



Universidad Autónoma de Baja California

Facultad de Ciencias Marinas

Implementación de un modelo simple de concentración de fitoplancton y zooplancton

T E S I S

PARA OBTENER EL TÍTULO DE
O C E A N Ó L O G O

PRESENTA:

Ma. de la Luz Lagunas Modesto

Ensenada, Baja California, México. Febrero 2014.

Resumen

Se desarrolló un modelo biológico simple del tipo NPZD (Nutrients-Phytoplankton-Zooplankton-Detritus, por sus siglas en inglés) de la concentración de fitoplancton y zooplancton basado en la concentración del consumo de nitrógeno que modulan el comportamiento del plancton en el océano. El modelo biológico incluye dos nutrientes (amonio y nitrato), dos tamaños de fitoplancton, dos tamaños de zooplancton y detritos. El propósito es desarrollar un módulo que se acoplará a un modelo de circulación oceánica para postprocesar la concentración de fitoplancton y zooplancton como función de la radiación incidente y la disponibilidad de nutrientes, esta última estará determinada por la surgencia y aporte de ríos.

El modelo es de una dimensión con forzamiento en la concentración de nitrógeno y las pruebas demuestran que tiene un comportamiento adecuado. Se prueba que es estable cuando la concentración de nitrógeno no varía, después de un período de ajuste, toma valores constantes. Cuando la concentración de nitrógeno varía, la respuesta del fitoplancton y el zooplancton, así como los otros componentes del modelo, es adecuada.

Implementación de un modelo simple de concentración de fitoplancton y zooplancton

T E S I S

QUE PRESENTA:

Ma. de la Luz Lagunas Modesto

APROBADA POR:

Dr. Jorge Zavala Hidalgo

Director de Tesis

Dr. Jorge Adrián Rosales Casián

Sinodal

Dr. Alejandro Francisco Parés Sierra

Sinodal

Agradecimientos.

Con todo mi cariño y mi amor para las personas que hicieron todo en la vida para que yo pudiera lograr mis sueños, por motivarme y darme la mano cuando sentía que el camino se terminaba, a ustedes por siempre mi corazón y mi agradecimiento, papá y mamá. A mis hermanos por su cariño y apoyo.

A mis profesores que en este andar por la vida, influyeron con sus lecciones y experiencias en formarme como una persona de bien y preparada para los retos que pone la vida, a todos y cada uno de ellos les dedico cada una de estas páginas de mi tesis.

Un agradecimiento especial a mi asesor el Dr. Jorge Zavala por la oportunidad, el apoyo y la confianza que me brindó durante todo este tiempo.

A mis compañeros y amigos que estuvieron a mi lado en esta trayectoria de aprendizaje y conocimiento. Mil gracias por todos los momentos que hemos pasado juntos y por que han estado conmigo siempre aunque sea sólo para dar lata y molestar, *"haiga sido como haiga sido..."*.

No me puedo ir sin antes decirles, que sin ustedes a mi lado no lo hubiera logrado. Les agradezco a todos ustedes con toda mi alma el haber llegado a mi vida y el compartir momentos agradables y momentos tristes, pero esos momentos son los que nos hacen crecer y valorar a las personas que nos rodean. Los quiero mucho y nunca los olvidaré.

Este estudio pudo realizarse con el apoyo de los proyectos CONACYT 133299, PAPITT IN116111, PAPITT RR11611 y CICESE III Simulaciones numéricas de la circulación en el Golfo de México y su análisis.

Índice

1. Introducción	1
1.1. Motivación	1
1.2. Marco teórico	3
1.3. Hipótesis	9
1.4. Objetivo	9
2. Metodología	10
2.1. Modelo biológico	10
2.1.1. Nitrato	16
2.1.2. Amonio	18
2.1.3. Fitoplancton chico	19
2.1.4. Fitoplancton grande	20
2.1.5. Microzooplancton	22
2.1.6. Mesozooplancton	22
2.1.7. Detritos	23
2.2. Solución numérica del modelo	26
2.2.1. Condiciones iniciales	26
3. Resultados y Discusión	28
4. Conclusiones	35

Lista de Figuras

1.	Anomalía mensual de Clorofila-a de la climatología de 1998-2012 del Golfo de México del mes de (a) Octubre y (b) Noviembre	2
2.	Mapa del Golfo de México.	4
3.	Flujo de Nitrógeno entre los componentes del modelo.	12
4.	Concentración de los componentes biológicos con las condiciones del experimento A. En este experimento la concentración de nitrógeno se relaja hacia un valor constante.	29
5.	Concentración de los componentes biológicos con forzamiento en la ecuación de nitrato.	30
6.	Comportamiento de cada componente durante los primeros 60 pasos de tiempo (días).	32
7.	Comportamiento durante los primeros 300 días.	33
8.	Comportamiento durante los primeros 1000 días.	34

Lista de Tablas

- I. Definiciones y valores de los parámetros del modelo biológico. La mayoría de los parámetros tienen valores cercanos a los utilizados en el trabajo de Samuelsen (2008)[24]. Algunos parámetros han sido afinados a un valor diferente para mejorar el rendimiento del modelo. . . . 24
- I. Definición y valores de los parámetros del modelo biológico (continuación). 25

1. Introducción

1.1. Motivación

Este trabajo nació del interés de modelar la productividad primaria (PP) en la Bahía de Campeche (BC), que se encuentra al sur del Golfo de México, con el propósito de determinar cuáles son los principales procesos físicos, químicos y biológicos que modulan la variabilidad anual y estacional de la PP en esta zona.

Martínez-López y Zavala-Hidalgo (2009)[19] realizaron un estudio de la variabilidad estacional e interanual de la concentración de Clorofila-a en el Golfo de México a partir de imágenes satelitales, en dicho estudio se plantea que la Bahía de Campeche se caracteriza por un importante ciclo estacional con transporte de clorofila-a de las plataformas hacia aguas profundas, dicho transporte es explicado por la convergencia de la componente del esfuerzo del viento a lo largo de la costa, observándose que el máximo de concentración de clorofila se presenta durante los meses de octubre-noviembre (Fig. 1).

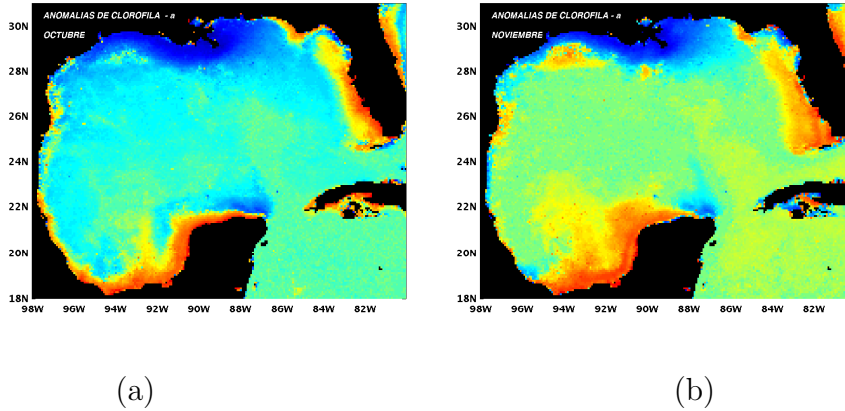


Figura 1: Anomalía mensual de Clorofila-a de la climatología de 1998-2012 del Golfo de México del mes de (a) Octubre y (b) Noviembre

El sur del Golfo de México es una zona muy dinámica y productiva que esta influenciada por diferentes fuentes de descargas de agua continental, cuyo impacto sobre los organismos depende del patron prevaleciente de las corrientes y de los vientos, así como de la fisiografía de la cuenca. Una de las principales fuentes fluviales que vierten agua dulce al Golfo de México es el Sistema fluvial Grijalva-Usumacinta el cual afecta la temperatura y la salinidad de la zona costera, dando lugar a la formación de un frente oceánico que establece las diferencias estacionales de la PP (Flores-Coto et al., 1988[6]; Monreal-Gómez et al., 1992[20]; Signoret et al., 2006[26]; Martínez-López y Zavala Hidalgo, 2009[19]).

La dinámica de la BC se caracteriza por tener una circulación predominantemente ciclónica (Vázquez-de la Cerda et al., 2005)[28]. Es una zona de confluencia de las corrientes costeras provenientes de la plataforma de Tamaulipas y Veracruz (TAVE) y de Campeche. Zavala-Hidalgo et al, (2003)[32] menciona que las

corrientes opuestas se encuentran durante los meses de otoño-invierno frente a las costas de Tabasco y Campeche dando lugar a un transporte de agua hacia mar adentro. Estos movimientos de las masas de agua facilitan el transporte de los organismos planctónicos de aguas oceánicas hacia aguas costeras y viceversa (Hérendez-Becerril et al., 2008[15]; Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009[19]).

1.2. Marco teórico

El propósito de este trabajo es implementar un modulo biológico de una dimensión que responda a las variaciones de las concentraciones de nitrógeno que modulan el comportamiento del plancton en el océano, con el propósito de que este módulo se pueda acoplar a un modelo de circulación oceánica de mesoescala para identificar los mecanismos que controlan la productividad primaria en la Bahía de Campeche (Fig. 2).

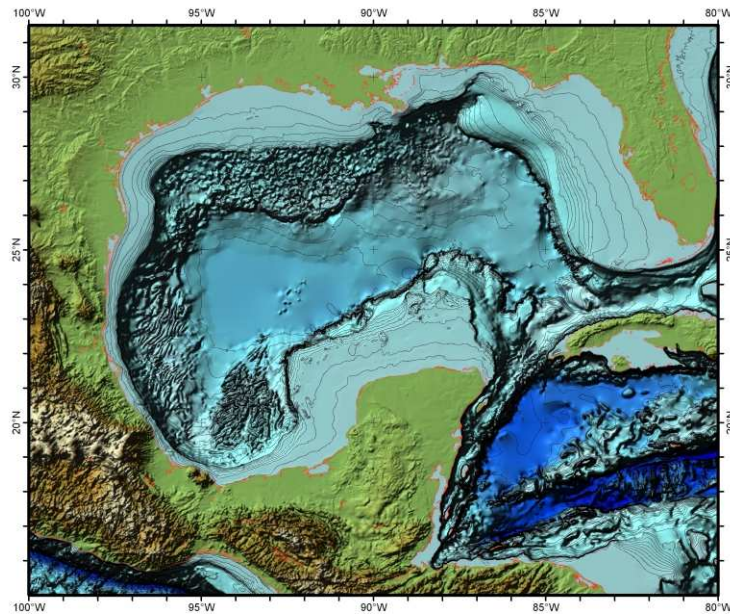


Figura 2: Mapa del Golfo de México.

El uso de modelos de circulación oceánica ha contribuido al entendimiento de los mecanismos que gobiernan la dinámica del océano mediante la ampliación de la teoría más allá de los límites de los métodos analíticos (Böning and Semtner, 2001)[3]. En la práctica las ecuaciones son tan complejas que es imposible resolverlas en forma analítica, por lo cual, es necesario resolver las ecuaciones en forma aproximada usando modelos numéricos.

Los modelos numéricos son una solución numérica de un sistema de ecuaciones diferenciales parciales que representan un fenómeno natural, para el cual existen dos tipos de soluciones: analíticas y numéricas (Obeso, 1986)[22]. Los modelos numéricos son una herramienta muy importante para evaluar y comprender la dinámica de un medio natural por medio de programas computacionales y

con los resultados obtenidos se pueden determinar los principales patrones de comportamiento de una zona de interés, que posteriormente pueden servir como información de entrada para otras aplicaciones.

En el caso del océano el comportamiento está regido por las ecuaciones asociadas a la dinámica de fluidos y otros procesos físicos como la interacción entre la materia y la radiación. En general, estas ecuaciones se expresan como ecuaciones diferenciales parciales, las cuales describen la evolución futura de diferentes variables en función de los datos que se tienen disponibles. El modelo matemático consiste en darle a estas ecuaciones condiciones iniciales y de frontera, y resolverlas integrando numéricamente un cierto tiempo hacia adelante (Takahashi, 2013)[27].

Un modelo numérico de circulación oceánica está compuesto básicamente de una malla en el espacio, las ecuaciones que describen la conservación de la masa, energía, momento y otras propiedades. También se especifican las condiciones iniciales y de frontera (Döös, 2005)[4].

El desarrollo de un modelo numérico capaz de describir fielmente el comportamiento dinámico del sistema complejo, no lineal y turbulento de circulación general del océano enfrenta una gran serie de obstáculos (Böning and Semtner, 2001)[3].

Los modelos de circulación oceánica se han acercado más a la realidad en los últimos años como resultado de la mejora de los métodos numéricos, la eficiencia de las computadoras, así como la disponibilidad de los datos globales para la inicialización y los forzamientos (Semtner,1995)[25].

Los modelos numéricos oceánicos son utilizados para entender y pronosticar procesos físicos, químicos, biogeoquímicos, biológicos, etc., del océano durante determinados períodos de tiempo (Griffies, 2005)[12]. Los modelos biológicos se utilizan para tratar las cuestiones que serían difíciles de responder con experimentos de campo (Macias, 2013)[18].

Existe un gran interés en estudiar el comportamiento de los ecosistemas marinos, integrando conocimientos de los procesos que se llevan a cabo en los ecosistemas marinos. El enfoque más común ha sido el seleccionar algunos grupos funcionales (fitoplancton, zooplancton, nutrientes) y tratar de construir un modelo matemático que los represente en forma aproximada (Bareta, 1995)[2].

La gama de modelos de ecosistemas marinos que existen actualmente se extiende desde modelos simples de tres componentes que incluyen, nutrientes, fitoplancton y zooplancton (NPZ por sus siglas en inglés) o cuatro componentes que incluyen, nutrientes, fitoplancton, zooplancton y detritos (NPZD por sus siglas en inglés) hasta modelos complejos con 20 o más componentes que incluyen diferentes tipos de plancton, múltiples nutrientes y ciclos microbianos (Friedrichs, 2007)[9].

Para la comprensión de los ecosistemas marinos es importante entender la interrelación entre los diferentes componentes físicos y biológicos que controlan el funcionamiento y regulan la dinámica de estos sistemas (Wiseman et al., 1999)[30]. Uno de los mayores retos de la modelación de los ecosistemas marinos es describir la relación que existe entre la circulación y el comportamiento del

plancton. Una opción para tratar este tema es acoplar a modelos de circulación oceánica de mesoescala, información clave de los procesos biológicos e identificar los procesos oceanográficos de mayor influencia en las escalas de tiempo relacionadas a la dinámica poblacional. Los modelos acoplados se construyen típicamente de submodelos que pueden tener diferentes resoluciones, pasos de tiempo, etc. Los modelos se ejecutan casi de forma independiente, pero con un intercambio de información se lleva a cabo en intervalos regulares. Es importante asegurarse de que las propiedades de intercambio de información se mantengan (Wood, 2001)[31].

Varios estudios han mostrado que las concentraciones de plancton dependen fuertemente de la dinámica del océano. En el Golfo de México la estructura y funcionamiento de los ecosistemas costeros son controlados a través de la interacción entre los forzamientos regionales y locales, así como de los eventos que van de alta a baja frecuencia y baja a alta intensidad (Herrerra-Silveira et al., 2006)[15].

La dinámica del océano en las amplias plataformas poco profundas y características del Golfo de México, están fuertemente determinada por el esfuerzo del viento. Por lo tanto, la circulación puede variar en escalas de tiempo acorde con los patrones meteorológicos de escala sinóptica y ser modulada por los ciclos anuales de sistemas de tormentas, el flujo de radiación solar y la descarga de los ríos. Por otra parte el Golfo profundo está fuertemente influenciado por remolinos y por la interacción de estos con el talud, lo cual es importante en los procesos físicos y biológicos. Los movimientos importantes responsables de la dispersión de los nutrientes y el plancton en el Golfo de México ocurren en escalas de tiempo y espacio muy diversas.(Wiseman et al., 1999)[30].

Muchos de los procesos físicos que ocurren en el Golfo de México tienen impacto en la biología. Un ejemplo de los procesos físicos que afectan principalmente la distribución y abundancia de los nutrientes en el mar y por lo tanto la Clorofila *a*, son los ríos y plumas de estuarios, la mezcla vertical debido al *entrainment* asociado con el hundimiento de la capa de mezcla, la surgencia inducida por un rotacional del esfuerzo del viento, surgencias costeras y la advección de agua rica en nutrientes (Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009)[19].

La aplicación de los modelos biológicos en el estudio de los ecosistemas marinos esta muy generalizada, sin embargo la cuantificación objetiva de los resultados de estos modelos es poco común. Como el conocimiento respecto a los complejos componentes de los ecosistemas marinos sigue creciendo, los modelos correspondientemente son cada vez más complejos ya que incluyen un mayor número de organismos y procesos biológicos (Friedrichs, 2007)[9].

En general, los modelos físicos-biológicos acoplados son herramientas fundamentales para hacer frente a los complejos procesos que ocurren en los sistemas marinos (Werner, 2007)[29].

En el capítulo 2 se describe cada uno de los elementos que conforman el modulo biológico y el experimento numérico que se realizó. En el capítulo 3 se presentan los resultados y discusiones del modulo biológico. En el capítulo 4 se presentan las conclusiones del trabajo.

1.3. Hipótesis

Se espera que el modelo desarrollado simule adecuadamente las concentraciones de fitoplancton y zooplancton cuando varían los nutrientes, la luz y detritos.

1.4. Objetivo

Implementar un modelo biológico simple del tipo NPZD (Nutrients-Phytoplankton-Zooplankton-Detritus, por sus siglas en inglés) que se acoplará a un modelo de circulación oceánica para postprocesar la concentración de fitoplancton y zooplancton como función de la radiación incidente y la disponibilidad de nutrientes, que a su vez depende de procesos físicos en el océano y de la descarga a través de los ríos.

2. Metodología

2.1. Modelo biológico

Se desarrolló un modulo biológico en una dimensión, tomando como referencia las ecuaciones del trabajo de Samuelsen (2008)[24]. La fórmula general de la ecuación del modelo biológico es:

$$\frac{\partial C_i}{\partial t} = Ph(C_i, \vec{V}, K_v) + Bio_i(C_1, C_2, \dots, C_7) \quad (1)$$

$Ph(C_i, \vec{V}, K_v)$ representa el transporte por advección, hundimiento y difusión turbulenta de nutrientes y los otros componentes del modelo, y $Bio_i(C_1, C_2, \dots, C_7)$ representa las fuentes y los sumideros de origen biológico que modulan el comportamiento del plancton, como la reproducción, la depredación y la mortalidad.

En este trabajo se desarrolló $Bio_i(C_1, C_2, \dots, C_7)$, simplificando la fórmula de la siguiente manera:

$$\frac{\partial C_i}{\partial t} = Bio_i(C_1, C_2, \dots, C_7) \quad (2)$$

Donde (C_1, C_2, \dots, C_7) son los componentes individuales del ecosistema.

Este modelo biológico es a base de Nitrógeno, que es un nutriente limitante de la producción primaria en el océano (Franks, 2002)[8]. El modelo biológico cuenta con dos categorías de tamaño de zooplancton y dos categorías de tamaño de fitoplancton que representan el picoplancton (0.2 a 2.0 μm), y el nanoplancton (2.0 a 20 μm) que son comunes en el océano abierto.

Los siete componentes biológicos que conforman el modelo biológico son: amonio (A), nitrato (N) , fitoplancton chico (P_1), fitoplancton grande (P_2), microzooplancton (Z_1), mesozoplancton (Z_2) y detritos (D) (figura 3) .

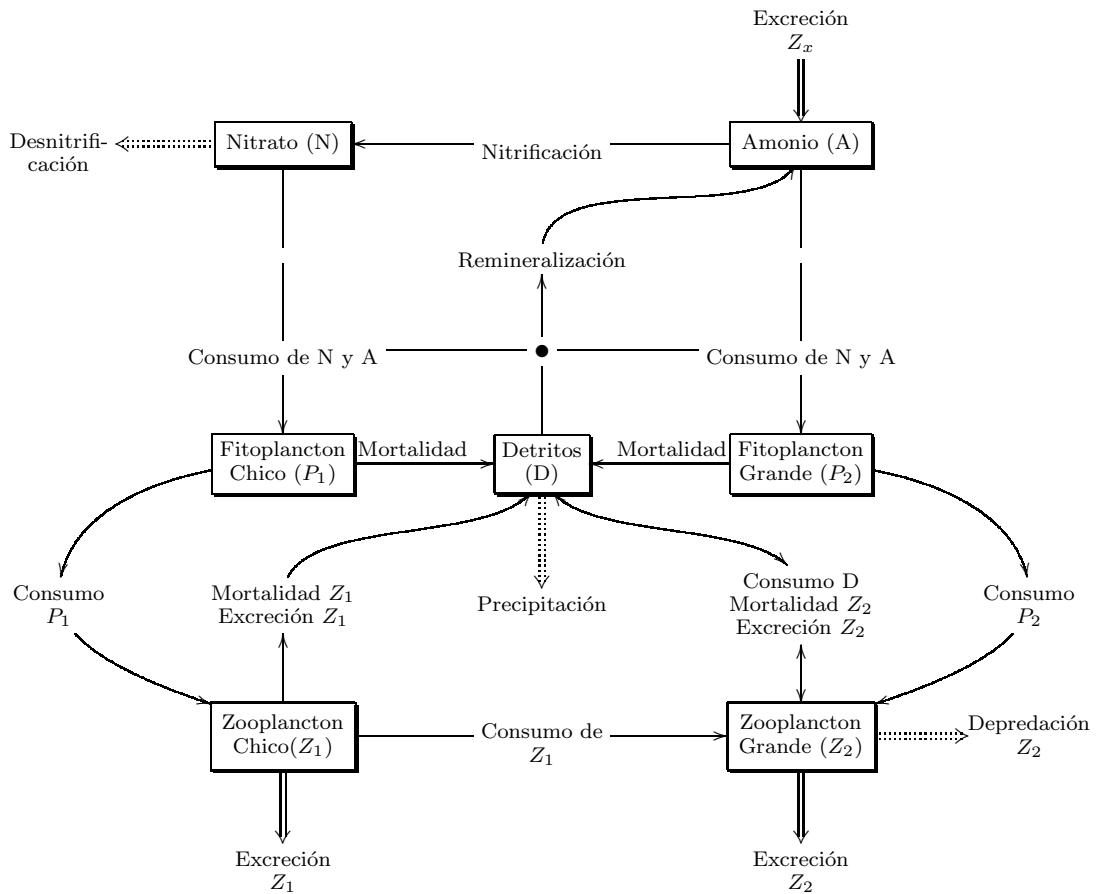


Figura 3: Flujo de Nitrógeno entre los componentes del modelo.

Cada uno de los componentes biológicos mencionados anteriormente los identificaremos de la siguiente manera:

$$Bio_N = \text{Nitrato (N)},$$

$$Bio_A = \text{Amonio (A)},$$

$$Bio_{P_1} = \text{Fitoplancton chico (} P_1 \text{)},$$

$$Bio_{P_2} = \text{Fitoplancton grande (} P_2 \text{)},$$

$$Bio_{Z_1} = \text{Zooplancton chico (} Z_1 \text{)},$$

$Bio_{Z2} =$ Zooplancton grande (Z_2),

$Bio_D =$ Detritos (D).

Los componentes del modulo biológico se calculan de la siguiente manera:

$Bio_N \Rightarrow$ Nitrificación - Consumo N - Desnitrificación + Relajación N,

$Bio_A \Rightarrow$ Excreción A - Consumo A + Remineralización D - Nitrificación,

$Bio_{P1} \Rightarrow$ Crecimiento P_1 - Depredación P_1 - Mortalidad P_1 ,

$Bio_{P2} \Rightarrow$ Crecimiento P_2 - Depredación P_2 - Mortalidad P_2 ,

$Bio_{Z1} \Rightarrow$ Ingestión Z_1 - Depredación Z_1 - Mortalidad Z_1 - Excreción Z_1 ,

$Bio_{Z2} \Rightarrow$ Ingestión Z_2 - Depredación Z_2 - Mortalidad Z_2 - Excreción Z_2 ,

$Bio_D \Rightarrow$ Excreción Z_x + Mortalidad P_x + Mortalidad Z_x - Consumo D
- Remineralización D - Precipitación D.

Y cada uno de los elementos que modulan las variaciones de Bio_N , Bio_A , Bio_{P1} , Bio_{P2} , Bio_{Z1} , Bio_{Z2} y Bio_D se determinan de la siguiente manera:

Crecimiento de P1 =

$$\mu_{P1} \left[\underbrace{\frac{NP_1}{N + K_{N1}} \left(\frac{K_{p,P1}^2}{K_{p,P1}^2 + A^2} \right)}_{\text{Consumo de N}} + \underbrace{\frac{AP_1}{A + K_{A1}} \left(\frac{A^2}{K_{p,P1}^2 + A^2} \right)}_{\text{Consumo de A}} \right],$$

Crecimiento de P2 =

$$\mu_{P2} \left[\underbrace{\frac{NP_2}{N + K_{N2}} \left(\frac{K_{p,P2}^2}{K_{p,P2}^2 + A^2} \right)}_{\text{Consumo de N}} + \underbrace{\frac{AP_2}{A + K_{A1}} \left(\frac{A^2}{K_{p,P2}^2 + A^2} \right)}_{\text{Consumo de A}} \right],$$

$$\text{Mortalidad de P} = \underbrace{\max \left(m_{P_1} P_1, \frac{m_{P_1} P_1^2}{P_1^{quad}} \right)}_{\text{Mortalidad P1}} + \underbrace{\max \left(m_{P_2} P_2, \frac{m_{P_2} P_2^2}{P_2^{quad}} \right)}_{\text{Mortalidad P2}},$$

$$\text{Alimentación de Z1} = \varepsilon_{Z1} \left(\underbrace{G_{max1} (1 - e^{-\Lambda_{Z1} P_1}) P_1 Z_1}_{G1=\text{Pastoreo-Depredación de P1-Z1}} \right),$$

G_1 = Tasas de ingestión de Z_1 .

$$G_1 = G_{z1}(P_1, Z_1),$$

$$G_{z1}(P_1, Z_1) = G_{max1} (1 - e^{-\Lambda_{Z1} P_1}) P_1 Z_1 ,$$

$$\text{Alimentación de Z2} = \varepsilon_{Z2} \left(\underbrace{\frac{G_{z2} \phi_1 P_2}{\sum_{i=1}^3 \phi_i F_i}}_{\text{Pastoreo-Depredación de P2}} + \underbrace{\frac{G_{z3} \phi_2 Z_1}{\sum_{i=1}^3 \phi_i F_i}}_{\text{P-D de Z1}} + \underbrace{\frac{G_{z4} \phi_2 D}{\sum_{i=1}^3 \phi_i F_i}}_{\text{P-D de D}} \right),$$

G_2 = Tasas de ingestión de Z_2 .

$$G_2 = \sum_{x=1}^3 G^{z(x+1)}(F_x, Z_2),$$

$$G^{z(x+1)}(F_x, Z_2) = \frac{\phi_x F_x}{\sum_{i=1}^3 \phi_i F_i} G_{max2} (1 - e^{-\Lambda_{Z2,x} F_x}),$$

$$\text{Excreción de } \mathbf{Zx} = 0,5 \left[\underbrace{(1 - \varepsilon_{Z1})G_1}_{\text{Excreción de } Z1} + \underbrace{(1 - \varepsilon_{Z2})G_2}_{\text{Excreción de } Z2} \right] ,$$

$$\text{Mortalidad de } \mathbf{Zx} = \underbrace{M_{Z1}Z_1}_{\text{Mortalidad } Z1} + \underbrace{M_{1Z2}Z_2 + M_{2Z2}Z_2^2}_{\text{Mortalidad } Z2} ,$$

$$\text{Nitrificación} = \frac{\beta A}{1 + PAR} ,$$

$$\text{Relajación } \mathbf{N} = \lambda(z)(N_T - N) ,$$

$$\text{Desnitrificación} = \delta \left(\frac{k_o}{O_2(T) + k_o} \right) D ,$$

$$\text{Remineralización} = \eta D ,$$

$$\text{Precipitación } \mathbf{D} = 0,01(D) .$$

A continuación se describen cada uno de los procesos que modulan las variaciones de la concentración de los elementos que conforman al módulo biológico.

2.1.1. Nitrato

$Bio_N \Rightarrow$ Nitrificación - Consumo N - Desnitrificación + Relajación N ,

$$\begin{aligned}
 Bio_N = & \frac{\beta A}{1 + PAR} - \mu_{P1} \frac{NP_1}{N + K_{N1}} \left(\frac{K_{p,P2}^2}{K_{p,P1}^2 + A^2} \right) \\
 & - \mu_{P2} \frac{NP_2}{N + K_{N2}} \left(\frac{K_{p,P2}^2}{K_{p,P2}^2 + A^2} \right) - \delta \left(\frac{k_o}{O_2(T) + k_o} \right) D \\
 & + \lambda(z)(N_T - N),
 \end{aligned} \tag{3}$$

donde:

$$\mu_x = f(E(z)) = \mu_{x,max} (1 - \exp(-\alpha_{IR} * E(z)/\mu_{x,max})), \tag{4}$$

$$E(z) = E_o \exp((k_w + k_p(z))z), \tag{5}$$

$$k_p(z) = 0,0518 \left[Cla_N (P_1(z) + P_2(z)) \right]^{0,428}, \tag{6}$$

$$O_2(T) = 0,4019T^2 - 4,0060T + 14,7467. \tag{7}$$

La nitrificación es inversamente proporcional a la Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR, por sus siglas en inglés), ya que es un proceso de fotoinhibición.

Los términos segundo y tercero de la ecuación 3 corresponden al consumo de nitrato por el fitoplancton chico y grande, respectivamente.

El parametro μ_x (Ec. 4) representa la tasa de crecimiento del fitoplancton chico y grande el cual depende de la irradiancia E_z (Ec. 5).

E_z (Ec. 5) a cierta profundidad se calcula como una función de la atenuación de la luz en el agua y de la atenuación por el fitoplancton.

Donde:

z : tiene un valor de cero en la superficie y decrece hacia abajo,

E_o : es la irradiancia en la superficie,

K_w : es el coeficiente de atenuación del agua ($0.0384 m^{-1}$).

El término $k_p(z)$ (Ec. 6) es el coeficiente de atenuación del plancton (Loukos et al., 1997)[17].

Donde:

Cl_{a_N} : es el valor que se asume de la relación entre el crecimiento de la clorofila-*a* y la concentración nitrato ($1.2 \frac{gCl_a}{molN}$).

Los términos de consumo de nitrato por el fitoplancton (Ec. 3) representan la inhibición de amonio por consumo de nitrato. El parámetro $K_{p,x}$ determina la tasa de inhibición de amonio.

Cuando $K_{p,x}$ es grande, la inhibición de amonio es débil y sólo es importante cuando las concentraciones de amonio son grandes.

Cuando la concentración de amonio es igual a $K_{p,x}$ el plancton usa el 50% de amonio y el 50% de nitrato para su crecimiento.

De acuerdo con Armstrong (1999)[1], la inhibición del amonio es mas severa cuando el plancton es limitado por el hierro. Como la limitación del hierro es usualmente más severa para organismos grandes, se establece un valor menor de $K_{p,x}$ para el grupo de fitoplancton grande que para el grupo de fitoplancton chico. Aparece un término similar en la ecuación de amonio para asegurar que el crecimiento del fitoplancton no pueda exceder la tasa máxima de crecimiento.

El término de desnitrificación es muy pequeño por encima de la termoclina (Oguz, 2002)[23], este proceso puede ocurrir cuando el oxígeno se agota. La concentración de oxígeno es calculada como una función de la temperatura (Ec. 7) (Samuelsen, 2008)[24]. En el proceso de desnitrificación hay una pérdida de materia orgánica (detritos).

2.1.2. Amonio

$Bio_A \Rightarrow$ Excreción A - Consumo A + Remineralización D - Nitrificación ,

$$\begin{aligned}
 Bio_A = & 0,5 [(1 - \varepsilon_{Z1})G_1 + (1 - \varepsilon_{Z2})G_2] - \mu_{P1} \frac{AP_1}{A + K_{A1}} \left(\frac{A^2}{K_{p,P1}^2 + A^2} \right) \\
 & - \mu_{P2} \frac{AP_2}{A + K_{A2}} \left(\frac{A^2}{K_{p,P2}^2 + A^2} \right) + \eta D - \frac{\beta A}{1 + PAR}, \quad (8)
 \end{aligned}$$

De la ecuación 8, G_1 y G_2 representa la tasa de ingestión del micro y mesozooplancton respectivamente, G_1 se describe en la ecuación 10 y G_2 en la ecuación 12.

La fracción de alimento que no es asimilada por el zooplancton para el crecimiento esta dado por $(1 - \varepsilon_{zx})$. La mitad de la ingestión del zooplancton no asimilado se añade al reservorio de amonio y la otra mitad al de detritus (Moore *et al.*, 2002)[21]. Los términos tercero y cuarto de la ecuación 8 representan el consumo de amonio por el fitoplancton chico y grande respectivamente. La remineralización del detritus es linealmente dependiente de la concentración de detritos.

2.1.3. Fitoplancton chico

$Bio_{P_1} \Rightarrow$ Crecimiento P_1 - Depredación P_1 - Mortalidad P_1 ,

$$\begin{aligned}
 Bio_{P_1} = & \mu_{P_1} \left[\frac{NP_1}{N + K_{N1}} \left(\frac{K_{p,P_1}^2}{K_{p,P_1}^2 + A^2} \right) + \frac{AP_1}{A + K_{A1}} \left(\frac{A^2}{K_{p,P_1}^2 + A^2} \right) \right] \\
 & - G_{z1}(P_1, Z_1) - \max \left(m_{p1}P_1, \frac{m_{P_1}P_1^2}{P_1^{quand}} \right), \quad (9)
 \end{aligned}$$

Donde:

$$G_1 = G_{z1}(P_1, Z_1) = G_{max1}(1 - e^{-\Lambda_{z1}P_1})P_1Z_1, \quad (10)$$

El crecimiento del fitoplancton chico esta dado por la ingestión de nitrato y amonio (Ec. 9). El término $G_{z1}(P_1, Z_1)$ es la depredación del fitoplancton chico por el microzooplancton. La alimentación del microzooplancton se calcula con la fórmula modificada de pastoreo Ivlev (Gentleman *et al.*, 2003 [10]). Esté término tiene la ventaja de reducir la ocurrencia de ciclos límite entre el fitoplancton chi-

co y el microzooplancton (Franks *et al.*, 1986) [7]. El término de mortalidad es lineal a bajas concentraciones y cuadrático en altas concentraciones de fitoplancton chico, se convierte en cuadrático cuando las concentraciones de fitoplancton exceden el valor de P^{quad} . Esto se hace para amortiguar las concentraciones de fitoplancton extremadamente altas que pueden causar que la concentración de nutrientes lleguen a valores negativos.

2.1.4. Fitoplancton grande

$Bio_{P_2} \Rightarrow$ Crecimiento P_2 - Depredación P_2 - Mortalidad P_2 ,

$$Bio_{P_2} = \mu_{P_2} \left[\frac{NP_2}{N + K_{N2}} \left(\frac{K_{p,P_2}^2}{K_{p,P_2}^2 + A^2} \right) + \frac{AP_2}{A + K_{A1}} \left(\frac{A^2}{K_{p,P_2}^2 + A^2} \right) \right] - \frac{\phi_1 P_2}{\phi_1 P_2 + \phi_2 Z_1 + \phi_3 D} G_{z2}(P_2, Z_2) - max \left(m_{p2} P_2, \frac{m_{P_2} P_2^2}{P_2^{quad}} \right), (11)$$

Las fuentes y sumideros biológicos para el fitoplancton grande son similares a las del fitoplancton chico. La principal diferencia es que el fitoplancton grande es pastoreado por el mesozooplancton en lugar del microzooplancton. El mesozooplancton se alimenta de fitoplancton grande, microzooplancton y detritos (Ec. 12).

$$G_2 = \frac{\phi_1 P_2 G_{z2}(P_2, Z_2) + \phi_2 Z_1 G_{z3}(Z_1, Z_2) + \phi_3 D G_{z4}(D, Z_2)}{\phi_1 P_2 + \phi_2 Z_1 + \phi_3 D}, (12)$$

$$G_{z(x+1)}(F_x, Z_2) = \frac{\phi_x F_x}{\sum_{i=1}^3 \phi_i F_i} G_{max2} (1 - e^{-\Lambda_{Z2,x} F_x}), (13)$$

La x determina la principal fuente de alimentación del mesozooplancton, F_x es el tipo de comida que puede ser fitoplancton grande, microzooplancton o detritos.

Donde:

$$F_1 = Bio_{P_2} ,$$

$$F_2 = Bio_{Z_1}$$

y

$$F_3 = Bio_D .$$

ϕ_x es un índice de preferencia del tipo de alimento. Se asume que el mesozooplancton prefiere alimentarse de fitoplancton grande sobre el zooplancton chico y de detritos cuando otro alimento escasea (Goes *et al.*, 1999 [11]; Kiorboe *et al.*, 1996 [16]).

Las constantes ϕ_x tienen los valores siguientes:

ϕ_1 : Preferencia del mesozooplancton por el fitoplancton grande (0.7) ,

ϕ_2 : Preferencia del mesozooplancton por el zooplancton chico (0.2)

y

ϕ_3 : Preferencia del mesozooplancton por el detritus (0.1) .

Por lo tanto:

$G_{z_2}(P_2, Z_2)$: Pastoreo de fitoplancton grande por el mesozooplancton.

$G_{z3}(Z_1, Z_2)$: Pastoreo de microzooplancton por el mesozoplancton.

$G_{z4}(D, Z_2)$: Consumoo de detritos por el mesozoplancton.

2.1.5. Microzooplancton

$Bio_{Z1} \Rightarrow$ Ingestión Z_1 - Depredación Z_1 - Mortalidad Z_1 - Excreción Z_1 ,

$$Bio_{Z1} = \varepsilon_{Z1}G_{z1}(P_1, Z1) - \frac{\phi_2 Z_1}{\phi_1 P_2 + \phi_2 Z_1 + \phi_3 D} G_{z3}(Z_1, Z_2) - M_{Z1}Z_1 - (1 - \varepsilon_{Z1})G_1, (14)$$

El primer término de la ecuación 14 corresponde a la ingestión de fitoplancton chico por el microzooplancton, el segundo término representa la depredación del microzooplancton por el mesozoplancton (Ec. 12), el tercer término determina la mortalidad del microzooplancton que se calcula con un coeficiente de mortalidad lineal y el último término es la excreción de amonio por el microzooplancton.

2.1.6. Mesozoplancton

$Bio_{Z2} \Rightarrow$ Ingestión Z_2 - Mortalidad Z_2 - Excreción Z_2 - Depredación Z_2 ,

$$Bio_{Z2} = \varepsilon_{Z2}G_2 - (M1_{Z2}Z_2 + M2_{Z2}Z_2^2) - (1 - \varepsilon_{Z2})G_2 - 1e^{-2}Z_2 \quad (15)$$

El primer término representa la ingestión del mesozoplancton, que tiene la opción de alimentarse de fitoplancton grande, microzooplancton y detritos,

$G_z(F(x), Z_2)$ (Ec. 12), el segundo término es la mortalidad que se calcula con un término lineal y uno cuadrático, el tercer término es la excreción de amonio por el mesozooplancton y el último término es la depredación de Z_2 .

2.1.7. Detritos

La parte del detritos en el modelo representa el material orgánico muerto como el fitoplancton muerto, el zooplancton muerto y los "pellets" fecales.

$Bio_D \Rightarrow$ Excreción Z_x + Mortalidad P_x + Mortalidad Z_x - Consumo D
- Remineralización D - Precipitación D ,

$$\begin{aligned}
 Bio_D = & 0,5 [(1 - \varepsilon_{Z1})G_1 + (1 - \varepsilon_{Z2})G_2] + \max \left(m_{P1}P_1, \frac{m_{P1}P_1^2}{P_1^{quad}} \right) \\
 & + \max \left(m_{P2}P_2, \frac{m_{P2}P_2^2}{P_2^{quad}} \right) + (M_{Z1}Z_1 + M_{1Z2}Z_2 + M_{2Z2}Z_2^2) - \eta D \\
 & - \frac{\phi_3 D}{\phi_1 P_2 + \phi_2 Z_1 + \phi_3 D} G_{z4}(D, Z_2), \tag{16}
 \end{aligned}$$

De la ecuación 16 el primero y segundo términos corresponden a la excreción de amonio por el microzooplancton y mesozooplancton (Z_x), respectivamente. El tercer y cuarto términos corresponden a la mortalidad del fitoplancton chico y grande (P_x), respectivamente, el quinto término es la mortalidad del micro y mesozooplancton (Z_x); estos tres términos (excreción Z_x , mortalidad P_x y mortalidad Z_x) representan la fuente de detritos, por otra parte, los sumideros de detritos son el consumo de detritos por el mesozooplancton, la remineralización y la precipitación de detritos.

Tabla I: Definiciones y valores de los parámetros del modelo biológico. La mayoría de los parámetros tienen valores cercanos a los utilizados en el trabajo de Samuelsen (2008)[24]. Algunos parámetros han sido afinados a un valor diferente para mejorar el rendimiento del modelo.

<i>Parámetro</i>	<i>Descripción</i>	<i>Valor para talla chica</i>	<i>Valor para talla grande</i>	<i>Unidades</i>
ω_D	Velocidad de hundimiento del detritos	15.00	15.00	m/día
ω_{P2}	Velocidad de hundimiento del fitoplancton	0.0	1.00	m/día
β	Nitrificación del amonio	0.10	0.10	día^{-1}
$N_{N,P1}$ $K_{N,P2}$	Media saturación de nitrato por el fitoplancton	0.8	2.0	mmol N/m^3
$N_{p,P1}$ $K_{p,P2}$	Coefficiente de inhibición por el fitoplancton	0.5	0.3	mmol N/m^3
δ	Tasa máxima de desnitrificación	0.15	0.15	día^{-1}
k_o	Constante de media saturación por desnitrificación	5.00	5.00	$\text{mmolO}_2/\text{m}^3$
$\mu_{P1,max}$ $\mu_{P2,max}$	Tasa de máxima de crecimiento para el fitoplancton	0.8	1.6	día^{-1}
α_{IR}	Pendiente inicial de la curva irradiancia-fotosíntesis	0.07	0.07	m^2/E

Continúa en la siguiente página

Tabla I: Definición y valores de los parámetros del modelo biológico (continuación).

Continuación de la tabla				
<i>Parámetro</i>	<i>Descripción</i>	<i>Valor para talla chica</i>	<i>Valor talla grande</i>	<i>Unidades</i>
ε_{Z1} ε_{Z2}	Asimilación eficiente de zooplancton	0.07	0.07	-
η	Remineralización del detritos	0.10	0.10	dia^{-1}
$K_{A,P1}$ $K_{A,P2}$	Media saturación de amonio por el fitoplancton	0.04	0.6	$mmol\ N/m^3$
m_{P1} m_{P2}	Mortalidad del fitoplancton	0.01	0.01	dia^{-1}
P_1^{quad} P_2^{quad}	Concentración de fitoplancton donde los terminos de mortalidad son cuadraticos	4.00	4.00	$mmol\ N/m^3$
Λ_{Z1} Λ_{Z2}	Constante de pastoreo Ivlev para el zooplancton pequeño	5.00	4.50	$mmol\ N/m^3$
G_{max1} G_{max2}	Tasa máxima de crecimiento para el zooplancton	2.50	0.20	dia^{-1}
M_{Z1} M_{Z2}	Mortalidad lineal del zooplancton	0.05	0.02	dia^{-1}
$M1_{Z2}$	Mortalidad cuadratica del zooplancton	-	0.02	$m^3/mmolNdia$

2.2. Solución numérica del modelo

En esta sección se describe la configuración para correr el modelo y los experimentos numéricos realizados.

Para evaluar el desempeño se configuró el sistema de ecuaciones y se trabajó con un paso de tiempo de un día y una profundidad fija de 22.3 m. Los nutrientes y la irradiancia en superficie se determinan a priori.

2.2.1. Condiciones iniciales

Los valores iniciales para todas las variables son propuestas con valores similares a los observados y siguiendo a Samuelson (2008) [24] (ver Tabla 1). El valor inicial para todas las variables, excepto el nitrato, se establece en un valor bajo constante (0.01 mmolN/m^3).

La valor inicial para el nitrato se calcula usando una relación lineal de nitrato-temperatura (Fiedler et al., 1991 [5]). Por encima de una temperatura determinada, esta relación dará lugar a un valor negativo de concentración de nutrientes, por lo tanto, se elige un valor de 0.01 mmolN/m^3 . La relación de nitrato con la temperatura es:

$$N = \begin{cases} -2,04 + 58,78T < 28,81 \\ 0,01T \geq 28,81 \end{cases}$$

El contenido de nitratos se relaja a un valor predeterminado fijo o variable en el tiempo. La irradianza en superficie también es fija pero varía con la pro-

fundidad de estudio porque la atenuación depende de la concentración de otras variables.

El fitoplancton pequeño y el grande, el microzooplancton y el mesozooplancton, el detritos, el amonio y el nitrato evolucionan libremente como función del contenido de nutrientes, la irradianza y las concentraciones de los diversos elementos del modelo.

3. Resultados y Discusión

Se realizaron dos experimentos, en el primero (A) la concentración de nitrógeno se relaja hacia un valor constante. En el segundo, (B), la concentración de nitrógeno oscila cosenoidalmente.

(A) En el primer experimento numérico las condiciones iniciales de la concentración de cada una de las variables del modelo se presentan en la Tabla I. En la ecuación 3 para la concentración de nitrógeno el término de relajación tiene un valor de $RN = \lambda(z)(N_T - N)$ y el coeficiente del término de relajación de un mes. Considerando que la unidad de tiempo es de 1 día.

Los resultados que se muestran a continuación son del módulo biológico, donde se muestra el comportamiento del modelo con los ajustes que se le realizaron.

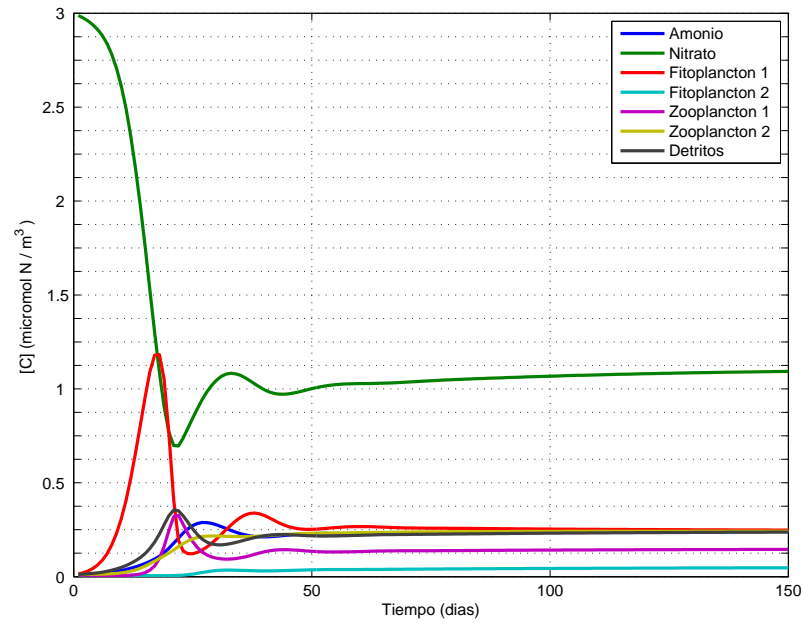


Figura 4: Concentración de los componentes biológicos con las condiciones del experimento A. En este experimento la concentración de nitrógeno se relaja hacia un valor constante.

En la figura 4 se muestra que el modelo es estable ya que después de un determinado periodo de tiempo la concentración de cada componente del sistema se vuelve constante.

(B) En el segundo experimento las condiciones iniciales fueron iguales, pero el término de relajación de nitrógeno osciló, con una función cosenoidal alrededor de un valor medio ($RN = \lambda(z) [N_T - N * 2\cos(2\pi * t/40)]$), con un periodo de un día. Este permite estudiar la respuesta de cada uno de los componentes del modelo a variaciones en el aporte de nutrientes.

Por otro lado con el forzamiento periódico en la ecuación de nitrato, el sistema se empieza a comportar de una manera periódica hasta alcanzar nuevamente una estabilidad dinámica (Fig. 5).

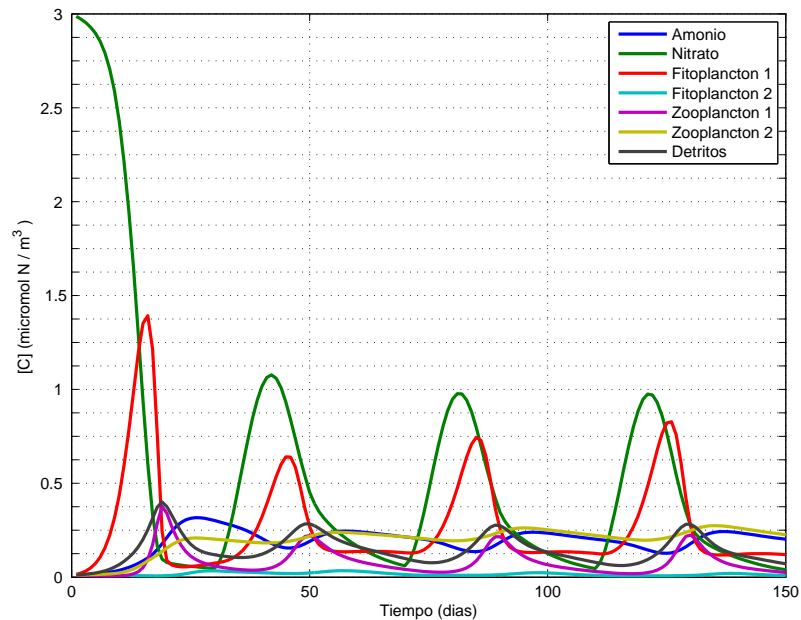


Figura 5: Concentración de los componentes biológicos con forzamiento en la ecuación de nitrato.

Si analizamos el comportamiento de las concentraciones de cada componente biológico con el forzamiento del nitrato podemos observar que cada componente biológico responde a este forzamiento (Fig. 6).

El nitrato, como nutriente principal decrece, por el consumo del fitoplancton, principalmente por el consumo del fitoplancton pequeño, podemos observar un pequeño desfase entre el máximo de fitoplancton pequeño y el mínimo de Nitrato.

Por otro lado, el decremento en la concentración de fitoplancton pequeño inicia cuando el microzooplancton y el detritos empiezan a aumentar su concentración.

Las concentración de mesozooplancton parece tener una respuesta más lenta comparada con la del microzooplancton, en forma similar al comportamiento observado por el fitoplancton grande con respecto al fitoplancton chico.

El acoplamiento de las ecuaciones trabaja de manera eficiente, ya que manteniendo casi constante la concentración de nitrato el sistema tiende a estabilizarse (Fig. 4), y forzando el sistema con una concentración de nitrato periódica, después de un determinado tiempo el comportamiento se vuelve estable (Fig. 5).

En la figura 6 observamos que el nutriente principal para el fitoplancton pequeño es el nitrato, siendo el nitrato un nutriente de fácil asimilación por su composición química, en comparación con el amonio, que se encuentra en otro nivel de configuración electrónica (Gruber, 2008)[13].

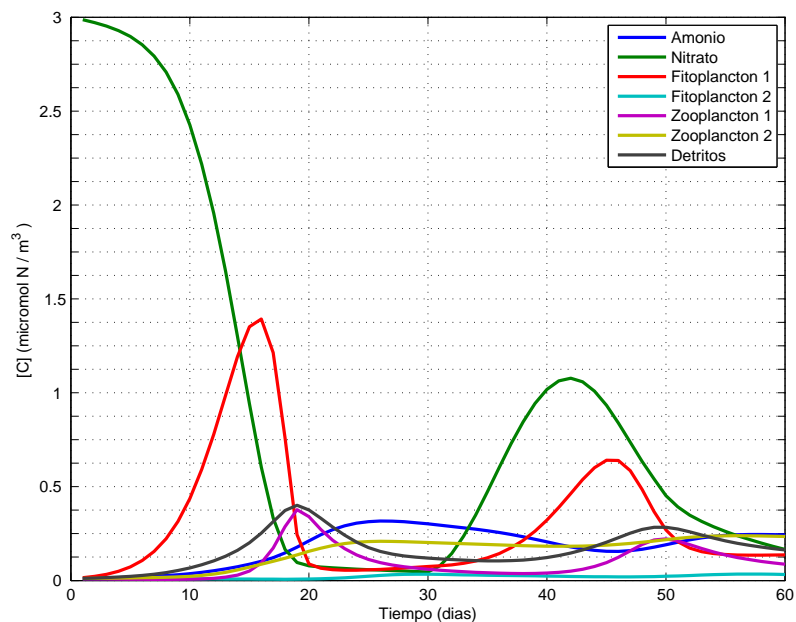


Figura 6: Comportamiento de cada componente durante los primeros 60 pasos de tiempo (días).

El fitoplancton pequeño aumenta su concentración a medida de que la concentración de nitrato disminuye, hasta un cierto límite.

También podemos observar que cuando el microzooplancton y el detritos se incrementan, empiezan a disminuir las concentraciones de nitrato y fitoplancton pequeño. A su vez, cuando las concentraciones de mesozooplancto y el monio empiezan a incrementarse el microzooplancton y detritos disminuyen. Lo que observamos de la concentración de fitoplancton grande es que la velocidad de asimilación y el crecimiento es mas lenta en comparación de las demás concentraciones de los componentes biológicos, pero podemos decir que tiene un comportamiento similar al del mesozooplancton.

En el siguiente ciclo el nitrato y el fitoplancton pequeño no aumentan tanto su concentración como en el primer ciclo, pero podemos notar que el fitoplancton grande aumenta su concentración cada nuevo ciclo y lo mismo pasa con el mesozooplancton, pero en menor escala. Por el contrario, el fitoplancton grande disminuye ligeramente su concentración cada nuevo ciclo.

Sin embargo, aproximadamente en el paso de tiempo 300 el sistema se estabiliza, es decir que todos los componentes del sistema tienen concentraciones que oscilan alrededor de un intervalo y sus valores extremos se mantienen acotados y son similares (Fig. 7 y 8).

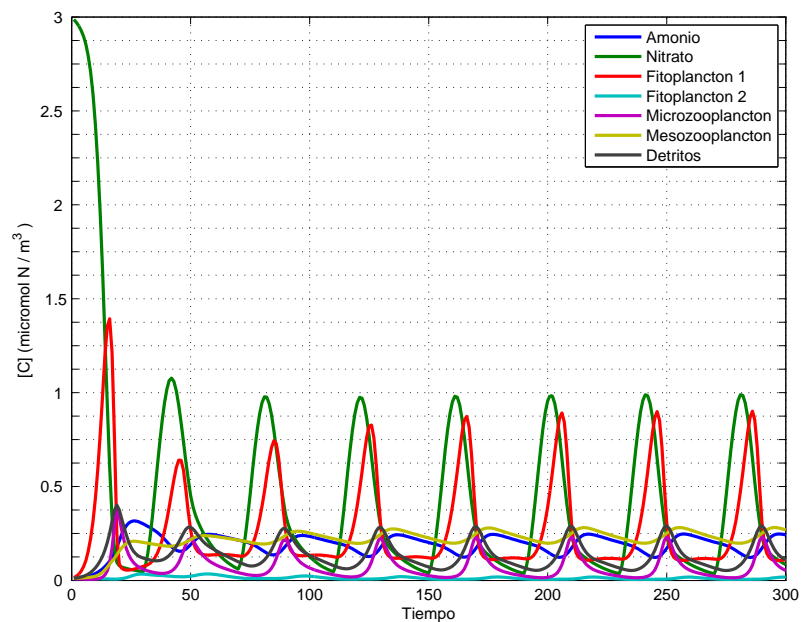


Figura 7: Comportamiento durante los primeros 300 días.

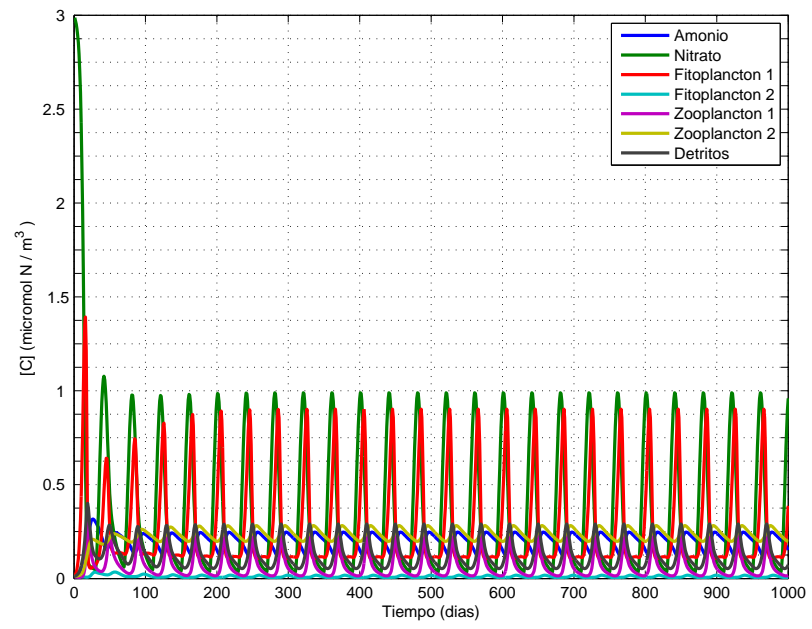


Figura 8: Comportamiento durante los primeros 1000 días.

4. Conclusiones

Se implementó un modelo biológico del tipo NPZD (Nutrients-Phytoplankton-Zooplankton-Detritus, por sus siglas en inglés) para simular la evolución en el tiempo de las concentraciones de dos tipos de fitoplancton y dos tipos de de zooplancton. El modelo tiene también nitrato y amonio y es función de la radiación solar incidente.

El modelo es de una dimensión con forzamiento en la concentración de nitrógeno y se mostró que tiene un comportamiento adecuado. Se mostró que es estable cuando la concentración de nitrógeno no varía en el sentido de que las distintas variables, después de un período de ajuste, toma valores constantes. Cuando la concentración de nitrógeno varía, la respuesta del fitoplancton y el zooplancton, así como los otros componentes del modelo, es adecuada y de acuerdo con lo esperado.

Los valores de las concentraciones de fitoplancton y zooplancton, así como sus tiempos de respuesta, pueden modificarse ajustando algunos parámetros, para que su comportamiento sea adecuado para simular estas variables en una región particular.

Lo que se desarrollo en este trabajo puede funcionar como un módulo que puede acoplarse a un modelo de circulación oceánica. Este debe también simular las concetraciones a diferentes profundidades. Estas actividades constituyen el trabajo que debe realizarse en un futuro.

Referencias

- [1] ARMSTRONG R. A., **1999**. *An Optimization-Based model of Iron-Light-Ammonium Colimitation of Uptake and Phytoplankton Growth*. *Limnology and Oceanography*. 44(6): 1436-1446.
- [2] BARETTA J. W., Ebenhöf W. and Ruardij P., **1995**. *The European seas ecosystem model, a complex marine ecosystem model*. *Netherlands Journal of Sea Research*. 33(3/4): 233-246.
- [3] BÖNING C. W. and Semtner A. J., **2001**. *High-Resolution Modelling of the Thermohaline and Wind-Driven Circulation*. In: Siedler G., Church J., Gould J. (editors), 2001. *Ocean Circulation and Climate: Observing and Modelling the Global Ocean*. *International Geophysics Series*. 77: 693.
- [4] DÖÖS K., **2005**. *Numerical Methods in Meteorology and Oceanography*. Department of Meteorology. Stockholm University. 78 pp.
- [5] FIEDLER P. C., Philbrick V. y Chavez F. P., **1991**. *Oceanic Upwelling and Productivity in the Eastern Tropical Pacific*. *Limnology and Oceanography*. 36(8): 1834-1850.
- [6] FLORES-COTO C., Sanvicente-Añorve L., Pineda-López R., y Rodríguez-Van Lier M. A., **1988**. *Composición, distribución y abundancia ictioplanctónica del sur del Golfo de México*. *Universidad y Ciencia*. 5(9): 65-84.
- [7] FRANKS P. J. S., Wroblewski J. S. and Flierl G. R., **1986**. *Behavior*

of a simple plankton model with food-level acclimation by herbivores. Marine Biology. 19: 121-129.

- [8] FRANKS P. J. S., **2002**. *NPZ models of Plankton Dynamics: Their Construction, Coupling to Physics, and Application.* Journal of Oceanography. 58: 379-387.
- [9] FRIEDRICHS M. A. M., Dusenberry J. A., Anderson L. A., Armstrong R. A., Chai F., Christian J. R., Doney S. C., Dunne J., Fujii M., Hood R., McGillicuddy D. J., Moore J. K., Schartau M., Spitz Y. H. and Wiggert J. D., **2007**. *Assessment of skill and portability in regional marine biogeochemical models: roles of multiple planktonic groups.* Journal of Geophysical Research. 112: (C08001), doi:10.1029/2006JC003852.
- [10] GENTLEMAN W., Leising A., Frost B., Strom S. and Murray J., **2003**. *Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics.* Deep-Sea Research Part II-Tropical Studies in Oceanography. 50: 2847-2875.
- [11] GOES J. I., Caeiro S. and Gomes H. R., **1999**. *Phytoplankton-zooplankton inter-relationships in tropical waters-grazing and gut pigment dynamics.* Indian Journal of Marine Sciences. 28: 116-124.
- [12] GRIFFIES S. M., **2005**. *Some ocean model fundamentals.* In Chassignet E. P. and Verron J.(editors), 2005. Ocean Weather Forecasting: An Integrated View of Oceanography. Springer. Berlin, Germany. 576 pp.
- [13] GRUBER N., **2008**. *The marine nitrogen cycle: overview and challenges.* In Capone D. G., Bronk D. A., Mulholland M. R. and Carpenter E. J.

- (editors), 2008. Nitrogen in the Marine Environment. Elsevier. Amsterdam, The Netherlands. 1-50 pp.
- [14] HERNÁNDEZ-BECERRIL D. U., García-Reséndiz J. A., Salas-de León D. A., Monreal-Gómez M. A., Signoret-Poillon M. y Aldeco-Ramírez J., **2008**. *Fracción de nanoplancton en la estructura del fitoplancton en el sur del Golfo de México (abril de 2000)*. Ciencias Marinas. 34(1): 77-90.
- [15] HERRERA-SILVEIRA J. A., **2006**. *Lagunas costeras de Yucatán (SE, México): Investigación, diagnóstico y manejo*. Ecotropicos. 19(2): 94-108.
- [16] KIORBOE T., Saiz E. and Viitasalo M., **1996**. *Prey switching behaviour in the plankton Acartia tonsa*. Marine Ecology Progress Series. 143: 65-75.
- [17] LOUKOS H., Frost B., Harrison D. E. and Murray J. W., **1997**. *An ecosystem model with iron limitation of primary production in the equatorial Pacific at 140 W*. Deep Sea Research II. 44(9-10): 2221-2249.
- [18] MACÍAS J., Castro M. J. y Fernández-Nieto E., **2013**. *Un modelo 1D NPZ de acoplamiento entre la hidrodinámica y los flujos biogeoquímicos en estrechos bicapa. Aplicación a la dinámica mareal en el Estrecho de Gibraltar*. XXIII Congreso de Ecuaciones Diferenciales y Aplicadas. XIII Congreso de Matemática Aplicada. Castellón, 8 pp.
- [19] MARTÍNEZ-LÓPEZ B. and Zavala-Hidalgo J., **2009**. *Seasonal and interannual variability of cross-shelf transports of chlorophyll in the Gulf of Mexico*. Journal of Marine Systems. 77: 1-20.
- [20] MONREAL-GÓMEZ M. A., Salas-de León D. A., Padilla-Pilotze A. R., and A la Torre-Mendieta M. A., **1992**. *Hidrography and estimation of den-*

- sity currents in the southern part of the Bay of Campeche, Mexico.* Ciencias Marinas. 18(4): 115-133.
- [21] MOORE J. K., Doney S. C., Kleypas J. A., Glover D. M. and Fung I. Y., **2002**. *An intermediate complexity marine ecosystem model for the global domain.* Deep Sea Research. II(49): 403-462.
- [22] OBESO-NIEBLAS M., **1986**. *Propagación de la constituyente M2 de la marea en la Bahía de la Paz, B. C. S., México, mediante un modelo bidimensional hidrodinámico numérico.* Tesis para optar al grado de Maestro en Ciencias. Instituto Politécnico Nacional.
- [23] OGUZ T., **2002**. *Role of physical processes controlling oxycline and suboxic layer structures in the Black Sea.* Global Biogeochemical cycles. 16(2): 1019, 10.1029/2001GB001465.
- [24] SAMUELSEN A., O'Brien J. J., **2008**. *Wind-induced cross-self flux of water masses and organic matter at the Gulf of Tehuantepec.* Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 221-246.
- [25] SEMTNER, A. J. **1995**. *Modeling ocean circulation.* Science. 269: 1379-1385.
- [26] SIGNORET M., ALDECO J. y Barreiro M. T., **2006**. *Variabilidad de perfiles de clorofila-a obtenidos por fluorescencia natural en el oeste y centro del Golfo de México en Junio de 1999.* Hidrobiológica. 16: 221-232.
- [27] TAKAHASHI K.. *"¿Qué son los modelos numéricos?"* [en línea] 2013. Disponible en la Web: www.met.igp.gob.pe/modelos/modelos.html

- [28] VÁZQUEZ-DE LA CERDA A. M., Reid R. O., DiMarco F. and Jochens A. E., **2005**. *Bay of Campeche Circulation: An Update*. In: Sturges W. E. and Lugo-Fernández (editors), 2005. *Circulation of the Gulf of Mexico: Observations and models*. Geophysical Monograph Serie 161, American Geophysical Union. 279-293.
- [29] WERNER F. E., Cowen R. K. and Paris C. B., **2007**. *Coupled Biological and Physical Models: Present Capabilities and Necessary Developments for Future Studies of Population Connectivity*. *Marine Population Connectivity*. 20: 54-69.
- [30] WISEMAN W. J., and Sturges W., **1999**. *Physical oceanography of the Gulf of Mexico: Processes that regulate its biology*. In: H. Kumpf, K. Steidinger, K. Sherman (editors), 1999. *The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem: assessment, sustainability and management*. Blackwell Science. 736 pp.
- [31] WOOD R. A. and Bryan F. O., **2001**. *Coupled Ocean-Atmosphere Models*. In: Siedler G., Church J., Gould J. (editors), 2001. *Ocean Circulation and Climate: Observing and Modelling the Global Ocean*. International Geophysics Series. 77: 693.
- [32] ZAVALA-HIDALGO J., Morey S.l. and O'Brien J., **2003**. *Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model*. *Journal of Geophysical Research*. 108(C12), 3389, doi:10.1029/2003JC001879,2003.