hydrodynamic models. *Journal of Ocean University of China*, 12(1): 45-52.
- Worm, B., Lotze, H.K., Hillebrand, H. y Sommer, U. (2002) Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning. *Nature*, 417: 848–851.
- Wroblewski, J.S. y O'Brien, J. J. (1976) A spatial model of phytoplankton patchiness. *Marine Biology*, 35: 161-175.