

Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada



ESTIMACION DE LA BIOMASA AEREA DE *Zostera marina* L. EN BAHIA SAN QUINTIN, BAJA CALIFORNIA MEDIANTE MODELOS MATEMATICOS

**TESIS
MAESTRIA EN CIENCIAS**

DORA JULIA BORBON GONZALEZ

Ensenada, Baja California, Mexico. Marzo de 1997.

TESIS DEFENDIDA POR
DORA JULIA BORBÓN GONZÁLEZ

Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITE



M.C. Ma. Elena Solana Arellano

Director del Comité



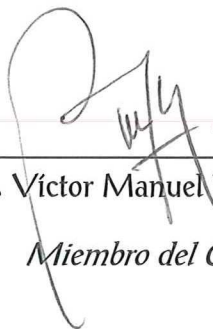
Dr. Héctor Alonso Echavarría Heras

Miembro del Comité



Dra. Silvia Emilia Ibarra Obando

Miembro del Comité



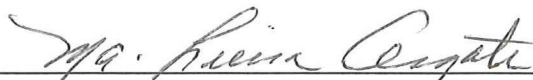
M.C. Víctor Manuel Wong Ortega

Miembro del Comité



Dr. Gilberto Gaxiola Castro

Jefe del Departamento de Ecología



Dra. Ma. Luisa Argote Espinosa

Director de Estudios de Posgrado

11 de marzo de 1997

*CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN
SUPERIOR DE ENSENADA*

DIVISION DE OCEANOLOGÍA

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

*ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA AÉREA DE *Zostera marina* L. EN
BAHÍA SAN QUINTÍN, BAJA CALIFORNIA MEDIANTE MODELOS
MATEMÁTICOS*

Tesis

*que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el
grado de MAESTRO EN CIENCIAS presenta:*

DORA JULIA BORBÓN GONZÁLEZ

Ensenada, Baja California, México. Marzo de 1997.

RESUMEN de la Tesis de Dora Julia Borbón González presentada como requisito parcial para la obtención del grado de **MAESTRO EN CIENCIAS** en **ECOLOGÍA MARINA**. Ensenada, Baja California, México. Marzo de 1997.

ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA AÉREA DE *Zostera marina* L. EN BAHÍA SAN QUINTÍN, BAJA CALIFORNIA MEDIANTE MODELOS MATEMÁTICOS.

Resumen aprobado por : Elena Solana -a

M.C. Elena Solana Arellano
Director de tesis.

Se ajustó el modelo alométrico mediante dos técnicas estadísticas, Regresión Múltiple y Regresión No Lineal, a los datos de biomasa y dimensiones (largo y ancho) de las hojas de *Zostera marina* correspondientes a un ciclo anual, colectados en dos estratos bien definidos en un área localizada en Bahía San Quintín, B. C. El objetivo fue el estimar los parámetros de la ecuación alométrica con el fin de contar con un buen modelo que permita efectuar estimaciones de biomasa foliar a partir de las dimensiones de las hojas.

Para aplicar la técnica de Regresión Múltiple se efectuó una transformación logarítmica a los datos originales; esto permitió el ajuste de la ecuación alométrica linealizada. Los altos coeficientes de determinación obtenidos para ambos estratos, 0.88 para el estrato 1 y 0.89 para el estrato 2, así como el bajo error estándar de estimación para ambos casos permiten establecer la bondad del ajuste lineal.

El ajuste no lineal se efectuó con los datos originales. Los resultados de éste son mejores que los del ajuste lineal; se obtiene un coeficiente de determinación ligeramente más alto, así como un menor error estándar y una mejor dispersión de los residuales. Se puede concluir que el modelo alométrico es una buena metodología para representar biomasa foliar por medio de las dimensiones de las hojas de *Z. marina*, además de que la representación del modelo no lineal está menos sujeta a error.

Los datos de biomasa foliar se usaron también para ajustar mediante Regresión No Lineal el modelo de Hardwick-Andrews, el cual es dado por una ecuación que relaciona la biomasa foliar por unidad de área de un cultivo con el número de tallos (densidad) del mismo y su evolución en el tiempo.

Los resultados de los ajustes mensuales mostraron diferencias notables en los valores del coeficiente de determinación obtenido para los diferentes meses, con valores que van desde cero hasta un 0.92, por lo que se corrió un ajuste global tomando en conjunto todos los meses. Se obtuvo de esta manera un coeficiente de determinación de 0.50 para estrato 1 y de 0.40 para el estrato 2. Se eliminó uno de los cuatro parámetros del modelo (n) con el fin de observar si se mejoraba el ajuste, lo cual no ocurrió.

Se generaron gráficas de biomasa, densidad de tallos y peso promedio del tallo contra la variable tiempo para analizar si los diferentes resultados obtenidos en los ajustes mes a mes se debían a la existencia de estacionalidad en los datos. En ellas se observan picos de máxima biomasa foliar en los meses de junio a agosto y de máxima densidad de tallos de marzo a mayo, sugiriendo una relación inversa entre la biomasa y la densidad de tallos, lo cual está de acuerdo con lo reportado en la bibliografía.

La suposición de estacionalidad en la biomasa foliar y densidad de tallos podría explicar las diferencias observadas en los resultados de los ajustes al modelo de Hardwick-Andrews mes a mes; lo que permite inferir la influencia de la variable tiempo en la tasa de crecimiento del cultivo. Esto último no está incorporado en la construcción que hacen los autores del modelo. Por lo anterior se puede concluir que el modelo de biomasa-densidad estudiado no fue bueno; sin embargo, persiste la necesidad de construir un modelo que relacione biomasa-densidad y tiempo, lo cual es tema de futuras investigaciones.

Palabras clave: crecimiento alométrico, biomasa, densidad de tallos.

ABSTRACT

The allometric model was fitted by Multiple and Non Linear Regression to *Zostera marina* aboveground biomass and length and width of leaves data. The objective was to find a good model to obtain biomass estimations from the sizes of leaves.

For Multiple Regression was necessary the logarithmic transformation of data. The high values of the determination coefficient (0.88 for stratum 1 and 0.89 for stratum 2) and the small values of the standard error of the data fitting as well as the parameters found by the regression indicate that the model is adequate.

The non linear fitting to allometric equation was done with raw data. The results of this fitting were better; the standard errors of parameters and fitting data were lower, a slightly higher determination coefficient and a better residual dispersion were obtained. In conclusion, the allometric equation was a good model to predict the aboveground biomass as a function of sizes of leaves and the non linear fitting of the equation was better than linear fitting.

In addition, it was done a nonlinear fitting of the Hardwick-Andrews model to aboveground biomass-density data. This model is expressed by an equation which describes the relationships between aboveground biomass, plant density and time. The results for the fitted equation showed different values for the determination coefficients of the monthly fittings (with values from 0.0 to 0.92). A global fitting was done with all data for each stratum. As a result, it was obtained a determination coefficient value of 0.5 for stratum 1 and 0.40 for stratum 2. In order to improve the results one of the parameters of the model (n) was eliminated. This was not succesful.

Graphs for biomass, density and mean shoot weight all versus time were obtained to evaluate if there were seasonal changes on data. These graphs show maximum values of biomass in summer (june to august) and maximum shoot density from march to may (spring), and an inverse relationship between biomass and shoot density can be observed, in agreement with literature.

The assumption on stationality could explain the different values obtained for the determination coefficient which allows to infer the influence of the time variable in the crop growth rate. The construction of the model by Harwick-Andrews don't include this last assumption.

We can conclude that the biomass-density model was not good. However, it is necessary to have a model which relate biomass, density and time, but this is a matter of future research.

Key words: allometric growth, biomass, shoot density.

DEDICATORIA

Con todo mi amor :

Para mis hijos **Oliver, Atenas y Alvaro**, luceitas que me guían y motivan en mis afanes por ser mejor.

A mi esposo por su cariño, comprensión y apoyo total.

A mis padres, quienes no esperando nada me lo han dado todo.

A mis hermanos, porque el cariño permanece a pesar de las pequeñas o grandes distancias.

AGRADECIMIENTOS

A mi asesora y directora de tesis M.C. Elena Solana Arellano por su guía y dedicación en la conducción de este trabajo, más allá de los horarios y límites convencionales, especialmente por su amistad.

A mis sinodales, Dr. Héctor Echavarría H., Dra. Silvia Ibarra Obando y Dr. Víctor Wong O., por su actitud abierta a la discusión de las ideas, la orientación que me brindaron y su comprensión.

A todos mis maestros de quienes guardo los mejores recuerdos.

A la Universidad de Sonora, mi primer alma mater y a quién debo mucho de lo que soy.

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

CONTENIDO

	<u>Página</u>
I. INTRODUCCIÓN	1
I.1 Importancia de los pastos marinos	2
I.2 Descripción y distribución de <i>Zostera marina</i>	3
I.3 Estudio de los pastos marinos en México	6
I.4 Métodos y modelos usados para estimar la biomasa y producción de los pastos marinos	6
I.5 Objetivos	13
II. MATERIALES Y MÉTODOS	14
II.1 Área de estudio	14
II.2 Metodología de campo	14
II.3 Metodología de laboratorio	17
II.4 Procesamiento de datos	18
III. RESULTADOS	30
III.1 Modelo alométrico	30
III.2 Modelo de Hardwick-Andrews	40
IV. DISCUSIÓN	52
LITERATURA CITADA	61

LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
1	Distribución mundial de <i>Zostera marina</i>	5
2	Área de estudio	15
3	Diagrama de dispersión de los valores observados vs. los valores estimados por el ajuste de los datos transformados a la ecuación alométrica. Estratos 1 y 2.	33
4	Diagrama de dispersión de los residuales vs. valores estimados. Ajuste lineal de los datos transformados. Estratos 1 y 2.	34
5	Probabilidad normal de los residuales del ajuste lineal al modelo alométrico para los datos del estrato 1.	35
6	Biomasa foliar observada vs. biomasa estimada por la ecuación alométrica mediante el ajuste no lineal. Estratos 1 y 2.	37
7	Diagrama de dispersión de los residuales vs. valores estimados por el ajuste no lineal al modelo alométrico para el estrato 1.	38
8	Diagrama de dispersión de los residuales vs. valores estimados por el ajuste no lineal al modelo alométrico para el estrato 1.	39
9	Probabilidad normal de los residuales del ajuste no lineal al modelo alométrico para los datos del estrato 1.	39
10	Valores observados de biomasa vs. valores estimados por el ajuste al modelo de Hardwick-Andrews. Estratos 1 y 2.	43
11	Residuales vs. valores estimados por el ajuste al modelo de Hardwick-Andrews. Estratos 1 y 2.	44
12	Valores observados vs. valores estimados para el ajuste global de los datos de biomasa y densidad de tallos al modelo de Hardwick-Andrews modificado. Estratos 1 y 2.	47
13	Residuales vs. valores estimados para el ajuste global de los datos de biomasa y densidad de tallos al modelo de Hardwick-Andrews modificado. Estratos 1 y 2.	48

LISTA DE FIGURAS (continuación)

<i><u>Figura</u></i>		<i><u>Página</u></i>
14	Densidad promedio de tallos vs. tiempo para los estratos 1 y 2.	49
15	Biomasa foliar promedio por unidad de área vs. tiempo para los estratos 1 y 2.	50
16	Peso promedio del tallo vs. tiempo para los estratos 1 y 2.	51

LISTA DE TABLAS

<u>Tabla</u>		<u>Página</u>
I	Resultados del ajuste lineal a la ecuación alométrica para los datos del estrato 1.	31
II	Resultados del ajuste lineal a la ecuación alométrica para los datos del estrato 2.	31
III	Resultados del ajuste no lineal a la ecuación alométrica para los datos del estrato 1.	36
IV	Resultados del ajuste no lineal a la ecuación alométrica para los datos del estrato 2.	36
V	Resultados del ajuste mensual al modelo de Hardwick-Andrews de los datos de biomasa foliar y densidad de tallos. Estrato 1.	40
VI	Resultados del ajuste mensual al modelo de Hardwick-Andrews de los datos de biomasa foliar y densidad de tallos. Estrato 2.	41
VII	Resultados del ajuste global al modelo de Hardwick-Andrews de los datos de biomasa foliar y densidad de tallos. Estratos 1 y 2.	42
VIII	Resultados del ajuste global de los datos de biomasa foliar y densidad de tallos al modelo de Hardwick-Andrews modificado. Estratos 1 y 2.	45

ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA AÉREA DE *Zostera marina* L. EN BAHÍA SAN QUINTÍN, BAJA CALIFORNIA MEDIANTE MODELOS MATEMATICOS

I. INTRODUCCIÓN

Un sistema o proceso no es propiamente entendido a menos que el entendimiento sea cuantitativo, y una descripción cuantitativa involucra inevitablemente el uso de las matemáticas. Un modelo matemático consiste de una ecuación o un conjunto de ecuaciones ; éstas representan cuantitativamente los supuestos o hipótesis que se han hecho acerca del sistema real y pueden ser resueltas proporcionando valores predichos. Los supuestos que se hicieron cuando se construyó el modelo pueden ser probados comparando estos valores predichos con las mediciones hechas en el sistema real (Thornley, 1976).

En cualquier sistema en el cual cambian ciertas cantidades, es de interés examinar los efectos que algunas variables ejercen (o parecen ejercer) sobre otras y por lo tanto sobre el sistema; de hecho puede haber una relación funcional entre ellas, la cual nos puede describir el funcionamiento del sistema o parte de éste. Frecuentemente dicha relación funcional, si existe, es demasiado complicada para entender o describir el sistema en términos simples; en este caso puede ser deseable aproximar esta relación por alguna función matemática sencilla. Aún cuando la ecuación podría no tener significado físico, ésta sin embargo puede ser extremadamente valiosa para predecir los valores de algunas variables a partir del conocimiento de otras (Draper y Smith, 1981).

Los estudios sobre ecosistemas de pastos marinos, particularmente los dominados por *Zostera marina* Linneo, se encuentran entre las comunidades marinas más intensamente estudiadas. Como resultado de estudios anteriores (Wood *et al*, 1969; McRoy y McMillan, 1977; Phillips, 1980; Pellikan y Nienhuis, 1988) la importancia de los pastos marinos y otras macrofitas ha sido bien establecida en la ecología de los sistemas costeros, sin embargo se han hecho pocos intentos para aplicar los conceptos del modelado matemático a sistemas de macrofitas (Short, 1980).

I. 1 Importancia de los pastos marinos

Los pastos marinos tales como *Thalassia*, *Zostera*, *Ruppia* y *Syringodium* forman extensas praderas que abundan en los litorales, estuarios, marismas y lagunas costeras. Son consumidos directamente por algunos peces, tortugas y otros animales acuáticos, aunque sólo el 5% de la producción de los pastos es consumido por los herbívoros y el 95% restante entra a la cadena alimenticia vía detritus (Teal, 1962). Por lo anterior, su papel ecológico ha sido de gran interés científico en los últimos años, dada su participación en la producción primaria de los sistemas litorales, donde se desarrolla un gran porcentaje de especies de interés económico. Por otra parte, cuantitativamente sus valores de productividad son extremadamente altos, las cifras publicadas fluctúan entre 500-1000 g C/m²año (Westlake, 1963), lo que pone de relieve la importancia de su contribución en los ecosistemas de que forman parte.

La productividad de los pastos marinos de zonas templadas es comparable a la de los cultivos agrícolas más productivos y es superior en el caso de las especies tropicales.

Toda la materia orgánica producida por los pastos marinos es liberada al ecosistema, mismo que al ser fertilizado sostiene a las especies que en él habitan (Ibarra-Obando, 1989). Otras funciones importantes de los pastos marinos en el ecosistema (señaladas por Wood *et al.*, 1969) son: proveen la materia orgánica para iniciar la reducción del sulfato manteniendo activo el ciclo del azufre; retienen material orgánico al frenar las corrientes y estabilizan los sedimentos evitando la erosión.

Los géneros y especies de pastos marinos característicos del Océano Pacífico son: *Zostera marina* L., *Phyllospadix scouleri* H. y *P. torrevi* H., pertenecientes a la familia Zosteraceae; los miembros de esta familia se localizan en aguas templadas de los hemisferios norte y sur. *Zostera* es el género más ampliamente distribuido mientras que *Phyllospadix* se limita a las costas del Pacífico Norte (Tomlinson, 1982, en Ibarra-Obando, 1989).

I. 2 Descripción y distribución de Zostera marina

Z. marina pertenece a las angiospermas marinas, las cuales representan un pequeño grupo de plantas que producen flores y que viven en el mar; su organización está tan relacionada con la vida acuática que han perdido toda su capacidad para llevar una existencia terrestre. Estas plantas se conocen comúnmente como pastos marinos, y su estudio no solo tiene interés desde el punto de vista biótico, sino también ecológico, ya que de varias formas controlan o modifican el ecosistema (Ibarra-Obando, 1985).

Z. marina es una macrofita sumergida ampliamente distribuida que crece en áreas costeras templadas. Restringida al hemisferio norte, se distribuye a lo largo de las costas del Atlántico Norte y del Pacífico Norte, penetrando hasta el Círculo Ártico. A lo largo de la

costa del Pacífico de América del Norte, se extiende desde la costa de la Península de Seward (Alaska) y el Mar de Bering hacia el sur hasta la Laguna Agiabampo, Sinaloa (26°N) y el Golfo de California (McRoy, 1966; McMillan y Phillips, 1979). A lo largo de las costas europeas, parece penetrar hasta el Círculo Polar Ártico, como consecuencia de la Corriente del Golfo, alcanzando el Mar Blanco (67°N) y el Mar de Barents en el norte (70°N); se encuentra también en el mar Báltico (56°N) a lo largo de las costas de Noruega y Dinamarca. El límite sur de la distribución en Europa es alcanzado en España cerca de Gibraltar (36°) (Jacobs, 1984) (figura 1).

Es considerada una especie muy importante en los ecosistemas marinos. Sus praderas sirven como lugares para criadero de peces y de refugio para muchas especies acuáticas; es también un indicador de las buenas condiciones del agua, puesto que necesita agua clara para crecer (Bach, 1993).

Z. marina es una monocotiledónea compuesta de una parte rastrera (rizoma) con hojas alternas, envolvente y enraizada en el suelo, y de una parte erecta que lleva las inflorescencias (Ibarra-Obando, 1985). Se caracteriza por tener largos periodos productivos y una alta producción anual, además de una proporción producción/biomasa más alta en áreas expuestas a un mayor intercambio con aguas exteriores (Thorne-Miller y Harlin, 1984).

Todas las especies de *Zostera* son incapaces de crecimiento vertical y por lo tanto están limitadas a hábitats donde la erosión y la sedimentación están en equilibrio (den Hartog, 1971).

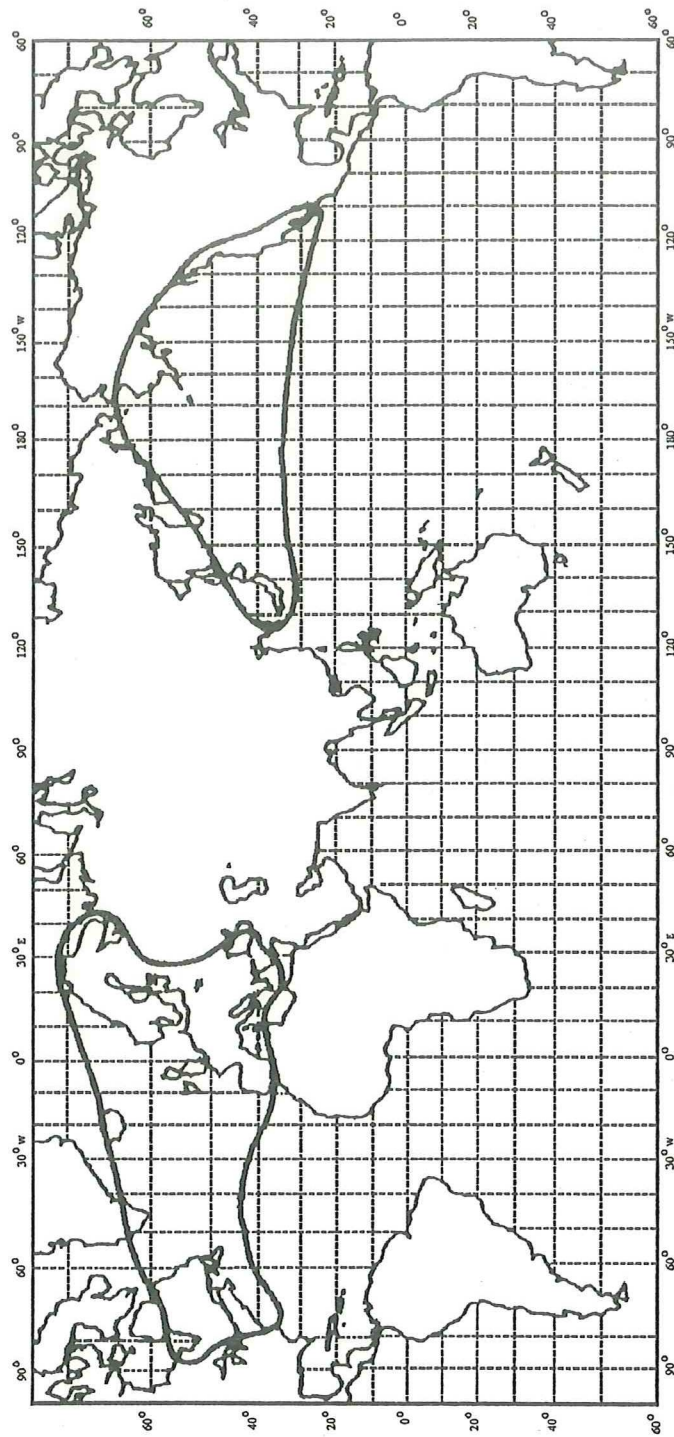


Figura 1. Distribución mundial de *Zostera marina* L. (tomada de McRoy y McMillan, 1977).

I. 3 Estudio de los pastos marinos en México

A pesar de lo extenso y variado del litoral de México y de que en sus costas se encuentran representados seis de los doce géneros de fanerógamas marinas existen pocos estudios sobre ellas, los cuales han sido realizados en su mayoría por expertos norteamericanos, especialmente en el Golfo de California por su cercanía a los Estados Unidos de Norteamérica (Ibarra-Obando y Huerta-Tamayo, 1987).

Aunque se han realizado estudios de corta duración por especialistas mexicanos en el Golfo de México, en la región del Caribe, al igual que en el Golfo de California, el único antecedente de una investigación formal es el reportado en el año de 1971 para las costas de Veracruz. En el área del Pacífico no existen antecedentes de investigación por especialistas nacionales hasta 1985, año en que se publican los resultados de un estudio sobre *Z. marina* realizado en Bahía San Quintín, Baja California. (Ibarra-Obando, 1989) es hasta 1982 en que se efectúa la primera evaluación de biomasa en esta área (Poumián-Tapia, 1986).

Todos estos estudios se caracterizan por ser de tipo descriptivo, existiendo hasta tiempos recientes poco trabajo sobre el modelado matemático de los datos de campo.

I. 4 Métodos y modelos usados para estimar la biomasa y producción de los pastos marinos

Algunos investigadores (Zieman, 1974; Bittaker y Iverson, 1976; Lipkin, 1979; Ibarra-Obando, 1985) han señalado las serias limitaciones que presentan los métodos para medir producción primaria de hidrofitas vasculares (como los pastos marinos) basados en la

medición de las variaciones en la concentración de oxígeno, así como la asimilación de carbono, debido principalmente al sistema de lagunas de aire de estas plantas.

Zieman (1974) desarrolló el método de marcado de hojas como una alternativa a los métodos ya mencionados. Este consiste básicamente en contar y marcar las hojas dentro de un cuadrado; mide la producción de hojas nuevas y permite cuantificar la abundancia de tallos y flores en el área de estudio. El método fue diseñado para ser utilizado con *T. testudinum*.

Se han señalado limitaciones al método original de marcado de hojas de Zieman (Ibarra-Obando, 1985). Ibarra-Obando y Huerta-Tamayo (1987) hicieron una evaluación de la producción de las hojas de *Zostera* utilizando el método de Zieman modificado por Kentula en 1986. Posteriormente, Ibarra-Obando y Boudouresque (1994) hacen su propia modificación al método de marcado de hoja de Zieman, señalando que ésta les permite tanto una descripción detallada de la dinámica de las hojas, como una rápida estimación del crecimiento del tallo. La nueva técnica mostró valores significativamente más altos para el número promedio de hojas por tallo, así como más altas correlaciones con las variables ambientales, teniendo una buena correlación con el crecimiento del tallo y la producción.

Algunos autores (Bittaker y Iverson, 1976; Hamburg y Homann, 1986) han señalado que la característica común de todos éstos métodos es el de ser métodos destructivos, ya que requieren de la colecta de diferentes individuos para poder establecer los patrones de crecimiento a largo plazo.

1.4.1 Técnicas utilizadas para mediciones de biomasa

Se entiende por biomasa el peso de todas las partes que constituyen las plantas comprendidas en una unidad de área, en un tiempo definido (Wetzel, 1964 ; Westlake, 1965 ; McRoy y McMillan 1977).

Zieman y Wetzel (1980) hacen una distinción entre el término cosecha en pie y biomasa. Los autores establecen que cosecha en pie normalmente se refiere al peso de material vegetal muestreado por métodos convencionales en un cierto tiempo, en un área dada y generalmente incluye únicamente las porciones de las macrofitas que quedan por encima del sedimento. Señalan que biomasa es similar a cosecha en pie, pero el término biomasa incluye todas las partes de la planta, tanto las partes arriba del sedimento como las que están por debajo de éste. Poumián-Tapia (1995), hace una distinción similar a la anterior al mencionar que la biomasa la podemos dividir en foliar y subterránea, a partir de la región meristemática de los tallos.

De acuerdo a Jacobs (1984), se ha reportado una extensa variedad de criterios y unidades para las mediciones de biomasa de los pastos marinos, estos procedimientos pueden clasificarse en mediciones directas e indirectas. Entre las mediciones indirectas de biomasa distingue las siguientes, entre otras :

1. Mediciones basadas en la longitud y/o anchura de las partes del rizoma :
 - internodos de una edad particular u orden
 - longitud total del rizoma por tallo y por unidad de área
2. Dimensiones de las partes de la planta que están arriba del sedimento

- longitud y / o anchura de las hojas
- longitud total del tallo
- Índice de área de la hoja

3. Densidad de tallos, esto es, el número de tallos por metro cuadrado.

I.4.2 Modelo Alométrico

En las ciencias biológicas a veces es posible relacionar el peso (o el volumen) de un organismo con una medición lineal de sus dimensiones largo y/o ancho ; a la relación establecida se le conoce como ecuación alométrica (Mendenhall *et al*, 1986).

Los organismos reales usualmente no son isométricos (el término se refiere a cuerpos geoméricamente similares), aún cuando estén organizados en patrones similares; en lugar de ello, ciertas proporciones cambian de una forma regular. Tal escalamiento no isométrico es frecuentemente llamado alométrico (del Griego *allois*, que significa diferente) (Schmidt-Nielsen, 1984).

El modelo alométrico se basa en la afirmación de que *las razones específicas de crecimiento entre las partes del mismo individuo son aproximadamente proporcionales* y es apoyado por numerosos datos empíricos. Un individuo puede crecer en función del tiempo siguiendo una ley exponencial, logística u otra cualquiera, esto no afecta la relación alométrica. El modelo se puede establecer mediante una ecuación diferencial o mediante una función potencial o mediante una ecuación logarítmica (Batschelet, 1978).

Hamburg y Homann (1986) y Solana-Arellano *et al* (1991), aplicaron técnicas no destructivas para medir la biomasa foliar de *Z. marina* utilizando diferentes aproximaciones

del modelo alométrico, mediante la regresión del peso seco de las hojas con su longitud y anchura. En ambos trabajos se reportan altos coeficientes de determinación del ajuste (0.95 y 0.89), respectivamente. En el primero de los estudios citados, la ecuación obtenida se basó en un análisis (regresión) de 321 hojas de plantas crecidas bajo condiciones experimentales por 68 días. En el segundo de ellos, se midieron 346 hojas (recolectadas mediante un muestreo único, puntual) de las cuales 278 se usaron para ajustar el modelo y las 68 restantes para su calibración.

En un estudio realizado por Duarte (1991), el autor examina las implicaciones de las diferencias en el tamaño de las plantas sobre la productividad de los pastos marinos, basado en una extensiva compilación de datos mundiales sobre la arquitectura y crecimiento de diversas especies de pastos marinos. Para ello analiza las relaciones alométricas entre diversas partes de las plantas (variable Y) y el tamaño de diferentes partes de ésta (variable X), utilizando la misma relación para todas las partes. Describe la fuerza de la relación obtenida a través del coeficiente de determinación (R^2), y la precisión de la estimación mediante el error estándar del estimado de la regresión. Una de sus conclusiones es que las fuertes relaciones alométricas encontradas entre los tamaños de las diferentes partes de los pastos marinos evidencian la similitud de arquitectura de las diferentes especies de pastos estudiados; sin embargo, establece que estas relaciones revelan diferencias en el incremento relativo en talla de los diferentes componentes de los pastos.

I.4.3 Densidad de tallos

Varios modelos, los cuales están cercanamente relacionados a las curvas de crecimiento (ej. ecuación de Richards) son encontrados en agricultura ; ellos son usados para cuantificar la relación entre la densidad de plantas de un cultivo y su producción. Aunque algunos de ellos pueden ser derivados de consideraciones mecanicistas (usualmente sobresimplificadas), pueden ser considerados simplemente como familias de curvas, las cuales se ha encontrado empíricamente que ajustan muy bien los datos (Seber y Wild, 1989).

Los agrónomos tienden a estar interesados en curvas de producción - densidad para hacer predicciones; para encontrar la densidad de plantas que genera la máxima producción y para la comparación de este tipo de relaciones bajo diferentes condiciones. Si denotamos a la producción (biomasa) por unidad de área por w y la densidad de plantas por x , un diagrama de dispersión de w contra x tiende a conformarse cualitativamente como una relación asintótica (ej. hipérbola rectangular) o como una relación parabólica. (Seber y Wild, 1989).

De acuerdo a Jacobs (1984), el número de tallos de un pasto marino por unidad de área (densidad de plantas) es un parámetro que es fácil y rápido de determinar y que puede ser usado para estimar la cosecha en pie (biomasa aérea). Esto podría explicar por qué la densidad de tallos ha sido frecuentemente correlacionada con datos de biomasa u otras características de la población.

Nienhuis y De Bree (1977) estimaron la cosecha en pie total calculando el peso seco mediante una relación lineal entre el logaritmo del peso seco por metro cuadrado y el

logaritmo del porcentaje cubierto. Backman y Barilotti (1976) encontraron una relación análoga para predecir la biomasa de *Z. marina*, en la zona sublitoral, relacionando linealmente la biomasa y la densidad de tallos. McRoy (1970) también obtiene una relación lineal entre la biomasa por metro cuadrado y la densidad de tallos. Jacobs (1984) señala que todas estas fórmulas deben ser consideradas de manera crítica debido a los diferentes valores obtenidos para las pendientes e intersecciones de la ecuación lineal, por lo cual puede concluirse que se refieren únicamente a praderas específicas de *Z. marina*, con una fuerte influencia de factores locales.

En un estudio realizado por Hardwick y Andrews (1983), los autores proponen un modelo para expresar la biomasa aérea por unidad de área de un cultivo (Y) en función de la densidad de tallos (ρ) y el tiempo (t). La ecuación se fundamenta en una función, hipérbola rectangular, propuesta en la literatura (Seber y Wild, 1989) para describir la relación entre la biomasa de un cultivo y la densidad de plantas. Se asume que la tasa de crecimiento del cultivo a una y fija es independiente de la densidad de plantas y del tiempo.

Los autores encuentran que la ecuación proporciona una adecuada representación de siete conjuntos de datos, tomados de la literatura, para cultivos como cebada, soya, pasto (ryegrass) y otros. En cada caso efectúan el ajuste de los cuatro parámetros de la ecuación, verificando la bondad del aquél mediante los residuales. De acuerdo a sus resultados, asumen que el supuesto hecho sobre la tasa de crecimiento del cultivo es una suposición de trabajo válida.

La importancia de trabajar con modelos matemáticos que describan el crecimiento de *Z. marina* estriba en que es un método de estudio no destructivo de las praderas de este

pasto marino de tanta importancia ecológica, además de ser un procedimiento que una vez establecido permitirá ahorrar tiempo y recursos al disminuir la frecuencia de las colectas de campo y hacer innecesarios procedimientos de laboratorio tales como el raspado y pesado de las hojas, efectuados actualmente, para cálculos de biomasa y productividad. El uso de los modelos matemáticos permitirá predecir la respuesta de esta fanerógama marina a las cambiantes condiciones medioambientales de una manera rápida y confiable.

I. 5 Objetivos

Los objetivos del presente trabajo son los siguientes :

- 1.- Corroborar el modelo alométrico publicado por Solana *et al* (1991), utilizando los datos que corresponden a un ciclo anual (1992-1993) y a dos estratos bien definidos en una pradera de *Z. marina* localizada en Bahía San Quintín, Baja California.
- 2.- Probar si los datos experimentales pueden ser descritos por el modelo de Harwick y Andrews (1983), que estima la biomasa foliar en función de la densidad de plantas y el tiempo; ajustando los parámetros asociados a éste.

II MATERIALES Y MÉTODOS

II.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en un área localizada en la Bahía San Quintín, B.C. México; ésta es una laguna costera localizada en aguas del océano Pacífico, en la costa Noroccidental de Baja California, entre los paralelos $30^{\circ} 24'$ y $30^{\circ} 30'$ latitud Norte y los meridianos $115^{\circ} 56'$ y $116^{\circ} 01'$ longitud Oeste. Ibarra-Obando y Huerta-Tamayo (1987) dan una descripción completa de Bahía San Quintín. El lugar muestreado es un área rectangular de 200 m de largo por 30 m de ancho, localizado en el brazo de la bahía (figura 2).

La recolección de datos para el presente trabajo se llevó a cabo mensualmente durante el ciclo anual noviembre de 1992 - noviembre de 1993.

II.2 Metodología de campo

Ibarra-Obando y Huerta-Tamayo (1987), demostraron que existen diferencias significativas en la dinámica de crecimiento de *Zostera marina* entre la zona del intermareal y la zona de transición del intermareal. En nuestro caso se determinó, mediante un perfil topográfico, que el área de estudio comprendía parte de estas dos zonas, por lo cual se dividió ésta en dos estratos; se llamó Estrato I el localizado a -0.08m del nivel de baja mar medio inferior (MLLW) y Estrato II al localizado a $+0.02\text{m}$ arriba del nivel de baja mar medio inferior (MLLW). Se colectaron muestras mensualmente en ocho cuadrantes de 20cm por 20 cm en cada estrato siguiendo un muestreo aleatorio estratificado.

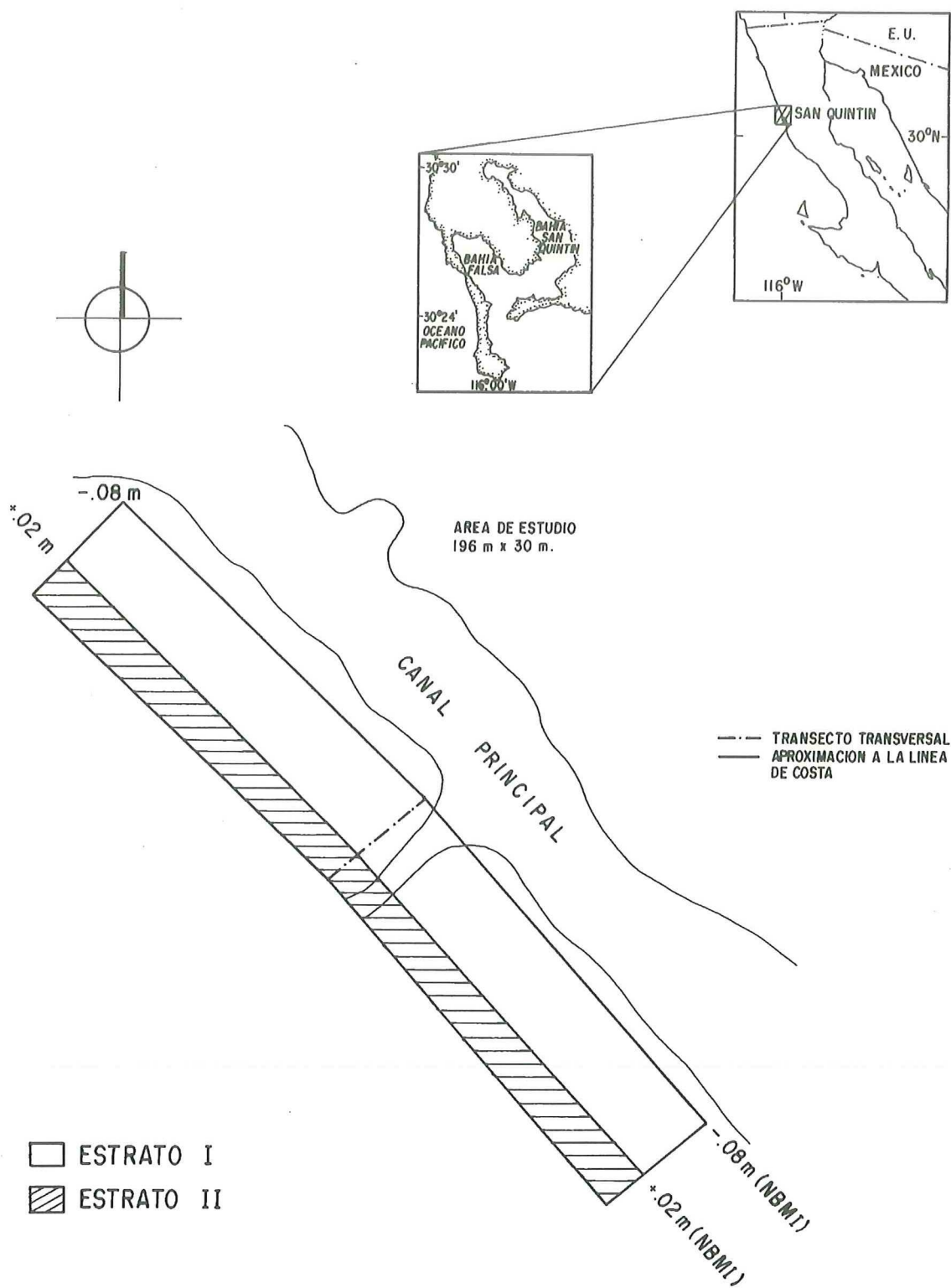


Figura 2. Descripción del área de estudio.

II.2.1 El diseño de muestreo

Muestreo preliminar

Se realizó un muestreo preliminar con los siguientes objetivos:

- 1.- Determinar que tipo de cuadrante se requería para el muestreo general, para lo cual se tiraron aleatoriamente cuadrantes de 20 cm X 20 cm., de 25 cm X 25 cm. y de 30 cm X 30 cm., efectuando 5 repeticiones de cada uno en cada estrato.
- 2.- Determinar el tamaño mínimo de muestras para el análisis.

Después de procesar las muestras en el laboratorio y estadísticamente, se determinó que los cuadrantes de 20 X 20 cm. fueron los que dieron varianza mínima en las variables consideradas (largo, ancho y peso seco de la hoja), y por lo tanto los que se usarían.

Muestreo General

Mediante métodos estadísticos y tomando en cuenta aspectos económicos se determinó el tamaño mínimo de muestra, utilizando para ello programas de optimización. Se encontró un tamaño mínimo de muestra de 8 cuadrantes por estrato, por lo que el diseño de muestreo para todo el año se consideró un muestreo aleatorio estratificado; éste se llevó a cabo mensualmente durante un año, desde noviembre de 1992 hasta noviembre de 1993.

Para cada uno de los muestreos mensuales se generaron números aleatorios en la computadora con el fin de asignar la localización de los 8 cuadrantes que se tiraron para cada estrato.

Colecta en el Campo

Una vez localizado un determinado cuadrante se cortaron los rizomas, junto con los tallos, encontrados en éste. El material recolectado se colocó en un tamiz de 1 mm de luz de malla, se enjuagó con agua de mar y se guardó en bolsas de polietileno previamente marcadas, depositando por separado los tallos del material asociado con el sedimento (raíces, rizomas y detritus). Las bolsas se mantuvieron en hieleras hasta llegar al laboratorio, donde estuvieron en refrigeración hasta ser procesadas.

II.3 Metodología de laboratorio

En un tamiz de 1 mm de luz de malla se colocó la muestra, que contenía varios tallos, y se enjuagó con agua destilada para eliminar sales minerales y restos de sedimento. Se registró el número de tallos encontrados en cada cuadrante y el número de hojas por tallo. Cada tallo se separó en hojas y vainas, desechándose éstas últimas. Se midió el largo (mm) y el ancho (mm) de cada hoja, colocándolas posteriormente en placas de vidrio debidamente identificadas con los datos de el tallo, cuadrante y estrato correspondiente a cada hoja. Una vez que se llenó la placa de vidrio, ésta se cubrió con papel aluminio y se congeló a -20°C ; posteriormente se liofilizó a -50°C y 10 militors de presión durante 24 horas.

Las hojas ya secas se limpiaron de perifiton mediante raspado con un cubreobjetos de plástico pegado a dos portaobjetos. El término perifiton define a las microalgas, esporas de algas, bacterias, microfauna y el material inorgánico particulado que se encuentra en la capa mucosa que comúnmente cubre a las hojas de los pastos (van Montfrans, 1984).

Después de la liofilización se obtuvo el peso seco (mg) de todo el material mediante el secado al horno a 70⁰ C durante 96 horas, determinando éste con una balanza analítica de precisión de 0.01 mg.

II.4 Procesamiento de datos

Los datos registrados en el laboratorio se capturaron para formar una base de datos, para ello se usó el programa de computadora QUATTRO PRO para Windows (Versión 5.0 Borland International Inc.). Una vez depurada la base de datos, se amplió al incluir las transformaciones de los datos necesarias de acuerdo al modelo al que fueron ajustados. El conjunto de datos correspondientes al ciclo anual completo nov. 1992 - nov. 1993 excedió la capacidad (en renglones) del software mencionado por lo que fué necesario trabajar también con el paquete Excel para Windows (Versión 7.0).

Un hecho importante en estadística es encontrar la relación, si existe, entre un conjunto de variables cuando al menos una es aleatoria, estando ésta última sujeta a fluctuaciones aleatorias y posiblemente a error en la medición. En un típico problema de regresión una de las variables, frecuentemente llamada la variable respuesta o dependiente (y) es de particular interés ; las otras variables, usualmente llamadas variables explicatorias o independientes ($x_1, x_2, \dots, x_{p-1}$) son principalmente usadas para predecir o explicar el comportamiento de la variable respuesta. En análisis de regresión lineal se usan modelos con errores aditivos de la forma

$$y = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \dots + \beta_{p-1} x_{p-1} + \varepsilon \quad (1)$$

Las x_i pueden incluir cuadrados, productos cruzados, altos exponentes y aún transformaciones (por ejemplo, logarítmicas) de las mediciones originales ; el requerimiento importante es que la expresión sea lineal en los parámetros, si esto último no ocurre el modelo es no lineal (Seber y Wild, 1989).

La estimación de parámetros de un modelo no lineal típicamente involucra la optimización (maximización o minimización) de una función. Para modelos no lineales con errores aditivos de la forma

$$y_i = f(x_i; \theta) + \varepsilon_i, \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (2)$$

un problema típico es encontrar el valor de θ (el vector de parámetros a estimarse) que minimiza una función $h(\theta)$, la cual puede tener la siguiente forma

$$h(\theta) = \sum_{i=1}^n [y_i - f(x_i; \theta)]^2 = \sum_{i=1}^n r_i(\theta)^2 \quad (3)$$

En estas ecuaciones, x_i es el vector de variables predictoras (o independientes), r_i es el residual y θ se estima por mínimos cuadrados. Los problemas de optimización que surgen en la estimación para modelos no lineales rara vez pueden resolverse analíticamente, casi invariablemente el valor óptimo de θ debe ser localizado por técnicas iterativas usando una computadora (Seber y Wild, 1989). Todos los procedimientos iterativos requieren de valores iniciales de los parámetros del modelo, los cuales deben seleccionarse en base a información previa; buenos valores iniciales frecuentemente permitirán que la técnica iterativa converja a una solución más rápidamente, valores iniciales pobres pueden llevar a una convergencia a un punto estacionario no deseado cuando existen mínimos múltiples o hay varios mínimos locales además del mínimo absoluto (Draper y Smith, 1981).

II.4.1 Modelo alométrico

El modelo alométrico se basa en la afirmación de que las razones específicas de crecimiento entre las partes del mismo individuo son aproximadamente proporcionales, lo cual es apoyado por numerosos datos empíricos. Un individuo puede crecer en función del tiempo siguiendo una ley exponencial, logística u otra cualquiera, esto no afecta la relación alométrica. El modelo se puede establecer mediante una ecuación diferencial o mediante una función potencial o mediante una ecuación logarítmica (Batschelet, 1978).

Con el propósito de estimar la producción foliar de *Z. marina* a partir de las dimensiones de las hojas de este pasto marino, se ajustó el modelo alométrico a los datos colectados en el área de estudio. Este modelo se describe por la ecuación

$$w = a_1 l^{a_2} h^{a_3} \quad (4)$$

donde w representa el peso seco de la hoja (en mg), l representa la longitud (en mm) y h el ancho (en mm) de la hoja; a_1 , a_2 y a_3 son los parámetros a determinar.

La derivación del modelo es la siguiente : De acuerdo a Batschelet (1978) y Solana *et al* (1991), tenemos las relaciones alométricas

$$\frac{1}{w} \cdot \frac{dw}{dt} = \frac{k_1}{l} \cdot \frac{dl}{dt} \quad (5)$$

$$\frac{1}{h} \cdot \frac{dh}{dt} = \frac{k_2}{l} \cdot \frac{dl}{dt} \quad (6)$$

Donde (5) expresa que la razón específica de crecimiento de la biomasa foliar (peso seco de la hoja) es proporcional a la razón específica de crecimiento de la longitud de la hoja, siendo k_1 la constante de proporcionalidad, y (6) expresa que la razón específica de crecimiento del

ancho de la hoja es proporcional a la razón específica de crecimiento de la longitud de ésta, con k_2 como la constante de proporcionalidad.

De acuerdo a la regla de la cadena, se tiene que :

$$\frac{dw}{dt} = \frac{\partial w}{\partial l} \cdot \frac{dl}{dt} + \frac{\partial w}{\partial h} \cdot \frac{dh}{dt} \quad (7)$$

Combinando las ecuaciones (5), (6) y (7) obtenemos

$$\frac{k_1 w}{l} \cdot \frac{dl}{dt} = \frac{\partial w}{\partial l} \cdot \frac{dl}{dt} + \frac{\partial w}{\partial h} \cdot \frac{dl}{dt} \cdot \frac{k_2 h}{l} \quad (8)$$

De (8) se deriva la ecuación diferencial parcial :

$$l \frac{\partial w}{\partial l} + k_2 h \frac{\partial w}{\partial h} = k_1 w \quad (9)$$

Esta última ecuación se puede clasificar como una ecuación diferencial parcial, lineal, de primer orden, y se ajusta a la forma general para este tipo de ecuaciones (Castro y Hahn-Goldberg, 1979) :

$$a(x, y) u_x + b(x, y) u_y - c(x, y) u = d(x, y) \quad (10)$$

La solución de este tipo de ecuación es llamada la superficie integral de la ecuación, la cual depende de una función arbitraria (Elsagoltz, 1977). Para encontrar la solución se resuelve primeramente el sistema auxiliar de ecuaciones que se obtiene de (10) :

$$\frac{dx}{a(x, y)} = \frac{dy}{b(x, y)} = \frac{du}{c(x, y)} \quad (11)$$

Para nuestra ecuación (9), el sistema auxiliar de ecuaciones queda :

$$\frac{dl}{l} = \frac{dh}{k_2 h} = \frac{dw}{k_1 w} \quad (12)$$

Resolviendo el sistema :

$$\int \frac{dl}{l} = \frac{1}{k_2} \int \frac{dh}{h} + C \quad (13)$$

$$\ln|l| - \ln C = \frac{1}{k_2} \ln|h| \quad (14)$$

Rearreglando esta solución :

$$l = C \cdot h^{1/k_2} \quad (15)$$

Haciendo $k_2 = \alpha$ se llega a :

$$l = C_1 \cdot h^\alpha \rightarrow C_1 = \frac{l}{h^\alpha} \quad (16)$$

Por otra parte, se tiene que :

$$\int \frac{dl}{l} = \frac{1}{k_1} \int \frac{dw}{w} \rightarrow \ln|l| = \frac{1}{k_1} \cdot \ln|w| + \ln C \quad (17)$$

Rearreglando esta última solución, tenemos :

$$\ln\left|\frac{l}{C}\right| = \frac{1}{k_1} \ln|w| \quad (18)$$

$$l = C \cdot w^{1/k_1} \quad (19)$$

Elevando a la k_1 : $l^{k_1} = C_2 w$

Haciendo $k_1 = \beta$ se llega a :

$$l^\beta = C_2 w \rightarrow C_2 = \frac{l^\beta}{w} \quad (20)$$

De acuerdo con el teorema 2.1 en Zachmanoglou y Thoe (1976), la solución $w = f(h, l)$ de la ecuación (9) está dada implícitamente por la relación :

$$F(u_1(h, l, w), u_2(h, l, w)) = 0 \quad (21)$$

Donde F es una función de clase C^1 y u_1, u_2 son las soluciones del sistema auxiliar (12), arriba encontradas, ecuaciones (16) y (20).

Expresado en forma implícita : $u_1(h, l, w) = C_1$ y $u_2(h, l, w) = C_2$

De acuerdo a las ecuaciones (16) y (20) se tiene que : $u_1 = \frac{l}{h^\alpha}$ y $u_2 = \frac{l^\beta}{w}$

Por lo tanto, la integral general de la ecuación (9) es :

$$F\left(\frac{l}{h^\alpha}, \frac{l^\beta}{w}\right) = 0 \quad (22)$$

Tomando la función arbitraria : $F = c u_1 - u_2$

$$c = \frac{u_2}{u_1} \rightarrow c = \frac{l^\beta l^{-1} h^\alpha}{w} \rightarrow w = \frac{l^{\beta-1} h^\alpha}{c} \quad (23)$$

Donde c, α y β son constantes ; por lo que la condición (22) garantiza la existencia de constantes a_1, a_2 y a_3 tales que : $w = a_1 l^{a_2} h^{a_3}$

Se trabajó con dos técnicas estadísticas para el ajuste al modelo anterior : Regresión Lineal Múltiple y Regresión No Lineal. Para ello se utilizaron los paquetes estadísticos STATGRAPHICS (Vers. 5.0) y STATISTICA para Windows (Vers. 4.5).

Ajuste Lineal: Para trabajar con la técnica de Regresión Lineal Múltiple fué necesario linearizar el modelo alométrico (4) mediante la aplicación de logaritmo natural en ambos lados de la ecuación, la cual transformada queda :

$$\ln w = \ln a_l + a_2 \ln l + a_3 \ln h \quad (24)$$

El objetivo de esta transformación es aplicar la técnica de Regresión Lineal Múltiple a los datos transformados con el fin de estimar los parámetros del modelo. De tal manera que el modelo estadístico que nos describe la regresión del logaritmo natural de la biomasa de la hoja ($\ln w$) sobre el logaritmo del largo ($\ln l$) y del ancho ($\ln h$) de la hoja se puede escribir de la siguiente forma:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \varepsilon \quad (25)$$

donde $Y = \ln w$, $\beta_0 = \ln a_l$, $\beta_1 = a_2$, $\beta_2 = a_3$ y ε (llamado error) comprende a todas las variaciones aleatorias de la variable Y .

Este último modelo es el propuesto para la población de valores de biomasa foliar, pero como sólo se cuenta con datos de muestras de ésta, el término de error poblacional ε no es conocido (es una variable aleatoria no observable) ni la media y varianza poblacional de Y . Por lo anterior es necesario trabajar con un modelo ajustado a los datos muestrales:

$$y = b_0 + b_1 x_1 + b_2 x_2 + e_i \quad (26)$$

donde b_0 , b_1 y b_2 son los estimadores de los parámetros poblacionales β_0 , β_1 y β_3 , y el término e_i (llamado residual) está dado por la diferencia entre los valores observados de la variable dependiente y los calculados por la recta de regresión siguiente :

$$\hat{y} = b_0 + b_1 x_1 + b_2 x_2 \quad (27)$$

$$\text{como } e_i = y - \hat{y}$$

$$\text{entonces : } e_i = y - (b_0 + b_1 x_1 + b_2 x_2) \quad (28)$$

El residual por lo tanto nos proporciona un medio para estimar la bondad del modelo ajustado a los datos.

Por lo antes expuesto, se ajustó la ecuación (27) a los datos transformados correspondientes al ciclo anual nov.1992 - nov. 1993, mes a mes y en forma global, para ambos estratos. Se generaron también diversas gráficas, con el fin de evaluar la bondad del ajuste, tales como :

- Valores observados de la variable dependiente contra los valores calculados con la ecuación
- Residuales contra los valores calculados con la ecuación
- Probabilidad normal de los residuales

Así también, invocando la teoría de muestras grandes (teorema 5.1, Sen y Srivastava, 1990), se pueden probar hipótesis u obtener regiones de confianza para los estimadores de los parámetros obtenidos por mínimos cuadrados en las regresiones múltiples efectuadas, en el contexto del teorema de Límite Central de estadística (por el número de datos involucrados).

Ajuste No Lineal : Se ajustó directamente el modelo alométrico, descrito por la ecuación (4), a los datos correspondientes al ciclo anual nov.1992 - nov.1993 utilizando la técnica estadística de Regresión No Lineal. Los ajustes se realizaron mes a mes y en forma global, para ambos estratos. Los datos, sin transformación de ninguna especie, se introdujeron al modelo mencionado con el propósito de calcular los parámetros de la ecuación, proporcionándose como valores iniciales los estimadores de los parámetros encontrados mediante el ajuste lineal. En este caso también, puesto que sólo se cuenta con datos de muestras de la población, realmente lo que se calcula son los estimadores de los parámetros. Se obtuvieron además gráficas similares a las mencionadas anteriormente para evaluar la bondad de este ajuste.

En la aplicación de la técnica de Regresión Lineal Múltiple, así como en la aplicación de la técnica de Regresión No Lineal, se trabajó con 10,732 datos de biomasa foliar e igual número para las dimensiones largo y ancho de la hoja, para el ajuste global en el Estrato 1. En el caso del ajuste global para el Estrato 2 fueron 7,997 datos, respectivamente.

Así también, en ambas técnicas el procedimiento para lograr el mejor ajuste fué el de Mínimos Cuadrados y el método de optimización seleccionado para minimizar la función objetivo, $\Sigma(\text{Observados} - \text{Predichos})^2$, fué el Simplex.

II.4.2 Modelo de Hardwick - Andrews

El modelo de Hardwick-Andrews es dado por una ecuación empírica que relaciona la biomasa aérea (foliar) por unidad de área de un cultivo con el número de tallos del mismo, y su evolución en el tiempo (Hardwick y Andrews, 1983). Se fundamenta, de

acuerdo a los autores, en la ecuación de Shinozaki-Kira, la cual es una relación (hipérbola rectangular) entre la producción promedio por planta (biomasa por unidad de área/densidad) y la densidad de plantas, ésta ecuación es llamada “ la ley de producción final constante”. (Seber y Wild, 1989).

La expresión analítica para el modelo de Hardwick-Andrews es:

$$y = \frac{B_0 p^{-t} \rho}{(1 + \rho(n + m B_0 p^{-t}))} \quad (29)$$

Donde y es la biomasa aérea por unidad de área (mg/m^2), ρ es la densidad de tallos por unidad de área ($\#$ de tallos/ m^2), t el tiempo y B_0 , n , m y p son los parámetros de la ecuación.

La ecuación (29), la cual puede clasificarse como intrínsecamente no lineal, se basa en dos supuestos : El primero es que la relación entre la biomasa y la densidad puede ser aproximada por una hipérbola rectangular ; el segundo es que aquellos cultivos que tengan la misma biomasa por unidad de área crecen a la misma velocidad, esto es, que no existe un efecto especial debido al espaciamiento de las plantas sobre la tasa de crecimiento del cultivo. Los autores establecen la hipótesis de que la tasa de crecimiento del cultivo es independiente de la densidad de plantas y del tiempo.

Esta hipótesis de trabajo está implícita en su modelo, dado que obteniendo la derivada parcial de y respecto al tiempo, en la ecuación (29), se llega a la ecuación diferencial que describe la velocidad de crecimiento de la biomasa :

$$dy/dt = Ky(my - 1) \quad (30)$$

Donde $K = \ln p$. De la ecuación anterior, se observa que la tasa de crecimiento del cultivo (dy/dt), es independiente de t y de ρ , dependiendo únicamente de y .

Ajuste del modelo

Se trabajó con datos de 13 meses de muestreos de campo (correspondientes a los meses de noviembre de 1992 a noviembre de 1993). El ajuste del modelo se efectuó mediante regresión no lineal, mes a mes y posteriormente en forma global los 13 meses.

Se calculó la suma de la biomasa foliar (mg) por cuadrante y se consideró como biomasa por unidad de área (y), para luego expresarla como biomasa (mg) por m^2 mediante los factores de conversión apropiados. Es de esta última forma como se usó en el modelo. De forma similar, para la densidad (ρ) se tomó la suma del número de tallos por cuadrante y posteriormente se expresó esta cantidad por m^2 . Para el ajuste del modelo mes a mes se tomó al tiempo (t) como constante, se le asignó un valor de acuerdo al siguiente criterio : El mes de noviembre de 1992 se tomó como $t = 1$, diciembre de 1992 como $t = 2$ y así sucesivamente. En el ajuste llevado a cabo globalmente el tiempo se consideró variable, se siguió el criterio mencionado para los valores que tomaba t de un mes a otro. Lo anterior se hizo para los datos de ambos estratos.

Con el fin de evaluar la bondad de los ajustes hechos se obtuvieron las siguientes gráficas :

- Valores observados de la variable dependiente contra los valores calculados con la ecuación
- Residuales contra los valores calculados con la ecuación

- Probabilidad normal de los residuales (sólo para el ajuste global)

Se efectuaron corridas adicionales eliminando el mes de enero del ajuste global de datos, con el fin de observar si había una mejora en los resultados. También se llevaron a cabo corridas modificando el modelo de Hardwick-Andrews al eliminar el parámetro n de éste, con el propósito de obtener un mejor ajuste.

En todas las corridas efectuadas el criterio de optimización seleccionado fue minimizar la función $\Sigma(\text{Observados} - \text{Predichos})^2$, el método fué el Simplex.

Se generaron además diversas gráficas, con el objetivo de hacer una exploración más completa del modelo, entre ellas :

- Biomasa foliar contra el Tiempo
- Densidad contra el Tiempo
- Peso Promedio del Tallo contra el Tiempo

El equipo de cómputo en el cual se corrieron los programas de computadora utilizados fue una computadora personal Pentium 586.

III RESULTADOS

III.1 Modelo alométrico

Se efectuó el ajuste de datos a la ecuación alométrica (4), mediante las técnicas estadísticas de Regresión Lineal Múltiple y Regresión No Lineal. Se reportan los resultados obtenidos de estos ajustes.

III.1.1 Ajuste Lineal

En las Tablas I y II se muestran los estimadores de los parámetros de la ecuación alométrica (ecuación 4), obtenidos por la aplicación de la técnica estadística de Regresión Lineal Múltiple a los datos transformados mediante el logaritmo natural, correspondientes a los Estratos 1 y 2 del área de estudio para el ciclo anual nov.1992 - nov.1993. Se reportan también en ellas los errores estándar de los estimadores, el coeficiente de determinación (R^2), el coeficiente de correlación múltiple (R), el error estándar de la estimación y el nivel de significación alcanzado (valor p). En el caso del estimado del parámetro a_1 aparece el antilogaritmo del valor que se obtiene mediante la técnica aplicada, para los estimadores de los parámetros a_2 y a_3 no es necesario la aplicación de la función inversa de logaritmo natural, por lo tanto se reportan en las tablas mencionadas los valores obtenidos directamente del ajuste lineal efectuado.

Tabla I. Resultados del ajuste Lineal a la ecuación alométrica para los datos correspondientes al ciclo anual nov. 1992 - nov. 1993, Estrato 1.

<i>Parámetros :</i>	a_1	a_2	a_3
Estimadores	1.38×10^{-5}	1.0583	0.8846
Error estándar de a_i :	0.0212	0.0068	0.0214
Err. est. De la Est.	0.5672		
Valor p	0.00	0.00	0.00
R^2	0.8814 (R=0.9388)		

Tabla II. Resultados del ajuste Lineal a la ecuación alométrica para los datos correspondientes al ciclo anual nov. 1992 - nov. 1993, Estrato 2.

<i>Parámetros :</i>	a_1	a_2	a_3
Estimadores	1.44×10^{-5}	1.1133	0.6851
Error Estándar de a_i :	0.0234	0.007	0.0241
Err. Estándar de la Estimación :	0.5836		
Valor p	0.00	0.00	0.00
R^2	0.8922 (R=0.9446)		

Para completar el análisis de los resultados obtenidos con la aplicación de la técnica de Regresión Múltiple a los datos transformados y probar la bondad del ajuste, se obtuvieron las siguientes gráficas :

Gráfica de Valores Observados vs. Valores Estimados para ambos estratos (figura 3)

Gráfica de Residuales vs. Valores Estimados para ambos estratos (figura 4)

Gráfica de Probabilidad Normal de los Residuales (figura 5). Sólo se muestra la correspondiente al estrato 1, la del estrato 2 es similar.

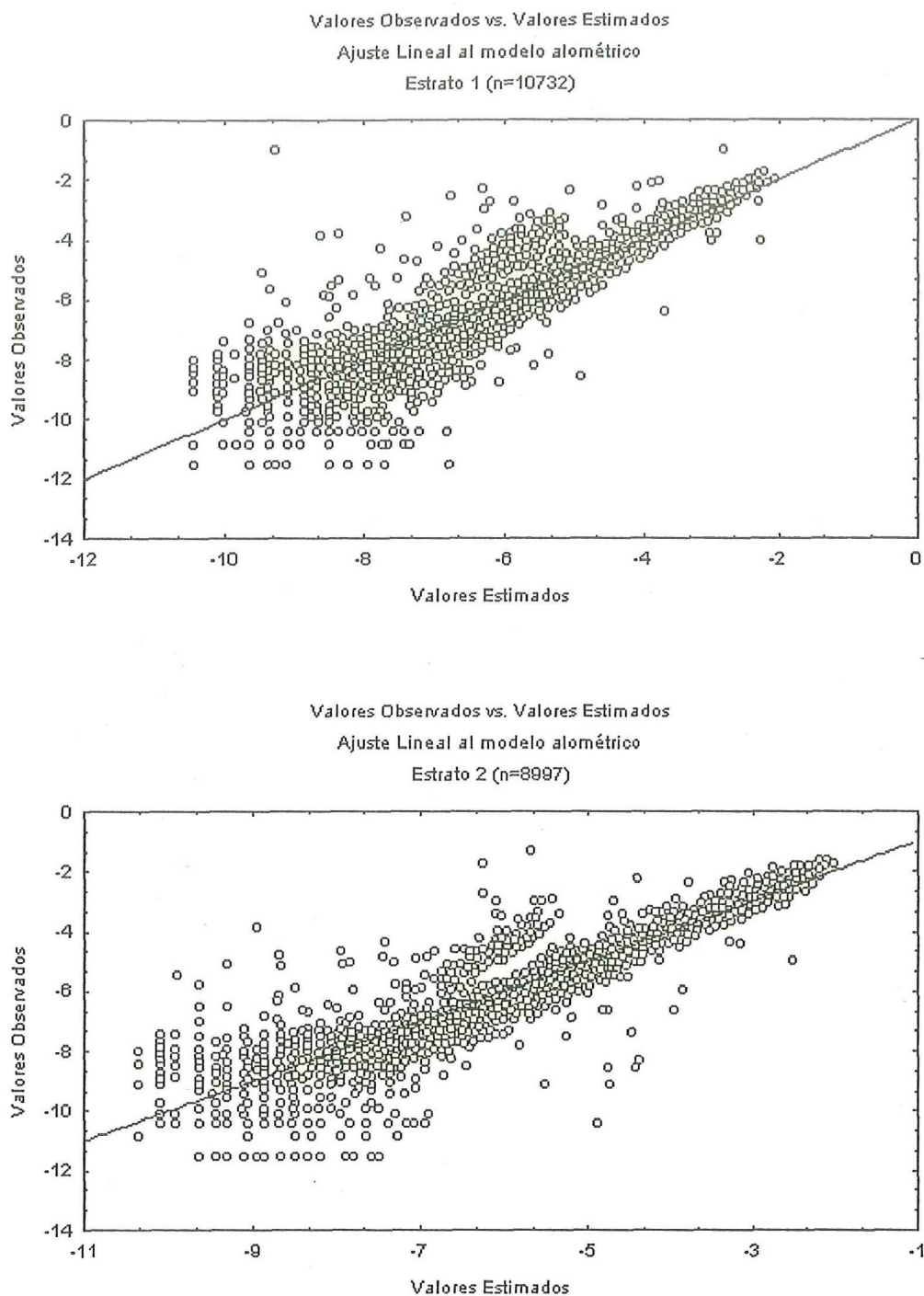


Figura 3. Diagrama de dispersión de los Valores Observados (ln de la biomasa foliar) vs. los Valores Estimados por el ajuste de los datos transformados a la ecuación alométrica, ciclo anual nov. 1992 - nov. 1993 para los Estratos 1 y 2.

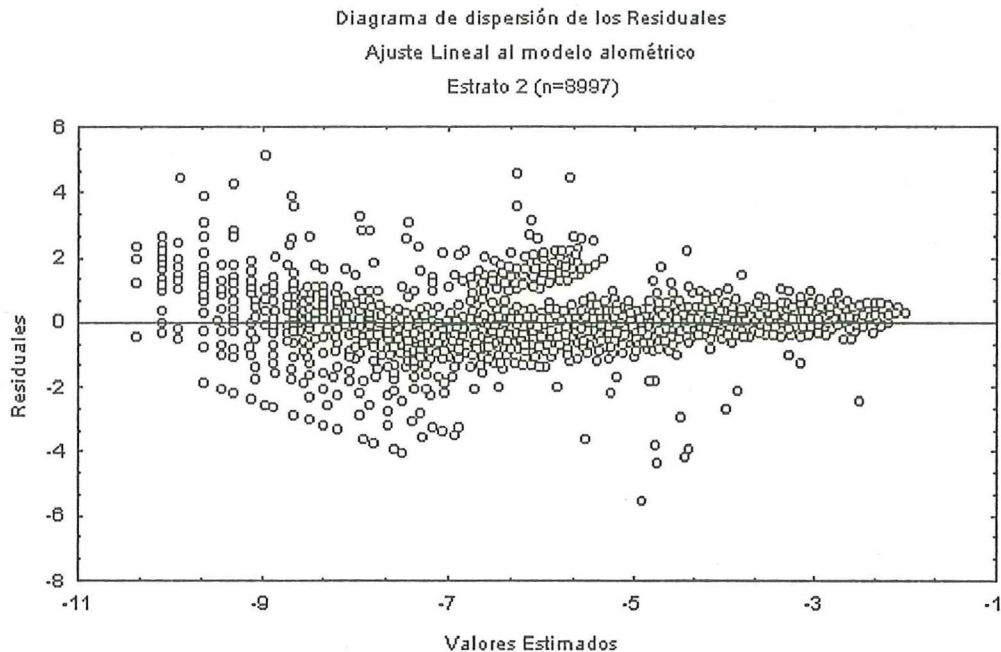
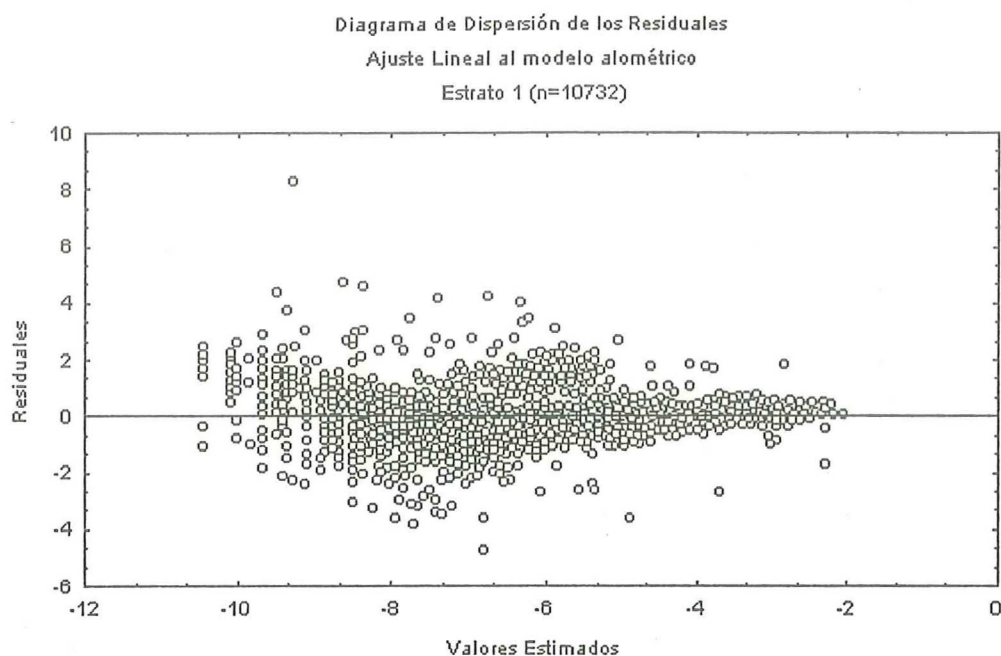


Figura 4. Diagrama de dispersión de los Residuales vs. Valores Estimados. Ajuste Lineal de los datos transformados del ciclo anual nov.1992-nov.1993, Estratos 1 y 2.

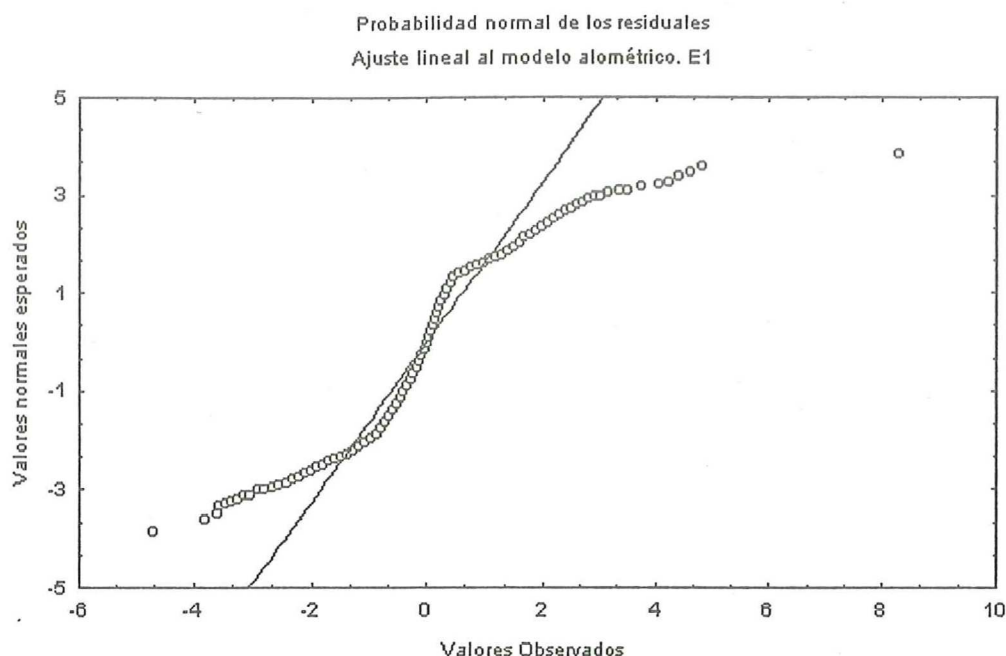


Figura 5. Gráfica de probabilidad normal de los residuales del ajuste lineal al modelo alométrico para los datos del estrato 1. Ciclo anual nov.1992- nov. 1993.

III.1.2 Ajuste No Lineal

Las Tablas III y IV muestran los estimadores de los parámetros para la ecuación alométrica, obtenidos mediante Regresión No Lineal, para los datos de longitud (mm), ancho (mm) y biomasa (mg) de las hojas correspondientes a los Estratos 1 y 2 del área muestreada, para el ciclo anual Nov. 1992 - Nov. 1993. También, aparecen en ellas el error estándar para cada uno de los estimadores, el nivel de significación alcanzado (valor p), el coeficiente de determinación (R^2) y el error estándar de la estimación..

Se obtuvieron además las gráficas de valores observados de biomasa foliar contra valores estimados por el ajuste no lineal a la ecuación 4, para ambos estratos (figuras 6).

Tabla III. Resultados del ajuste No Lineal a la ecuación alométrica para los datos correspondientes al ciclo anual nov. 1992 - nov. 1993 en el Estrato 1.

<i>Parámetros :</i>	a_1	a_2	a_3
Estimadores	1×10^{-5}	1.1088	1.0778
Error Estándar de a_i	0.00000	0.0101	0.01739
Valor p	0.00000	0.0000	0.00000
R^2	0.8655		
Error Estándar de la Estimación	0.00724		

Tabla IV. Resultados del ajuste No Lineal a la ecuación alométrica para los datos correspondientes al ciclo anual nov. 1992 - nov. 1993 en el Estrato 2.

<i>Parámetros :</i>	a_1	a_2	a_3
Estimadores	5×10^{-6}	1.22294	0.98405
Error Estándar de a_i	1×10^{-6}	0.02684	0.02023
Valor p	0.00000	0.00000	0.00000
R^2	0.9182		
Error Estándar de la Estimación	0.007842		

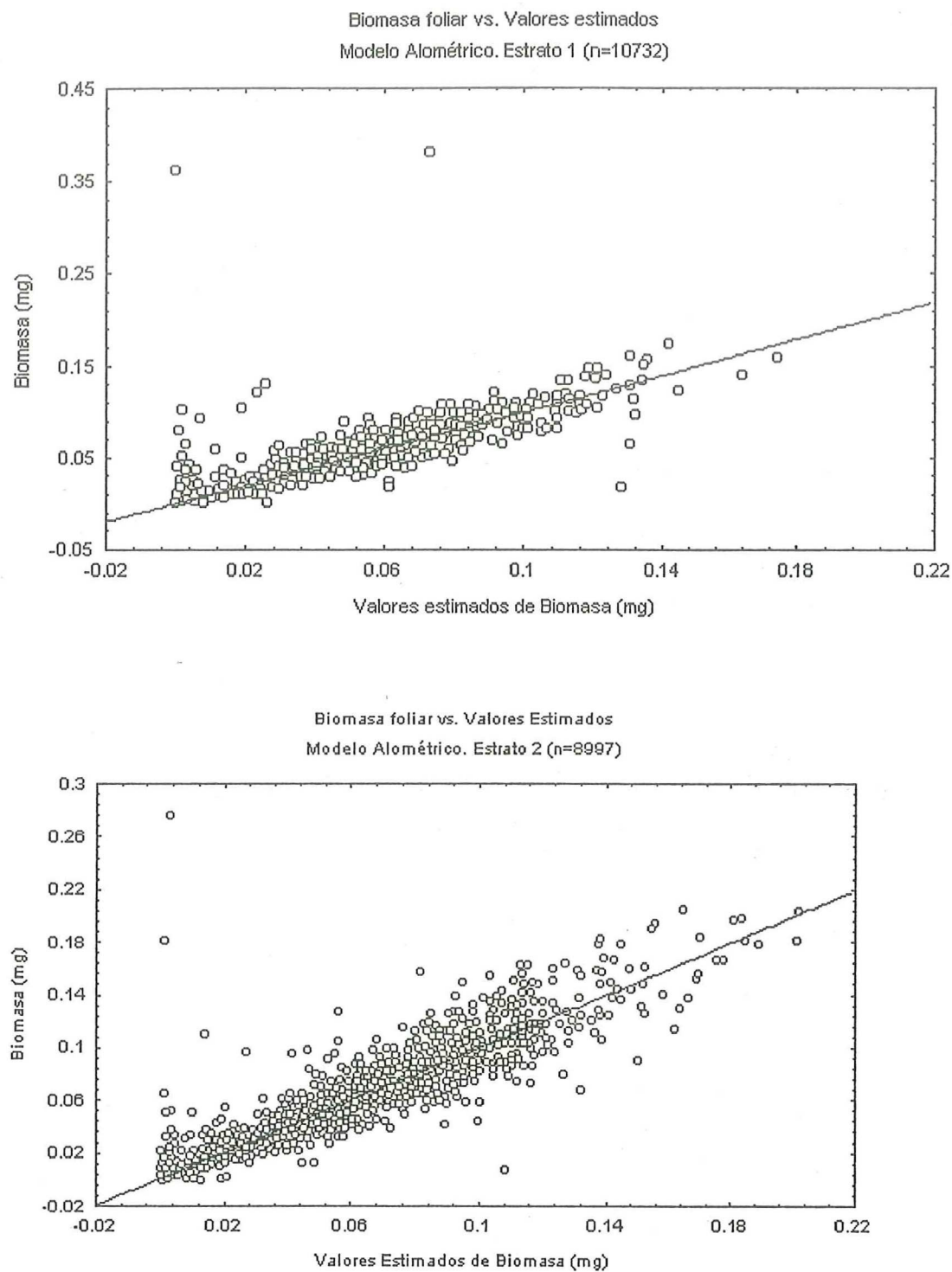


Figura 6. Biomasa foliar observada vs. la biomasa estimada por la ecuación alométrica mediante el ajuste No Lineal de los datos del ciclo anual nov. 1992 - nov. 1993, para los estratos 1 y 2.

Además, con el objetivo de poder establecer la bondad del ajuste no lineal al modelo alométrico se generaron las gráficas de residuales contra valores estimados, para ambos estratos (figuras 7 y 8) y de probabilidad normal de los residuales (figura 9), en ésta última sólo se muestra la correspondiente al estrato 1 dado que la del estrato 2 es similar.

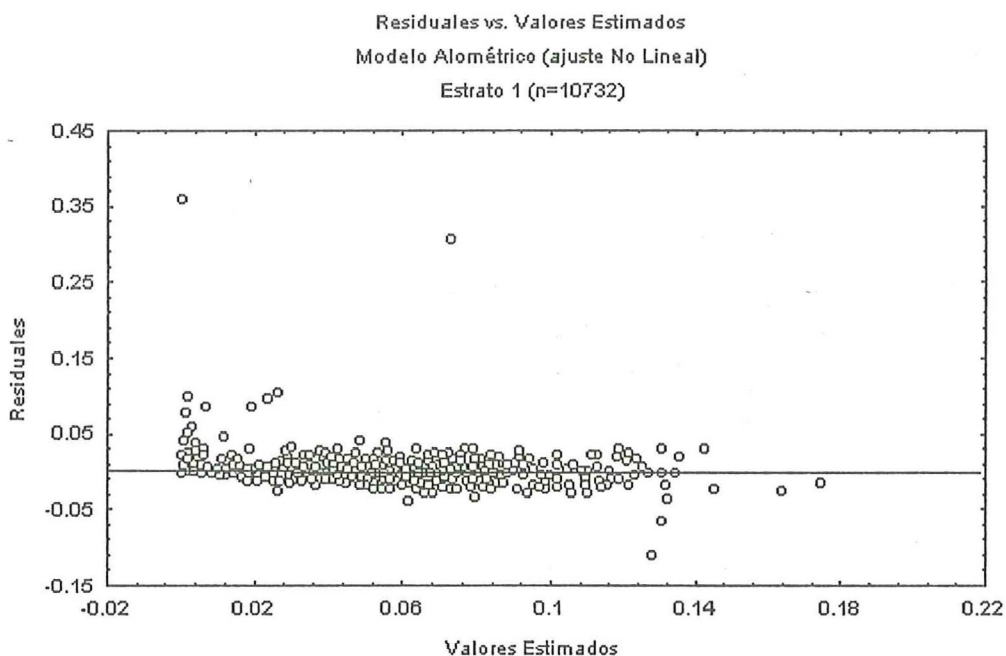


Figura 7. Diagrama de dispersión de los Residuales vs. Valores Estimados, por el ajuste No Lineal al modelo alométrico, para el estrato 1.

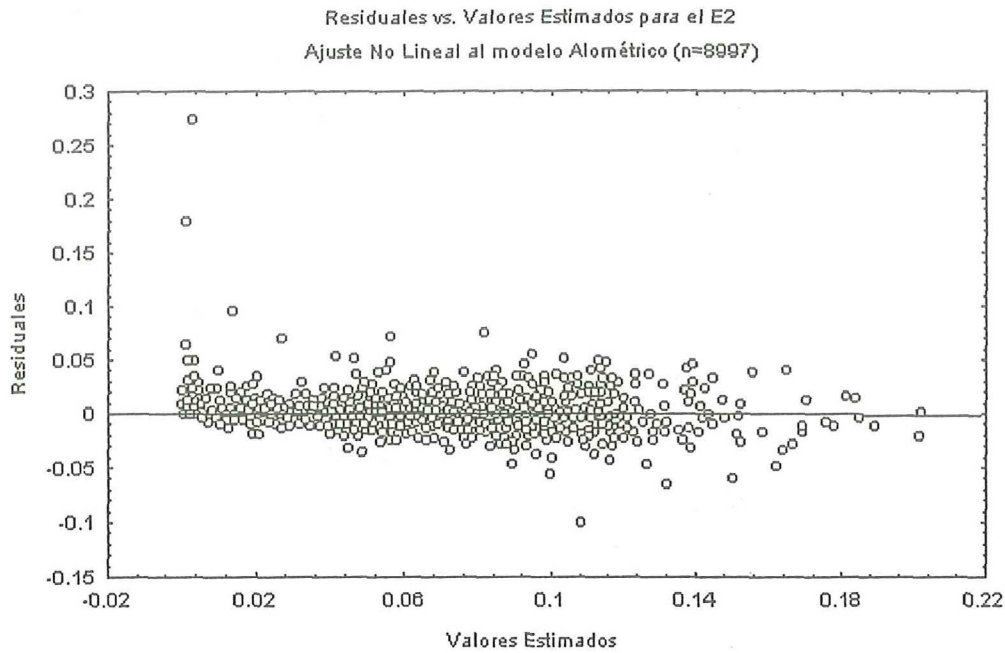


Figura 8. Diagrama de dispersión de los Residuales vs. Valores Estimados por el ajuste No Lineal al modelo alométrico, para el estrato 2.

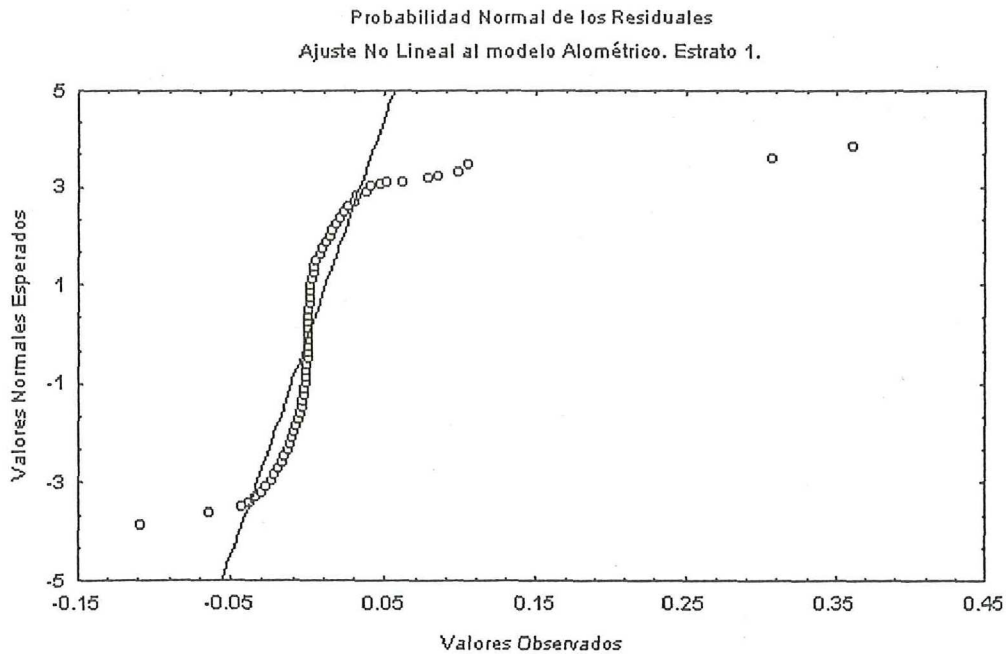


Figura 9. Gráfica de probabilidad normal de los residuales del ajuste no lineal al modelo alométrico para los datos del estrato 1. Ciclo anual nov. 1992- nov. 1993.

III.2 Modelo de Hardwick-Andrews

En la Tablas V y VI se muestran los resultados del ajuste mensual de los datos de densidad (número de tallos por m^2) y de biomasa por unidad de área (mg/m^2) al modelo de Hardwick-Andrews, para los estratos 1 y 2 definidos en el área de muestreo.

Tabla V. Resultados del ajuste mensual al modelo de Hardwick-Andrews de los datos de biomasa foliar y densidad de tallos (por m^2). Ciclo anual nov. 1992 - nov. 1993. Estrato 1.

	Estimadores para los parámetros				Coef. de Determinación (R^2)	Err. Est.
	B_0	p	n	m		
Nov. 1992	527.63	244.20	-6.265	2.933	0.04	10.91
Dic. 1992	0.11423	1.20161	-0.01258	0.20182	0.3915	5.69
Enero 1993	-	-	-	-	0.0	-
Feb. "	-	-	-	-	--	-
Marzo "	-	-	-	-	0.0	-
Abril "	7.65×10^{-3}	1.00158	3.83×10^{-4}	-0.1053	0.8987	5.24
Mayo "	0.15789	1.59992	-6.23×10^{-4}	0.0124	0.8562	49.90
Junio "	-	-	-	-	0.0	-
Julio "	-	-	-	-	0.0	-
Agosto "	3.42×10^{-3}	0.6757	-0.00186	0.01408	0.6068	15.79
Sept. "	0.42452	1.0951	-0.0018	0.01624	0.932	8.24
Oct. "	0.20197	1.0787	7.08×10^{-4}	-0.01332	0.9177	8.58
Nov.	0.1530	0.99103	-0.0024	0.01938	0.8182	6.40

El método de optimización usado fué el Simplex. El símbolo - significa que el método no convergió.

Tabla VI. Resultados del ajuste mensual al modelo de Hardwick de los datos de biomasa foliar y densidad de tallos (por m²). Ciclo anual nov.1992- nov.1993. Estrato 2.

	Estimadores para los parámetros				Coef. de Determinación (R ²)	Err. de Estim.
	B ₀	p	n	m		
Nov.1992	6115.48	9078.23	-802.106	1190.74	0.1828	11.37
Dic. 1992	0.31039	-2.6063	0.02667	-0.56086	0.5489	7.95
Enero 1993	-	-	-	-	0.0	-
Feb. “	0.02959	0.92307	2.248x10 ⁻³	-0.01349	0.1108	8.98
Marzo “	-	-	-	-	--	-
Abril “	0.03862	0.89633	-1.165x10 ⁻³	0.03555	0.5047	17.16
Mayo “	0.0358	0.72198	0.00141	0.0067	0.088	31.04
Junio “	-	-	-	-	--	-
Julio “	3.44x10 ⁻³	0.6308	-4.767x10 ⁻³	0.0313	0.2888	17.08
Agosto “	0.0482	0.74371	-0.00155	0.0145	0.1665	10.96
Sept. “	0.7215	1.20219	-4.196x10 ⁻³	0.0336	0.565	21.06
Oct. “	5.84x10 ⁻³	0.7726	-3.03x10 ⁻³	0.02297	0.7746	22.98
Nov. “	0.218	0.8757	-3.6x10 ⁻³	0.01681	0.045	12.58

El método de optimización usado fué el Simplex. El símbolo - significa que el método no convergió.

Dadas las diferencias tan grandes en los resultados del ajuste de datos mes por mes al modelo, se consideró conveniente ajustar los datos de todo el ciclo anual en conjunto. En la Tabla VII se muestran los resultados obtenidos al ajustar globalmente al modelo de Hardwick-Andrews los datos de biomasa foliar y densidad de tallos por m^2 del ciclo anual estudiado. Para ello se tomaron los datos de los trece meses de muestreos considerando en el ajuste el tiempo como variable.

Tabla VII. Resultados del ajuste global al modelo de Hardwick-Andrews de los datos de biomasa foliar y densidad de tallos por m^2 . Ciclo anual nov.1992-nov.1993.

Estrato 1	Parámetros				Coef. de Determinación (R^2)	Err.Est. de la Estim.
	B_0	p	n	m		
Estimado	0.003273	0.7227	-0.00033	0.00615	0.5074	19.3
Err.Est.	0.002575	0.0529	0.00017	0.00225		
Nivel-p	0.2065	0.00000	0.0636	0.0075		
Estrato 2	Parámetros				0.3993	20.16
	B_0	p	n	m		
Estimado	0.05066	0.7964	0.00167	0.01083	0.3993	20.16
Err.Est.	0.03336	0.0522	0.00137	0.00285		
Nivel-p	0.1321	0.00000	0.2276	0.00032		

El método de optimización usado fué el Simplex

Se obtuvieron las gráficas de valores observados de biomasa contra valores estimados (figura 10) y de residuales contra valores estimados (figura 11).

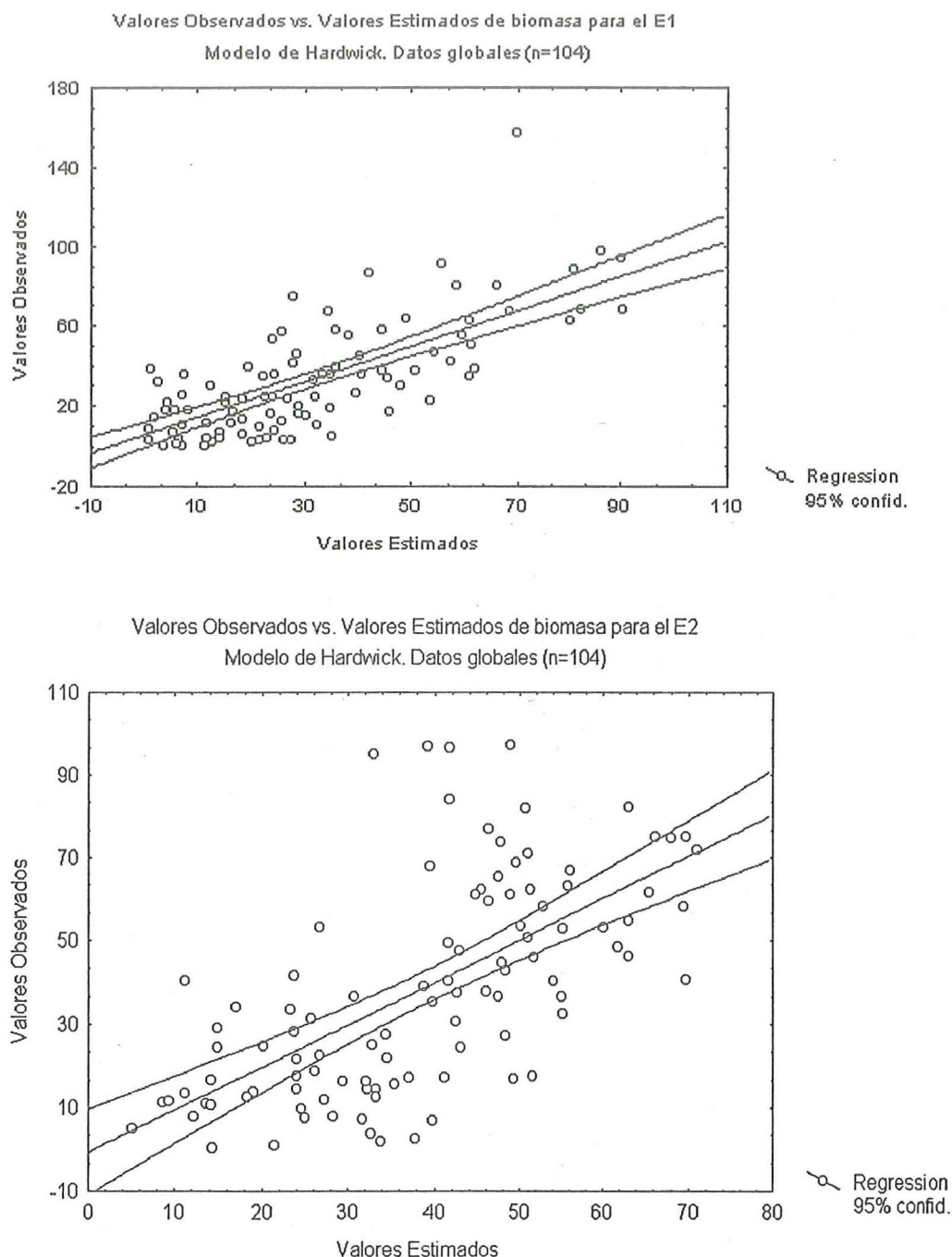


Figura 10. Gráfica de Valores Observados de biomasa vs. Valores Estimados por el ajuste al modelo de Hardwick-Andrews de los datos de biomasa y número de tallos por m^2 para el ciclo anual nov.1992-nov.1993 . Estratos 1 y 2.

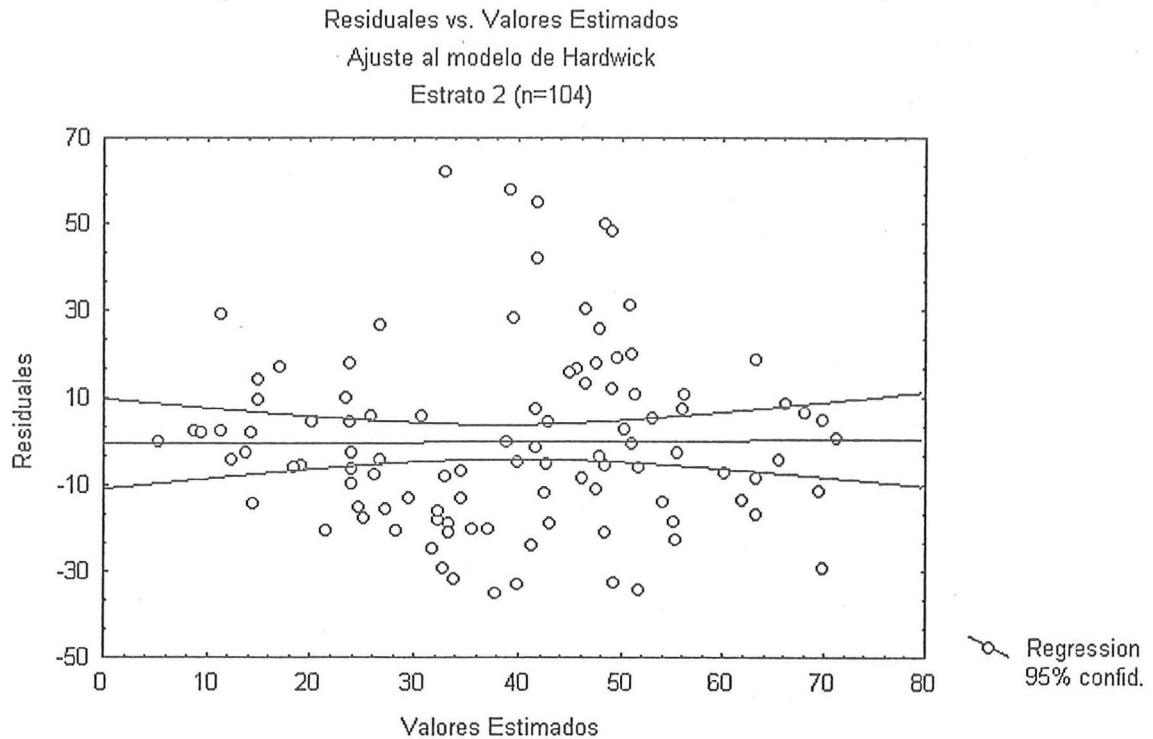
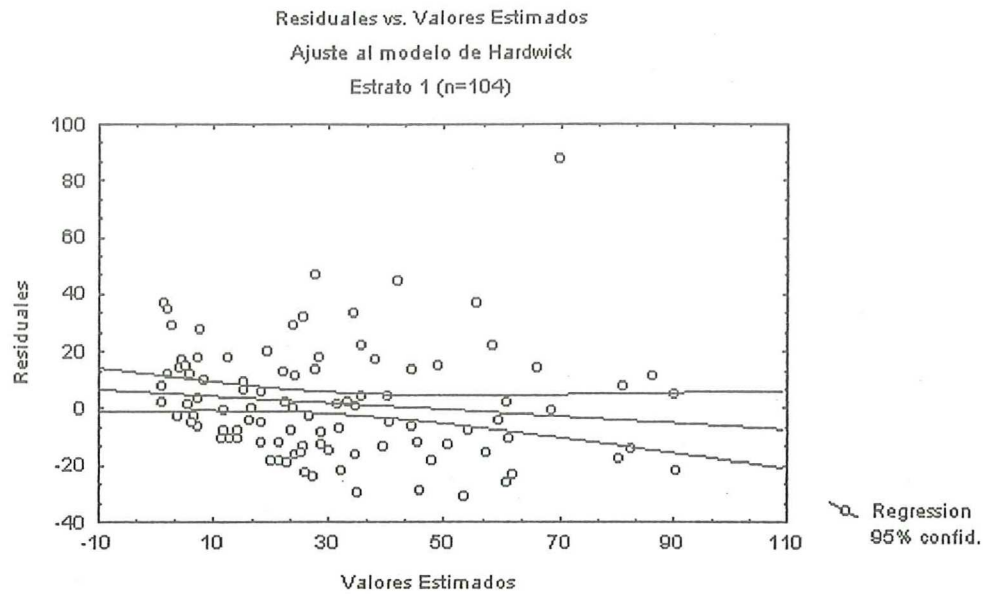


Figura 11. Gráficas de Residuales vs. Valores Estimados por el ajuste al modelo de Hardwick-Andrews de los datos de biomasa y densidad de tallos. Ciclo anual nov. 1992 - nov. 1993. Estratos 1 y 2.

Se efectuaron las pruebas de hipótesis correspondientes para determinar si los valores de los parámetros B_0 , p , n y m eran diferentes de cero. Al fijar una precisión de $\alpha=0.05$ obtenemos que $\beta_0 = 0$, lo cual invalida el modelo por lo que es necesario sacrificar precisión con el objeto de saber para que valor de α es β_0 diferente de cero, siendo esta $\alpha=0.2$. Con el fin de observar si se mejoraba el ajuste de los datos al modelo se modificó éste al eliminar el parámetro n de la ecuación, debido a su alto error estándar y al hecho de que aún con un valor de significancia de 0.2 n no fué diferente de cero para el estrato 2. Los resultados del ajuste global al modelo modificado al eliminar n se muestran en la Tabla VIII.

Tabla VIII. Resultados del ajuste global de los datos de biomasa foliar y densidad de tallos por m^2 , al modelo de Hardwick modificado. Ciclo anual nov.1992-nov.1993.

Estrato 1	Parámetros			Coef. de Determinación (R^2)	Err.Est. de la Estim.
	B_0	p	m		
Estimado	0.008041	0.78527	0.003108	0.5019	19.48
Err.Est.	0.00169	0.02148	0.00225		
Nivel-p	0.00000	0.00000	0.17075		
Estrato 2	Parámetros			0.3750	20.55
	B_0	p	m		
Estimado	0.013806	0.69821	0.014136	0.3750	20.55
Err.Est.	0.00596	0.05093	0.00197		
Nivel-p	0.02263	0.00000	0.000000		

El método de optimización usado fué el Simplex

Las pruebas de hipótesis para los parámetros del modelo de Hardwick-Andrews modificado, son significativas con $\alpha=0.05$ para B_0 y p , la prueba para m es significativa con $\alpha > 0.17$; para el Estrato 1. En el caso del Estrato 2, las pruebas de hipótesis correspondientes para los parámetros B_0 , p y m son todas significativas con $\alpha = 0.05$.

En la figura 12 se muestran las gráficas de valores observados de biomasa contra valores estimados mediante el ajuste de los datos de biomasa y densidad de tallos al modelo modificado, para los estratos 1 y 2. En la figura 13 se muestran las gráficas de residuales contra valores observados para el ajuste global de los datos a este modelo.

Con el fin de analizar si la variación en los coeficientes de determinación en los ajustes mensuales se debía a que existe estacionalidad en los datos, se elaboraron las siguientes gráficas para ambos estratos: densidad promedio de tallos por unidad de área contra el tiempo (figura 14), biomasa foliar promedio por unidad de área contra el tiempo (figura 15) y peso promedio del tallo contra el tiempo (figura 16).

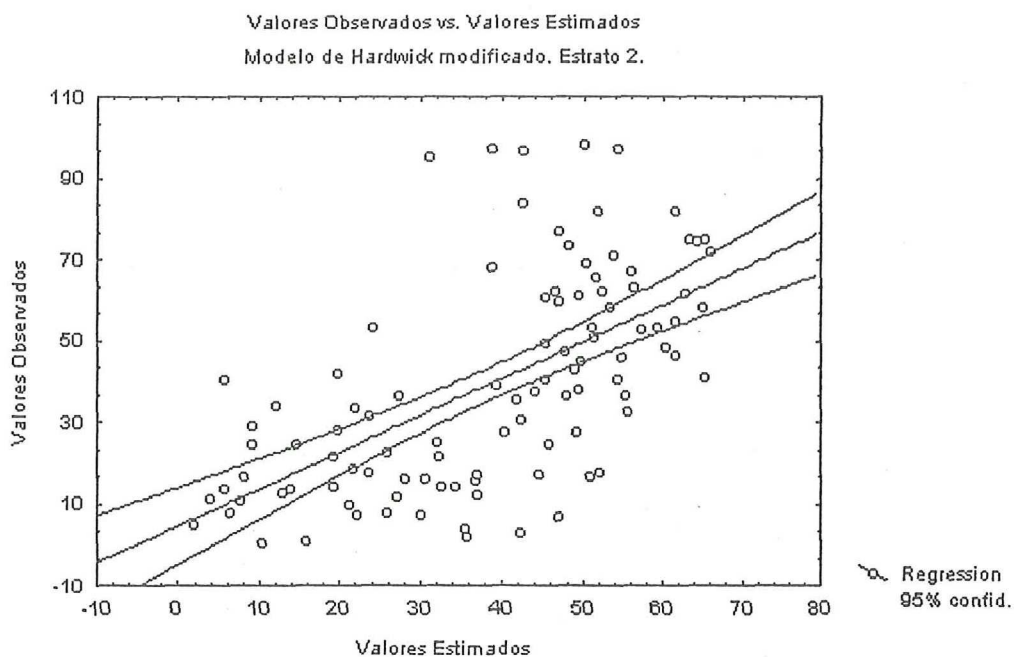
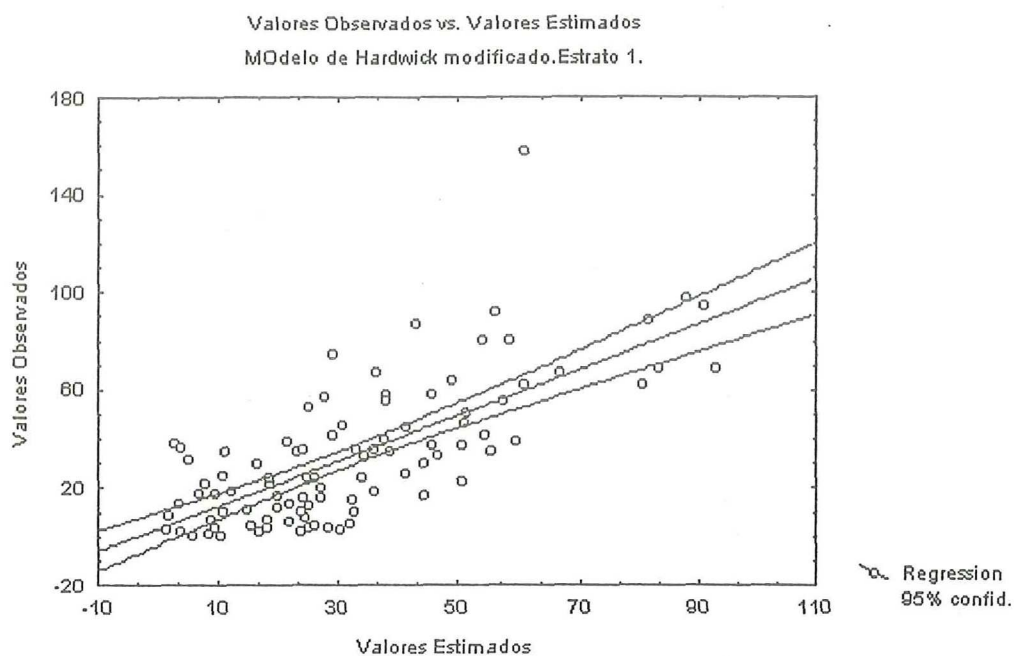


Figura 12. Gráfica de Valores Observados vs. Valores Estimados para el ajuste global de los datos de biomasa y densidad de tallos al modelo de Hardwick-Andrews modificado. Estratos 1 y 2.

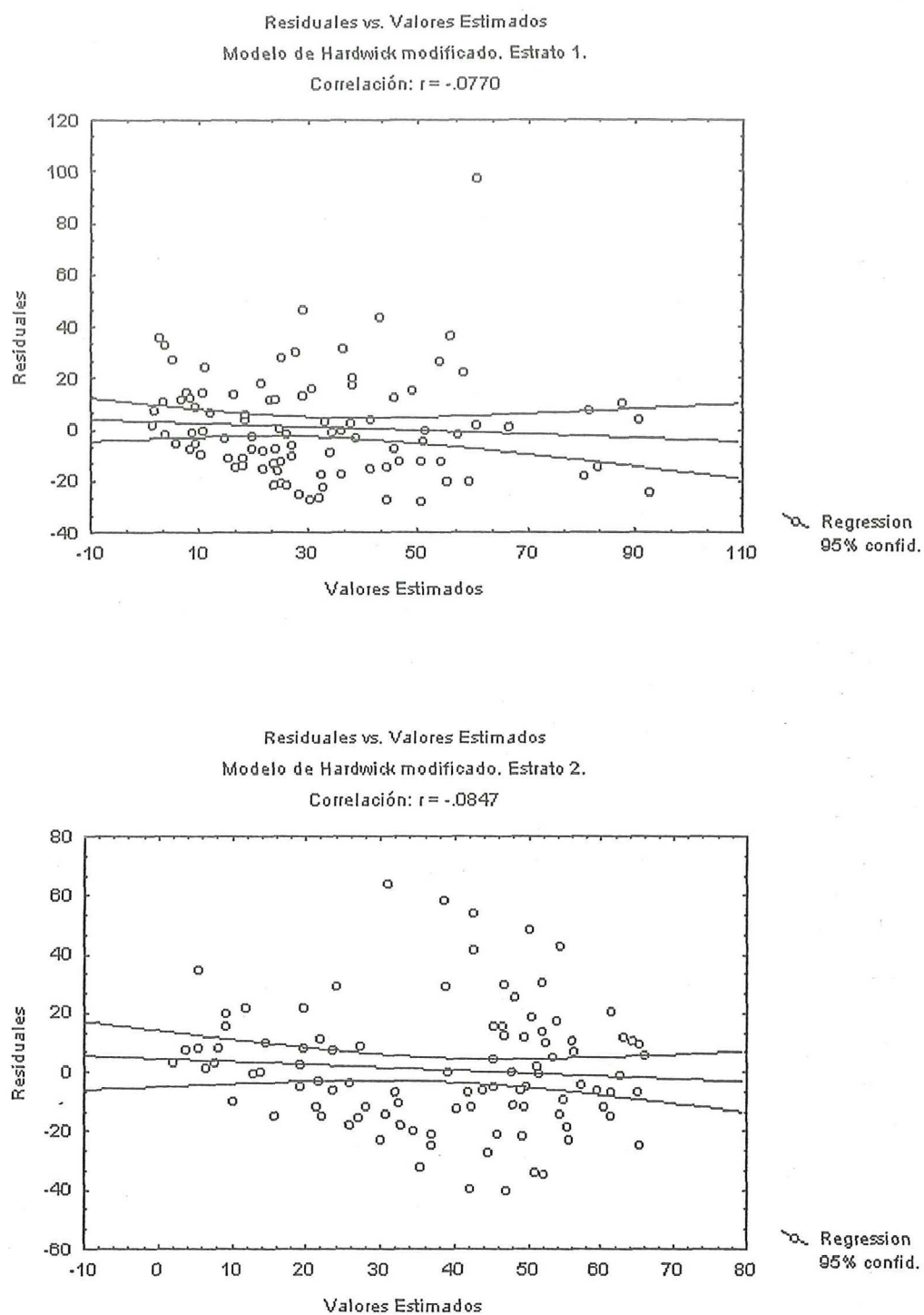


Figura 13. Residuales vs. Valores Estimados para el ajuste global de datos de biomasa y densidad de tallos al modelo de Hardwick-Andrews modificado. Estratos 1 y 2.

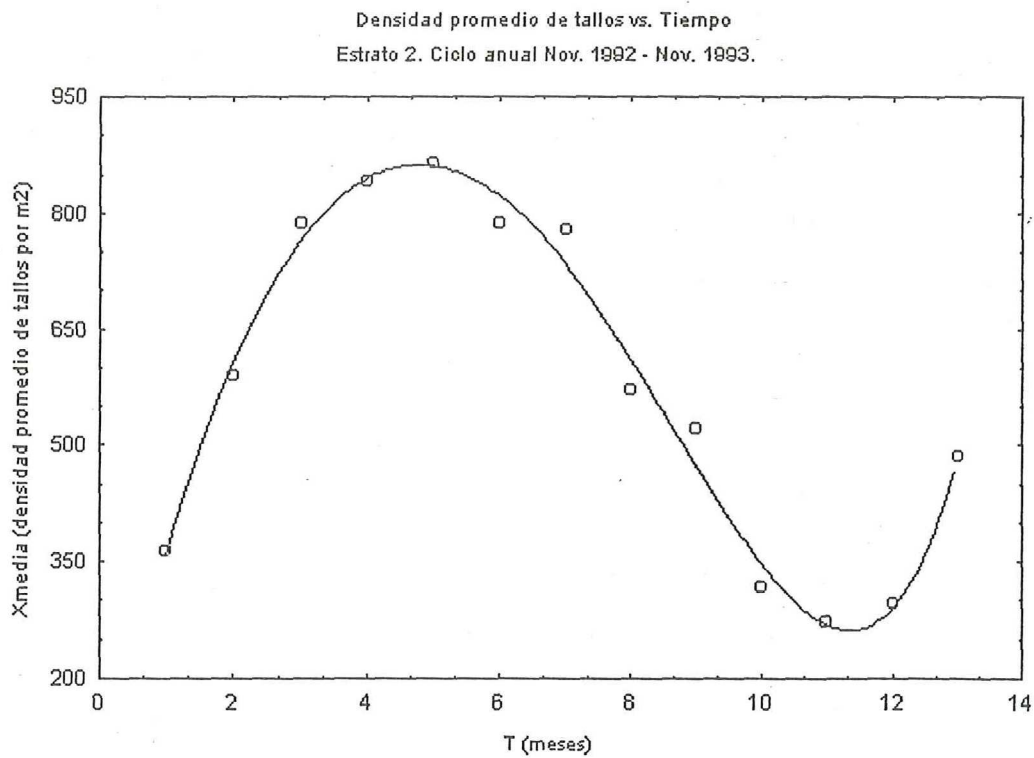
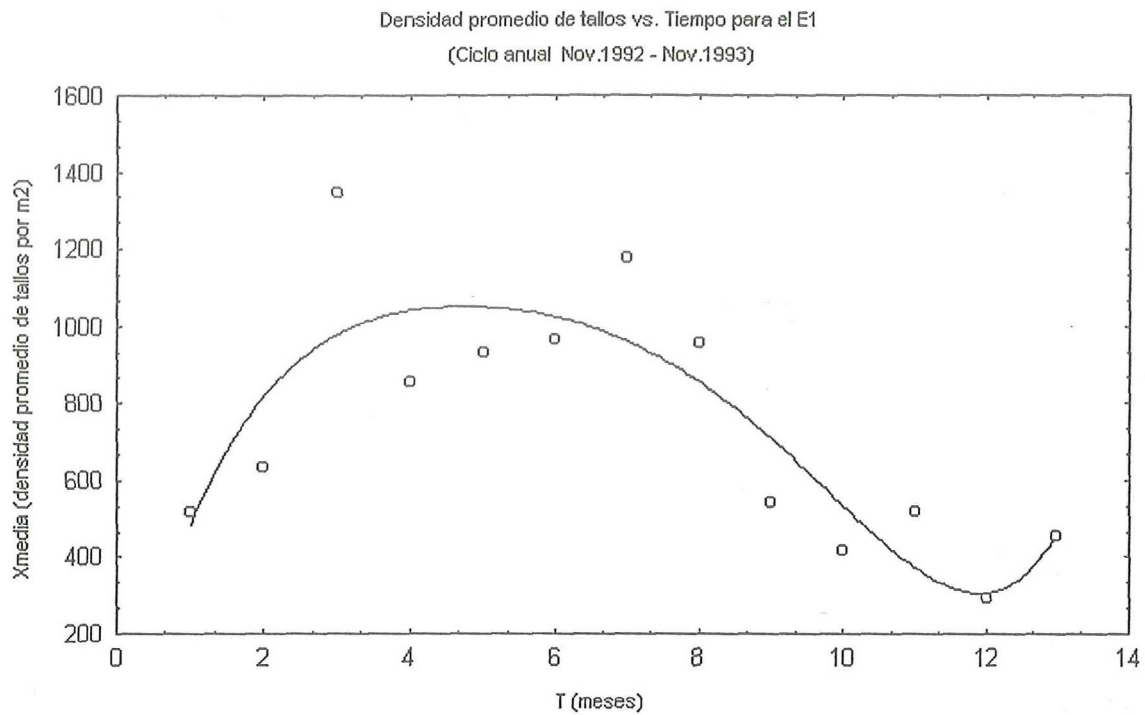


Figura 14. Densidad promedio de tallos vs. tiempo para los estratos 1 y 2. Ciclo anual nov. 1992- nov. 1993.

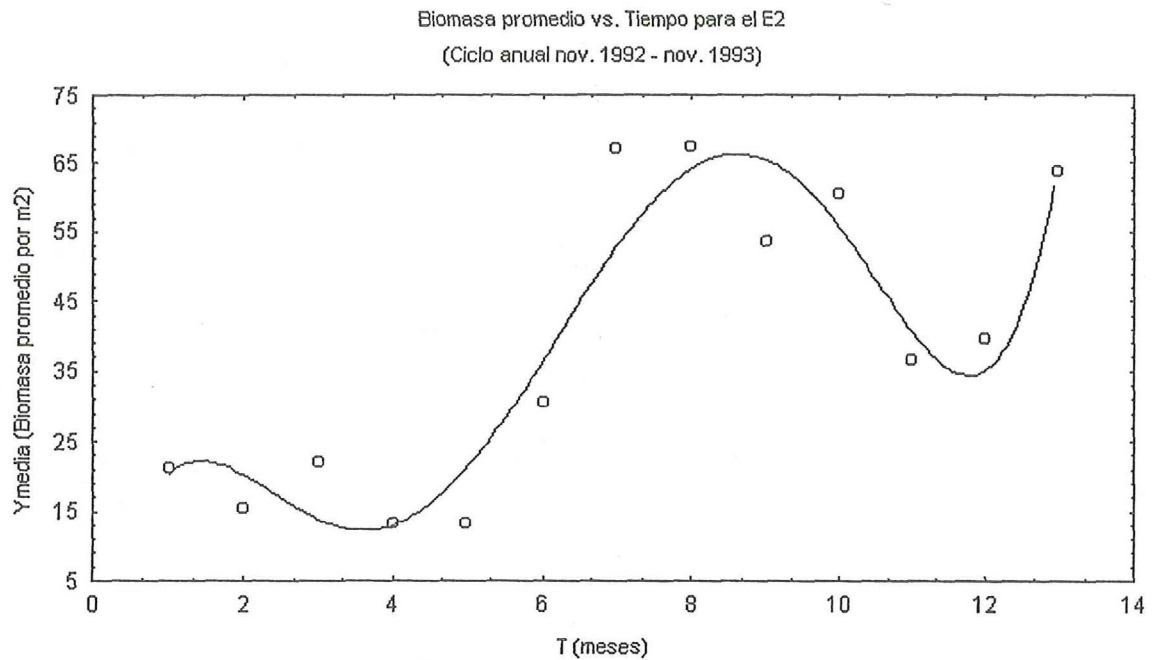
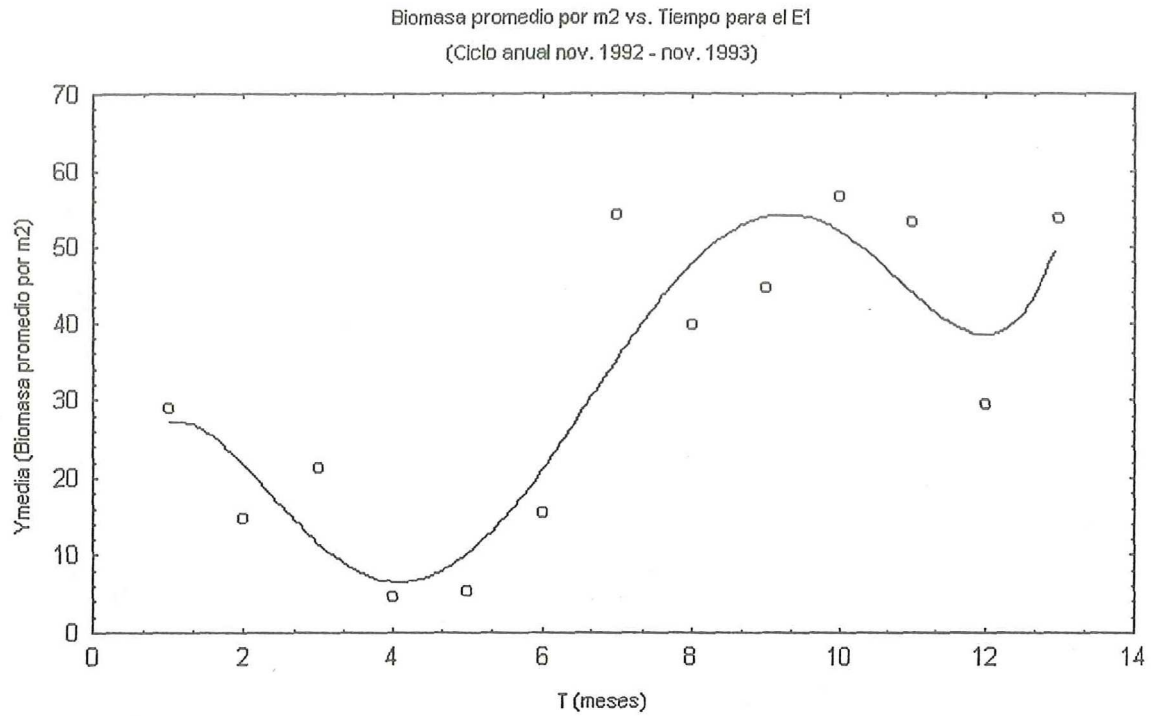


Figura 15. Biomasa foliar promedio por unidad de área vs. tiempo para los estratos 1 y 2. Ciclo anual nov. 1992- nov. 1993.

IV DISCUSIÓN

Los resultados del ajuste lineal a la ecuación alométrica para los datos de ambos estratos muestran buen grado de correspondencia entre los valores de biomasa foliar ajustados para el modelo y los observados. El alto coeficiente de determinación obtenido tanto en el estrato 1 (0.88) como para el estrato 2 (0.89), así como el relativamente bajo error estándar de la estimación para ambos casos (tablas I y II), nos permite concluir que existe una fuerte relación funcional (ecuación 4) para las variables biomasa foliar (w), largo(l) y ancho (h) de las hojas de *Z. marina*, para el área de estudio. Lo anterior confirma los resultados obtenidos por Solana *et al* (1991) para un muestreo único, puntual, efectuado en la misma área.

La bondad del ajuste lineal efectuado puede apreciarse al observar las gráficas de valores observados contra valores estimados (figura 3) para ambos estratos; en ellas se observa una buena dispersión de estos valores alrededor de la recta de regresión, sin embargo se observan también algunos puntos extremos los cuales no se eliminaron por la dificultad para identificarlos (debido al gran número de datos, 10732 para el estrato 1 y 8997 para el estrato 2), aunque su eliminación posiblemente mejoraría aún más el ajuste hecho.

Respecto a las gráficas de residuales contra valores estimados para ambos estratos (figura 4), se tiene que pese a algunos datos aislados, no muestran ninguna tendencia definida (o evidencia de falta de ajuste), excepto por una pequeña sección en el extremo izquierdo de ambas gráficas en la que se concentran los valores más pequeños de biomasa (de sus logaritmos naturales), lo anterior podría deberse a la transformación logarítmica efectuada a los datos; ésta última también explicaría la ligera desviación de la normalidad que se observa en la gráfica de probabilidad normal de los residuales (figura 5).

Aunque la transformación logarítmica es frecuentemente empleada para corregir problemas de heteroscedasticidad en la variable dependiente (la cual no fué la razón por la que se usó en nuestro caso), es posible que si originalmente los valores no transformados de ésta cumplieran con los supuestos de normalidad, homoscedasticidad y aditividad, entonces los datos transformados no cumplan con alguno de estos supuestos (Zar, 1984). Sin embargo, el análisis global del ajuste lineal efectuado nos permite concluir que el modelo lineal es bueno.

Por otra parte, los resultados del ajuste directo de los parámetros de la ecuación alométrica mediante regresión no lineal nos muestran que este método, comparado con el lineal, además de aumentar ligeramente el coeficiente de determinación para el estrato 2 (de 0.89 a 0.91), reduce notablemente el error estándar de la estimación para ambos estratos (Tablas III y IV), lo que significa una notable disminución en el error de la estimación, esto último redundando en un mejoramiento significativo en las gráficas de valores observados de la biomasa foliar contra los valores estimados por la ecuación, para ambos estratos (figura 6), aunque en estas gráficas también se observa la presencia de valores extremos como en el ajuste lineal, los cuales no se eliminaron por las razones anteriormente mencionadas.

Se puede observar también una mejor dispersión de los residuales para ambos estratos (figuras 7 y 8), así como notable mejoría en las gráficas de probabilidad normal de los residuales (figura 9). Todo lo anterior nos indica un mejor ajuste que con el modelo lineal.

La presencia de valores extremos (outliers), tanto en el ajuste lineal como en el no lineal, puede ser también motivo de la aparente desviación de la normalidad, la cual podría desaparecer al eliminarlos. Estos puntos afectan al procedimiento de mínimos cuadrados

dado que el espaciamiento entre los cuadrados de números igualmente espaciados incrementa con el tamaño de los números (Sen y Srivastava, 1990).

Podemos notar que los valores de los parámetros ajustados con los modelos lineal y no lineal no difieren notablemente. Sin embargo, aunque teóricamente el teorema de Gauss-Markov (Sen y Srivastava, 1990) nos indica que los parámetros obtenidos bajo un ajuste lineal, mediante mínimos cuadrados, tienen una distribución t con $(n-p)$ grados de libertad con una media $E(b_i) = \beta$ y una varianza $\sigma^2(b_i) = \sigma^2 \frac{1}{\sum (x_i - \bar{x})^2}$, no sabemos que distribución tengan los parámetros bajo la transformación que se hizo.

Los modelos no lineales (en los parámetros a ser estimados) se pueden dividir en dos clases, los llamados intrínsecamente lineales y los llamados intrínsecamente no lineales. Si un modelo es intrínsecamente lineal puede ser expresado mediante una adecuada transformación de las variables en el modelo estándar lineal (Draper y Smith, 1981), este último modelo es aquel que es lineal en los parámetros. En nuestro caso, el modelo alométrico (4) puede clasificarse como intrínsecamente lineal, por lo cual fué posible aplicarle una transformación logarítmica con el fin de obtener los estimados de los parámetros mediante regresión lineal.

Una de las ventajas de la linearización es la simplicidad de la técnica de regresión lineal, comparada con regresión no lineal. Además, con modelos lineales que tienen una distribución del error que es cercanamente aproximada por la normal es posible obtener inferencias exactas en muestras pequeñas; con modelos no lineales se depende casi enteramente de la aplicación de resultados asintóticos a muestras finitas para obtener

inferencias aproximadas, la teoría asintótica para mínimos cuadrados no requiere errores normalmente distribuidos (Seber y Wild, 1989).

Una de las desventajas de la transformación efectuada es que ésta aplicada sobre la variable respuesta puede afectar la distribución de los errores (Draper y Smith, 1981), además de que los parámetros de un modelo linearizado frecuentemente no son tan interesantes o importantes como los parámetros originales (Seber y Wild, 1989)

El ajuste de los parámetros con el modelo no lineal tiene la desventaja de que no tenemos la distribución real de los parámetros puesto que tenemos una sola estimación de éstos y tendríamos que utilizar otra metodología estadística como métodos de Montecarlo o bootstrap para encontrar una distribución aproximada (Press *et al*, 1992 ; Sen y Srivastava, 1990) y así conocer su media y su varianza, lo cual permitiría hacer comparaciones de los dos métodos y estratos. Los estimadores obtenidos por el método no lineal no necesariamente tienen una distribución t (Seber y Wild, 1989); aunque algunos autores (Zar, 1984) mencionan que las pruebas de hipótesis sobre los parámetros del modelo pueden efectuarse por pruebas t similares a las usadas en regresión lineal, posiblemente esto último puede efectuarse si los residuales muestran un buen ajuste a la normal. Otra posibilidad es que la matriz solución puede no tener inversa (en cuyo caso no se tiene la distribución de los estimadores ni su error estándar), por lo tanto no conocemos la bondad del ajuste real.

Las grandes ventajas del método no lineal son : se trabaja con los datos reales y por lo tanto se obtiene un menor error estándar y un mejor ajuste. Se puede concluir que el modelo alométrico es una buena metodología para representar biomasa foliar por medio de las dimensiones, largo y ancho, de las hojas de *Z. marina*, además de que la representación del modelo no lineal está menos sujeta a error.

Respecto al modelo ajustado para expresar la biomasa foliar en función de la densidad de plantas y el tiempo, modelo de Hardwick-Andrews, tenemos que los resultados de los ajustes mes a mes (tablas V y VI) para ambos estratos nos muestran unas diferencias notables en los valores del coeficiente de determinación obtenido para los trece meses considerados, para algunos meses se obtuvieron R^2 altos y para otros el método de optimización utilizado no convergió. El paquete estadístico usado no proporcionó los errores estándar de los parámetros, advirtiéndolo que la matriz estaba mal condicionada, esto último posiblemente se deba al hecho de que en estas corridas se contó con sólo ocho datos por mes y que el modelo ajustado contiene cuatro parámetros a ser estimados lo que reduce notablemente los grados de libertad. Por lo anterior no es posible establecer la bondad de los ajustes mensuales, puesto que no es suficiente el que para un mes determinado se obtenga un coeficiente de determinación alto.

Debido a los resultados arriba descritos, se decidió correr un ajuste global (por estrato) considerando los datos de los trece meses en conjunto, contando de esta manera con 104 datos para cada estrato. Los resultados de estos ajustes globales (tabla VII) nos muestran un coeficiente de determinación de 0.507 ($R = 0.71$) para el estrato 1 y de 0.399 ($R = 0.63$) para el estrato 2, con un nivel de significancia de un 20% y un 13% respectivamente; obteniéndose también los errores estándar de cada uno de los parámetros.

Se probó también la eliminación del parámetro n del modelo con el fin de observar si había mejoría en el ajuste, dado que estadísticamente ($\alpha=0.20$) se encontró que $n=0$ para el estrato 2. Los resultados obtenidos con el modelo modificado (tabla VIII) muestran que las R^2 para cada uno de los estratos prácticamente no varían, de igual manera, no se observa mejoría en las gráficas de valores observados contra valores estimados (figura 12) ni en la de

residuales contra valores estimados (figura 13); sin embargo se logra bajar el nivel de significancia a un 17% para el estrato 1 y a un 3 % para el estrato 2, disminuyendo el error estándar para el resto de los parámetros.

También se intentó analizar si la variación en los coeficientes de determinación en los ajustes mensuales se debía a la existencia de estacionalidad en los datos; para ello se elaboraron las siguientes gráficas : densidad promedio de tallos por unidad de área contra el tiempo (figura 14), biomasa promedio por unidad de área contra el tiempo (figura 15), las gráficas continuas en ambas figuras corresponden al ajuste a un polinomio de grado 5, y peso promedio del tallo contra el tiempo (figura 16), en esta última figura la gráfica continua para el estrato 1 corresponde al ajuste aun polinomio de grado 3 y para el estrato 2 a un polinomio de grado 4.

En la gráfica de biomasa foliar (mg/m^2) contra el tiempo para el estrato 1 (figura 15), se observa un incremento de esta variable durante los meses de marzo a agosto, presentándose en este último mes el pico de biomasa; para el estrato 2 el comportamiento es similar.

En un estudio realizado por Duarte (1989), con distintas comunidades de pastos marinos en el mundo, encuentra que la mayoría de las comunidades alcanzaron su máximo de biomasa entre julio y agosto, sin importar su posición latitudinal; de acuerdo al autor la importancia de la estacionalidad, sin embargo, no implica que ésta sea la única fuente de la variabilidad de la biomasa (el reporta que un 67% de dicha variabilidad fué explicada por la estacionalidad), puesto que otros factores, como disturbios, tienen influencia.

Philippart (1995), reporta para un estudio realizado con *Z. noltii* que la biomasa total de la pradera estudiada mostró una curva unimodal con un mínimo en el mes de enero y un

máximo en agosto; el autor asume que la luz es el principal factor limitante para la distribución de los pastos marinos para el área en que realizó su trabajo. Olesen y Sand-Jensen (1994) encuentran, para un estudio realizado con 29 poblaciones de *Z. marina* distribuídas mundialmente, que éstas muestran patrones anuales similares en la biomasa foliar con valores mínimos ocurriendo al fin del otoño e invierno y valores máximos durante el verano. En ambos trabajos el comportamiento de la biomasa foliar respecto al tiempo semeja al de nuestro estudio.

La variable densidad (número de tallos /m²) varió respecto al tiempo para ambos estratos (figura 14), incrementándose entre los meses de noviembre a mayo (para el estrato 1), siendo en este último mes en donde se presenta el pico de densidad; el patrón parece ser el mismo para el estrato 2, sólo que el pico de densidad se presenta en el mes de marzo.

Las variaciones en la densidad de tallos se han relacionado con la estación del año, la profundidad, el movimiento del agua y los nutrimentos en el sedimento (Phillips, 1984), aunque se ha mencionado a la luz como la variable reguladora (Tutin, 1942; Burkholder y Doheny, 1968; Phillips, 1972; Backman y Barilotti, 1976). Estos últimos autores, trabajando en una laguna costera en el sur de California, encuentran que la distribución vertical de *Z. marina* es función de la disponibilidad de luz y que las variaciones a una misma profundidad son función de la radiación solar, pudiendo la luz llegar a ser limitante cuando el sol se encuentra cerca del solsticio de invierno.

Lo anterior explicaría la aparente estacionalidad de la densidad (figura 14) y los picos de máxima densidad en los meses de marzo-mayo, a mediados de primavera. Poumián-Tapia (1995) reporta para un trabajo realizado con *Z. marina* en Bahía San Quintín, que la

densidad de tallos presenta los valores más bajos durante el período de otoño, para uno de los transectos definidos; lo cual está de acuerdo con lo observado en nuestro estudio.

En un estudio realizado con *Z. marina*, van Lent y Verschuure (1994) sugieren una relación inversa entre la biomasa aérea y la densidad de tallos, así como entre la biomasa aérea por tallo y la densidad de tallos; observando que para todas las poblaciones estudiadas la secuencia estacional en la biomasa total fué fuertemente determinada por la biomasa aérea. En nuestro estudio, el comportamiento de la biomasa foliar y densidad de tallos con el tiempo (figuras 14 y 15) también parece sugerir este tipo de relación inversa, asimismo la relación entre la densidad de tallos y el peso promedio del tallo parece ser de esta naturaleza (figuras 14 y 16).

La suposición de estacionalidad en la biomasa foliar y densidad de tallos podría explicar las grandes diferencias en los valores del coeficiente de determinación para los ajustes mensuales al modelo de Hardwick-Andrews, lo cual nos permite suponer la posible influencia de la variable tiempo en lo que los autores denominan la tasa de crecimiento del cultivo (variación de la biomasa respecto al tiempo, dy/dt), la cual suponen independiente tanto de la densidad de plantas como del tiempo; siendo estas últimas las hipótesis bajo las cuales construyen su modelo.

Por otra parte, es importante hacer notar que los autores ajustan a éste datos de la literatura para cultivos terrestres en los cuales se sembró a distintas densidades de plantas y el seguimiento en el tiempo es durante el período de crecimiento de los diferentes cultivos (siete semanas, la mayoría) ; los mismos cultivos con los que trabaja Barnes (1977), para los cuales ajusta seis diferentes modelos, encontrando que uno de los supuestos claves que hace para construir la mayoría de ellos (el asumir como constante la función de la variable

tiempo, una de las tres funciones que asume afectan la velocidad de crecimiento) posiblemente no sea razonable dado que las ecuaciones que lo incorporan producen ajustes muy pobres; además observa desviaciones sistemáticas a densidades intermedias y más largos periodos de crecimiento.

De lo anterior se puede concluir que el modelo de Hardwick-Andrews no fue bueno puesto que asume que el cambio en la biomasa foliar es independiente del tiempo, pero en realidad la biomasa y la densidad de tallos están distribuidas estacionalmente (Aioi , 1980), *i.e.* dependen del tiempo. Por lo tanto, es necesaria la construcción de un modelo que relacione biomasa, densidad y tiempo, lo cual es tema de investigaciones futuras.

LITERATURA CITADA

- Aioi, K. 1980. Seasonal change in the standing crop of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Odawa Bay, Central Japan. *Aquat. Bot.* 8 : 343-354.
- Bach, H.K. 1993. A dynamic model describing the seasonal variations in growth and the distribution of eelgrass (*Zostera marina* L.). *Ecological Modelling* 65, 31-50.
- Backman, T.W. and D.C. Barilotti. 1976. Irradiance reduction: effects on standings crops of the eelgrass *Zostera marina* in coastal lagoon. *Mar. Biol.* 34, 33-40.
- Barnes, A. 1977. The influence of length of the growth period and planting density on total crop yield. *Ann. Bot.* 41 : 883-895.
- Batschelet, E. 1978. *Matemáticas básicas para biocientíficos*. Editorial Dossat, S.A. Segunda Edición. Madrid. 645 pp.
- Bittaker, H.F. and R.L. Iverson. 1976. *Thalassia testudinum* productivity: a field comparison of measurements methods. *Mar. Biol.* 37, 39-46.
- Burkholder, P.R. and T.E. Doheny. 1968. The biology of eelgrass. *Departaments of conservation and waterways, Town of Hempstead. Point Lookout. U.S.A.* 119 pp.
- Castro, A. y S. Hahn-Goldberg. 1979. *Ecuaciones Diferenciales Parciales. Notas de Curso del Primer Coloquio del Depto. de Matemáticas del CINVESTAV del IPN. Oaxtepec, Morelos.* 107 pp.
- den Hartog, C. 1971. The dynamics aspect in the ecology of sea-grass communities. *Thalassia Jugoslavica* 7(1), 101-112.
- Draper, N. and H. Smith. 1981. *Applied regression analysis*. John Wiley & Sons. Second edition. New York. 709 pp.

- Duarte, C.M. 1989. Temporal biomass variability and production/ biomass relationships of seagrass communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. 51 : 269-276.
- Duarte, C.M. 1991. Allometric scaling of seagrass form and productivity. Mar. Ecol. Prog. Ser. 77 : 289-300.
- Elsigoltz, L. 1977. Ecuaciones Diferenciales y Cálculo Variacional. Ed. MIR, Moscú, URSS. 432 pp.
- Hamburg, S.P. and P.S. Homann. 1986. Utilization of growth parameters of eelgrass, *Zostera marina*, for productivity estimation under laboratory and *in situ* conditions. Mar. Biol. 93, 299-303.
- Hardwick, R.C. and D.J. Andrews. 1983. A simple model of the relationship between plant density, plant biomass, and time. J. Appl. Ecol. 20:905-914.
- Ibarra Obando, S.E. 1985. Introducción al Método de Marcado para Medir la Producción en Pastos Marinos. Universidad Autónoma de Baja California. 30 pp.
- Ibarra-Obando, S.E. and R. Huerta-Tamayo. 1987. Blade production of *Zostera marina* L. during the summer-autumn period on the Pacific Coast of Mexico. Aquat. Bot. 28, 301-315.
- Ibarra-Obando, S.E. 1989. Las praderas de pastos marinos del Pacífico mexicano con énfasis en *Zostera marina* Linneo. Cap.1. :1-20. In: Rosa-Vélez J. de la y F.González Farias (eds.) Temas de Oceanografía Biológica en México. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, 337 pp.

- Ibarra-Obando, S.E. and Ch.F. Boudouresque. 1994. An improvement of the Zieman leaf marking technique for *Zostera marina* growth and production assessment. *Aquat. Bot.*, 47: 293-302
- Jacobs, R.P.W.M. 1984. Biomass Potential of Eelgrass (*Zostera marina* L.).In: CRC Critical Reviews in Plant Sciences. 2 (1) :49-70.
- Kentula, M.E. and McIntire. 1986. The autoecology and production dynamics of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Netarts Bay, Oregon. *Estuaries*. 9 : 188-199.
- Lipkin, Y. 1979. Quantitative aspects of sea grass communities, particularly of those dominated by *Halophila stipulacea*, in Sinai (Northern Red Sea). *Aquat. Bot.* 7, 119-128.
- Mc Millan, C. and R.C. Phillips. 1979. Differentiation in habitat response among populations of New World seagrasses. *Aquat. Bot.* 7 : 185-196.
- McRoy, C. P. 1966. The standing stock and ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Izembek Lagoon, Alaska. M. Sc. Thesis. University of Washington, Seattle. 138 pp.
- McRoy, C.P. 1970. Standing stock and other features of eelgrass (*Zostera marina*) populations on the coast of Alaska. *J. Fish. Res. Bd., Canada* 27 : 1811- 1812.
- McRoy, C.P. and McMillan. 1977. Production ecology and physiology of seagrasses p.53-81. In : McRoy C.P. and C. Helfferich (eds.). *Seagrass Ecosystems. A scientific perspective*. Marcel Dekker, Inc. New York.
- Mendenhall, W. , R.L. Sheaffer y D.D. Wackerly. 1986. *Estadística matemática con aplicaciones*. Grupo Editorial Iberoamérica.. Tercera edición. México. 751 pp.

- Nienhuis, P.H. and B.H.H. De Bree. 1977. Production and ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) in The Grevelingen Estuary, (The Netherlands). Neth. J. Sea Res. 14(1) : 102-118.
- Olesen, B. and K. Sand-Jensen. 1994. Biomass - density patterns in the temperate seagrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 109 : 283-291.
- Pellikan, G.C. and P. H. Nienhuis. 1988. Nutrient uptake and release during growth and decomposition of eelgrass, *Zostera marina* L., and its effects on the nutrient dynamics of Lake Grevelingen. Aquat.. Bot. 30 :189-214.
- Philippart, C.J.M. 1995. Seasonal variation in growth and biomass of an intertidal *Zostera noltii* stand in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 33 (2) : 205-218.
- Phillips, R.C. 1972. Ecological life history of *Zostera marina* L. (eelgrass) in Puget Sound, Washington. Ph. D. thesis. University of Washington, Seattle. 154 pp.
- Phillips, R.C. 1980. Overview of seagrass studies, with special reference to tropical species p. 54- 228. In : Seagrass College Program. I.A. Abbott, M.S. Foster and L.F Ekland. Inst. of Mar. Res. Univ. Of Cal. La Jolla, Cal.
- Poumián-Tapia, M., 1986. Biomasa aérea de *Zostera marina* L. y sus epífitas microscópicas en Bahía Falsa, San Quintín, B.C. de junio a diciembre de 1982. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, 87 pp.
- Poumián-Tapia, M. 1995. Sobre la cuantificación de la biomasa de *Zostera marina* L. en San Quintín, B.C. durante un ciclo anual. Tesis de Maestría. Departamento de

- Ecología. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada..
152 pp.
- Press, W.H., S.A.Teukolsky, W.T. Vetterling and B.P. Flannery. 1992. Numerical Recipes
in FORTRAN : The Art of Scientific Computing. Cambridge University Press. Second
edition. New York. 963 pp.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. Scaling : Why is animal size so important ? Cambridge
University Press. U.S.A. First edition. 241 pp.
- Seber, G.A.F. and C.J. Wild. 1989. Nonlinear Regression. John Wiley and Sons. First
edition. New York. 768 pp.
- Sen, A. and M. Srivastava. 1990. Regression Analysis : theory, methods and applications.
Springer-Verlag. First edition. New York. 347 pp.
- Short, F.T. 1980. A simulation model of the seagrass production system p. 277-295. In :
R.C. Phillips y C. Peter McRoy (Eds.) Handbook of seagrass biology : An Ecosystem
Perspective. Garland STPM Press. New York, N.Y.
- Solana-Arellano, E., S.E. Ibarra-Obando y H. Echavarría-Heras. 1991. Calibración de un
Modelo Alométrico para Evaluar la Producción Foliar de *Zostera marina* L.
Hidrobiológica 1(2), 41-44.
- Teal, J. M. 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. Ecology, 43 : 614-
624.
- Thorne-Miller B. and M.M. Harlin. 1984. The production of *Zostera marina* L. and other
submerged macrophytes in a coastal lagoon in Rhode Island, U.S.A. Botanica Marina
27, 539-546.

- Thornley, J.H.M. 1976. Mathematical models in plant physiology. Academic Press. First edition. London. 315 pp.
- Tomlinson, P.B. 1982. VII. Helobiae (Alismatidae) (including the seagrasses) In: Metcalfe, C.R. (ed.). Anatomy of the Monocotyledons. Clarendon Press, Oxford: 422-451.
- Tutin, T.G. 1942. *Zostera* L. J. of Ecology. 30 :217-224.
- van Lent, F. and J.M. Verschuure. 1994. Intraspecific variability of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the estuaries and lagoons of the southwestern Netherlands. I. Population dynamics. Aquat. Bot. 48 : 31-58.
- van Montfrans, J. , R.L. Wetzel and R.J. Orth. 1984. Epiphyte-grazer relationships in seagrass meadows : consequences for seagrass growth and production. Estuaries. 7 : 289-309.
- Westlake, D.F. 1963. Comparisons of plant productivity. Biol.Rev., 38 : 385- 425.
- Westlake, D.F. 1965. Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. Mem. Inst. Ital. Idrobiol. 18 : 229-248.
- Wetzel, R.G. 1964. A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton and phitoplankton in a large, shallow lake. Int. Rev. Hodrobiol. 49 : 1-61.
- Wood, E.J.F., W.E. Oddum and J.C. Zieman. 1969. Influence of seagrass on the productivity of a coastal lagoon. In: Ayala-Castañares A. and F. B. Phleger (eds.), Coastal lagoons a symposium. Mem.Intern. UNAM-UNESCO. Mexico, D.F. Nov. 67:495-502.

- Zachmanoglou, E.C. and D. W. Thoe. 1976. Introduction to Partial Differential Equations with Applications. The Williams and Wilkins Company. 60-62 pp.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Inc. Secon Edition. New Jersey. 718 pp.
- Zieman, J.C. 1974. Methods for the study of growth and production of turtle grass, *Thalassia testudinum* K. Aquaculture 4, 139-143.
- Zieman, J.C. and R.G. Wetzel. 1980. Productivity in seagrasses : methods and rates. In : Phillips, R.C., C.P. McRoy (eds.) Hancbook of seagrass biology : an ecosystem perspective. Garland, New York, pp 87-116.