

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología marina**

Simulación dinámica de una pradera de *Zostera marina*.

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Hugo Salinas Matus

Ensenada, Baja California, México

2019

Tesis defendida por

Hugo Salinas Matus

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Ma. Elena Solana Arellano
Directora de tesis

Dr. David Alberto Rivas Camargo

Dr. Markus Sebastian Gross



Dr. Jorge Adrián Rosales Casián
Coordinador del Posgrado en Ecología marina

Dra. Rufina Hernández Martínez
Directora de Estudios de Posgrado

Hugo Salinas Matus © 2019

Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis

Resumen de la tesis que presenta Hugo Salinas Matus como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología marina.

Simulación dinámica de una pradera de *Zostera marina*.

Resumen aprobado por:

Dra. Ma. Elena Solana Arellano
Director de tesis

Las praderas de pastos marinos son ecosistemas formados por plantas acuáticas conocidas como pastos marinos. Las praderas de pastos marinos son zonas de gran importancia ecológica y económica, cuyo desarrollo está asociado a las condiciones del ambiente en el que se desarrollan. Por la interacción entre las condiciones antes mencionadas que afectan a los pastos marinos, dichas praderas son sistemas altamente complejos. Plantear un modelo de simulación capaz de reproducir el desarrollo de los pastos marinos contribuiría a su investigación y conservación. Los modelos basados en agente (ABM por sus siglas en inglés) son un tipo de modelos computacionales que se han utilizado para estudiar sistemas complejos en ecología. Los ABM se caracterizan por simular cada una de las partes que componen un sistema y sus acciones, en este caso, a los individuos que componen una población. El objetivo de este proyecto es construir, parametrizar y validar un modelo de simulación basado en agente que describa el crecimiento del pasto marino *Zostera marina* que habita en el estero de Punta Banda, Baja California. El modelo se implementó usando el lenguaje de programación Python. Los individuos se definen como un arreglo jerárquico de sub unidades: fitómeros que forman ramas, que a su vez forman individuos. Los individuos simulados se programaron para simular el crecimiento horizontal, ramificación, envejecimiento y reproducción vegetativa, estos procesos se describen con su propio submodelo. El crecimiento horizontal se simula en función de las variables temperatura del agua, horas de exposición al aire e irradiancia. El ajuste de los parámetros de los sub modelo se realizó con el muestreo de Gibbs. Una prueba Bayesiana análoga al ANOVA no muestra una diferencia entre el tamaño de los tallos centrales simulados y observados. El modelo propuesto simula de forma realista el crecimiento horizontal de tallos. El modelo tiene un potencial no explorado para estudiar patrones de crecimiento espacial o demográfico.

Palabras clave: *Zostera marina*, Modelos basados en agente, Modelos jerárquicos, Estero de Punta Banda

Abstract of the thesis presented by Hugo Salinas Matus as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Dynamic simulation of a *Zostera marina* meadow

Abstract approved by:

Dra. Ma. Elena Solana Arellano
Thesis Director

Seagrass meadows are ecosystems formed by submerged marine plants known as seagrasses. Seagrass meadows are economically and ecologically important areas, whose development is tightly regulated by the ambient conditions. For the number of factors that affect the development of seagrasses and their development, seagrass meadows are complex systems. A model that can account for the complexity of seagrass meadow dynamics could be of use in their study and conservation. Agent-based models (ABM) are a kind of computational model that has been used to simulate complex systems in ecology. Agent-Based models represent each component of a system and their actions, in this case, each individual of a population. The main goal of this study is to build, program and validate an ABM that describes the development of the Eelgrass (*Zostera marina*) meadow in the Punta Banda Estuary, Baja California. The proposed model was implemented in the programming language Python. The individuals simulated in the model as a hierarchical arrangement of subunits: phytomers that form branches, which form individuals. The individuals of the model are programmed to simulate horizontal growth, branching, asexual reproduction, ageing, and age-related mortality. The simulated processes correspond to a submodel, whose parameters were adjusted using Gibbs sampling. According to a Bayesian test analogous to ANOVA, there is no difference between simulated and observed terminal branch length. The model has an unexplored potential to study spatial or demographic growth patterns.

Keywords: *Zostera marina*, Agent-based models, Hierarchical models, Punta Banda Estuary

Dedicatoria

A mis maestros.

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada por brindarme las condiciones para poder completar el programa de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por brindarme el apoyo económico para realizar mis estudios de maestría. No. de becario: 836404/634358

A David Alberto Rivas Camargo, Markus Sebastian Gross y en especial a Ma. Elena Solana Arellano, que además de conformar mi comité tesis, fueron el componente vital de mi desarrollo académico en el CICESE a través de sus clases y asesorías.

A los estudiantes, servicios sociales y voluntarios que con su trabajo en campo y laboratorio crearon la base de datos del Laboratorio de Ecología Matemática que pude usar para este proyecto, incluyendo a Edwyna Nieto García, Ana Cecilia López Beltrán, Gabriela Cuellar, Dulce María Romero Cortes, Maricarmen Necochea Zamora, Víctor Hugo Badillo Flores, Alberto Salazar Barrios, Alan Badillo Flores, José Adán Avilés Chávez y Ana Gabriela López Flores. Especialmente a Olga Flores Uzeta. Sin su trabajo no hubiera sido posible realizar este proyecto.

A mi familia sanguínea, Maria Eugenia Matus Hernandez, José Antonio Salinas Prieto y Mariana Salinas Matus que me apoyaron en todo aspecto para iniciar mi estancia en el CICESE, así como han hecho en cada etapa de mi vida.

A los amigos, compañeros, maestros y comunidad del CICESE, por el ambiente de apoyo y compañerismo en que pude desarrollar este trabajo, especialmente a mi familia en la generación 2017-2019 de la Maestría en Ecología Marina.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español	ii
Resumen en inglés	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos	v
Lista de figuras	viii
Lista de tablas	x

Capítulo 1. Introducción

1.1. Introducción	1
1.2. Antecedentes	3
1.2.1. Características generales de los pastos marinos	3
1.2.2. Morfología y crecimiento de pastos marinos	4
1.2.3. Reproducción asexual o vegetativa de pastos marinos	6
1.2.4. Factores que afectan el crecimiento de pastos marinos	7
1.2.4.1. Luz	7
1.2.4.2. Temperatura	8
1.2.4.3. Otros factores	9
1.2.4.4. Interacciones entre factores	10
1.2.5. <i>Zostera marina</i> en el estero de Punta Banda	10
1.2.6. Modelos basados en agente	11
1.2.7. Modelos jerárquicos y ajuste Bayesiano de parámetros	11
1.3. Área de estudio	14
1.4. Justificación	15
1.5. Hipótesis	16
1.6. Objetivos	16
1.6.1. Objetivo general	16
1.6.2. Objetivos específicos	16

Capítulo 2. Método

2.1. Construcción del modelo	17
2.1.1. Propósito y descripción general del modelo	17
2.1.2. Estructura del modelo	17
2.1.2.1. Representación de individuos	17
2.1.2.2. Representación del mundo real en el modelo	21
2.1.2.3. Representación de condiciones ambientales	22
2.1.3. Procesos simulados en el modelo	24
2.1.3.1. Crecimiento de ramas	24
2.1.3.2. Envejecimiento y muerte por edad de fitómeros	24
2.1.3.3. Reproducción asexual o vegetativa	25
2.1.3.4. Ramificación	26
2.1.3.5. Pérdida de ramas	27
2.1.4. Entrada de datos	27

Tabla de contenido (continuación)

2.1.5. Submodelos	28
2.1.5.1. Obtención de datos para ajuste estadístico	28
2.1.5.2. Modelos jerárquicos y ajuste Bayesiano de parámetros	32
2.1.5.3. Selección de submodelos	34
2.1.5.4. Estructura de submodelos	36
2.1.6. Secuencia de procesos	41
2.2. Validación con datos del año 2000	42
2.2.1. Comparación de longitud promedio de rizoma	44
Capítulo 3. Resultados	
3.1. Construcción del modelo	46
3.1.1. Submodelos	46
3.1.1.1. Número de fitómeros nuevos(n)	46
3.1.1.2. Longitud de internodos nuevos (l)	48
3.1.1.3. Mortalidad de fitómeros por envejecimiento (m_f)	49
3.1.1.4. Probabilidad de ramificación y pérdida de ramas (m_r y n_r)	51
3.2. Validación	52
3.2.1. Comparación con datos observados en el año 2000	52
Capítulo 4. Discusión	
4.1. Parametrización de submodelos	56
4.1.1. Número de fitómeros nuevos	56
4.1.2. Longitud de internodos nuevos	56
4.1.3. Probabilidad de ramificación y pérdida de ramas	57
4.1.4. Mortalidad de fitómeros por envejecimiento	58
4.2. Validación del modelo	59
4.3. Observaciones sobre el crecimiento de la pradera simulada	61
4.4. Conceptos de diseño del modelo	62
4.4.1. Emergencia de patrones	62
4.4.2. Procesos estocásticos	63
4.5. Potencial de uso del modelo en estudios posteriores	63
Capítulo 5. Conclusiones	
Literatura citada	65
Anexo	76
.1. Abreviaturas usadas	76
.2. Código en JAGS de modelos jerárquicos usados	76
.2.1. Modelo de número de internodos nuevos	76
.2.2. Modelo de longitud de internodos nuevos	77
.2.3. Modelo de ramificación y pérdida de ramas	77
.2.4. Modelo de mortalidad por edad	77
.3. Código completo del modelo	78

Lista de figuras

Figura	Página
1. Esquema de Brun <i>et al.</i> (2006a), estructura de una rama y las partes que conforman al fitómero.	4
2. Mapa del área de estudio en el Estero de Punta Banda	15
3. Esquema de la representación de dos individuos del modelo. Cada individuo se compone de ramas (cada una de diferente color), que se componen de fitómeros (círculo y línea de un color), en el extremo de las ramas activas hay un meristemo (círculo rojo).	21
4. Esquema de una representación del "mundo" del modelo.	22
5. Serie de tiempo de las variables ambientales por quincena de muestreo . .	32
6. Resumen visual de un objeto de clase runjags que muestra un resultado satisfactorio del muestro de una variable Theta. En el panel superior izquierdo de se muestra una gráfica de tipo 'traceplot', cada línea de un color representa el recorrido de una cadena. En el panel superior derecho está la función de distribución empírica acumulativa (ECDF, por sus siglas en inglés). En la parte inferior izquierda se muestra la densidad de la distribución. En el panel inferior derecho se muestra la autocorrelación de los valores de la secuencia de Gibbs respecto al el valor de la secuencia k pasos posteriores (<i>lag</i>).	34
7. Esquema del modelo jerárquico de la variable número de fitómeros nuevos (<i>n</i>)	37
8. Esquema del modelo jerárquico de longitud de fitómeros nuevos (<i>l</i>)	38
9. Esquema del modelo jerárquico de mortalidad de fitómeros por edad. . . .	39
10. Esquema del modelo jerárquico de probabilidad de pérdida y adición de ramas laterales.	41
11. (A) Histograma de los datos del número de fitómeros nuevos por rama observados en total. (B) Número de fitómeros nuevos por rama observados por quincena, la primera quincena corresponde al 30 de Julio de 1999. . . .	47
12. (A) Histograma del conjunto de datos de la variable longitud de internodos nuevos. (B) Gráfica de dispersión de las observaciones de longitud de internodos nuevos por fecha de muestreo	49
13. Número total de fitómeros por edad observados, considerando la edad igual a la posición del fitómero.	50
14. Recta ajustada a los datos observados de mortalidad por edad de fitómeros(puntos negros)y la recta ajustada (línea azul).	51
15. (A)Histograma del total de la datos observados de la variable diferencia en número de ramas. (B) Diferencia en número de ramas observado por quincena	53
16. Tamaño de rizomas por fecha de colecta observados y simulados (usando el valor semilla 26)	54

17. Comparación de valores observados y simulados de cuatro simulaciones diferentes	60
--	----

Lista de tablas

Tabla	Página
1.	Lista de datos miembros de las clases de objetos del modelo. 18
2.	Comparación de DIC de versiones de modelo de longitud de internos nuevos 48
3.	Factor de Bayes de la comparación de un modelo con uno o más factores contra un modelo nulo 54
4.	Resultados del cálculo del coeficiente de concordancia de Lin 55

Capítulo 1. Introducción

1.1. Introducción

Los pastos marinos son angiospermas (plantas con flor) que habitan en zonas costeras (Den Hartog y Kuo, 2007). Los pastos marinos pertenecen a las familias Zosteraceae, Hydrocharitaceae, Cymodoceaceae y Posidoniaceae (Les *et al.*, 1997; Den Hartog y Kuo, 2007; Vermaat, 2009). Es notable que existan únicamente ~60 especies de pasto marino (Green y Short, 2003; Pérez-Lloréns *et al.*, 2014), siendo un grupo con una distribución geográfica amplia (Les *et al.*, 1997). Los pastos marinos pueden considerarse como un grupo funcional, es decir, un conjunto de especies con un papel o función similar en un ecosistema (Lawton y Brown, 1993). En este caso, el grupo de los pastos marinos forman un tipo de bioma conocido como praderas de pastos marinos (Green y Short, 2003).

Una pradera de pastos marinos es un conjunto de parches de vegetación conformados por una o más especies de pasto marino (Robbins y Bell, 1994). Las praderas a pesar de representar únicamente del 0.1 al 0.2 % del área de los ecosistemas costeros (Duarte, 2002) son zonas de un gran valor económico y ecológico (Costanza *et al.*, 1997; Duarte, 2002; Green y Short, 2003; Short *et al.*, 2011).

A continuación se mencionan algunas de las características que hacen a las praderas de pastos marinos zonas de gran importancia. Las praderas de pastos marinos son zonas de alta productividad (Duarte, 2002; Barbier *et al.*, 2011), incluso mayor que la de los arrecifes de coral (Duarte y Chiscano, 1999). Por su alta productividad las praderas son un reservorio de carbono muy importante (Kennedy *et al.*, 2010; Duarte *et al.*, 2010; Fourqurean *et al.*, 2012). Las praderas son zonas de refugio y crianza para diversas especies de animales, algunas de interés comercial (Dean *et al.*, 2000; Heck Jr *et al.*, 2003; Barbier *et al.*, 2011) y forman la base de las cadenas tróficas de las comunidades que se desarrollan en ellas (Thormar *et al.*, 2016). Los pastos marinos compactan y estabilizan sedimentos mediante sus raíces, gracias a esto se aumenta penetración de la luz, se favorece el crecimiento de los pastos y beneficia a las especies que ahí se desarrollan (Greve *et al.*, 2005; McGlathery *et al.*, 2013; Duffy, 2006). El proceso descrito hace a los pastos marinos "ingenieros ecosistémicos" (Jones *et al.*, 1994). Además en las praderas ocurren varios procesos relevantes de los ciclos del

nitrógeno (Iizumi *et al.*, 1980; Kenworthy *et al.*, 1982; Welsh, 2000), carbono (Kennedy *et al.*, 2010) y azufre (Nielsen *et al.*, 2001). Según la estimación de Costanza *et al.* (1997) las praderas de pastos marinos son el tercer bioma con mayor valor económico por hectárea, con un valor monetario de 19000 Dólares Hectárea⁻¹ Año⁻¹. Por los procesos anteriores las praderas de pastos marinos son ecosistemas de interés económico y ecológico que deben estudiarse y protegerse.

Las praderas de pastos marinos son sistemas dinámicos. Algunos atributos medibles de una pradera son la densidad de individuos por unidad de área, biomasa aérea y subterránea, edad, estructura demográfica, entre otras (Duarte y Kaj, 1990; Pérez-Lloréns *et al.*, 2014). En monitoreos de las propiedades mencionadas se ha observado una variación estacional asociada a las condiciones ambientales (Orth y Moore, 1986; Olesen y Sand-jensen, 1994b; Moore *et al.*, 1996; Duarte *et al.*, 2005; Solana-Arellano *et al.*, 2010; Turner, 2007; Neckles *et al.*, 2012; Furman *et al.*, 2017; Qiu *et al.*, 2017). La dinámica del desarrollo de las praderas depende del crecimiento, formación y destrucción de los parches de vegetación (Olesen y Sand-jensen, 1994b; Vermaat, 2009), que a su vez depende del crecimiento, reproducción y muerte de los individuos que los componen. Esto significa que las propiedades del sistema dependen de las partes que lo componen y sus interacciones (Kendrick *et al.*, 2005).

Para estudiar el efecto de los cambios ambientales en las praderas se han usado métodos como monitoreos en cuadrantes permanentes, trasplantes experimentales, muestros con sensores remotos y experimentos en laboratorio (Kirkman, 1996). Estas herramientas brindan información esencial para el entendimiento del ecosistema que, sin embargo, pueden ser costosas y requerir un tiempo largo para obtener resultados a ciertas preguntas. Otro tipo de herramienta que puede complementar el conocimiento de un sistema son los modelos de simulación, los cuales además de contener información sobre el funcionamiento de los sistemas, pueden usarse para hacer predicciones y probar escenarios hipotéticos.

Los modelos basados en agente o individuo (ABM/IBM, por sus siglas en inglés) son un tipo de modelo computacional que se puede usar para representar la dinámica de un sistema complejo. Estos modelos se caracterizan por simular un grupo de agentes o individuos que realizan acciones a nivel individual (Grimm y Railsback, 2004; Grimm *et al.*, 2005, 2006). Los ABM usan la programación orientada a objetos (OOP, por sus

siglas en inglés) para representar a las partes del sistema modelado. La OOP es el fundamento de los ABM ya que estos modelos buscan representar las interacciones de objetos del mundo real (Silvert, 1993).

La principal función de estos modelos en ecología es estudiar cómo las propiedades del sistema emergen a partir del comportamiento de los individuos que lo componen (Railsback, 2001). Los modelos basados en agente han demostrado ser mejores para describir procesos ecológicos cuando las acciones de los individuos son relevantes (Grimm y Railsback, 2004). Estos modelos además permiten integrar procesos a diferentes escalas, por ejemplo individual, poblacional y ecosistema, además de las interacciones entre estos niveles (Huston *et al.*, 1988).

Ya que las praderas son sistemas complejos cuyo desarrollo depende del crecimiento de sus partes, un ABM podría usarse para simular el desarrollo de un conjunto de pastos marinos. Este modelo podría usarse para estudiar el crecimiento de los pastos marinos bajo un cierto escenario de condiciones ambientales, como complemento a otro tipo de modelos o métodos de estudio de las praderas. Por esto, en esta tesis se propone construir un modelo basado en agente para simular el crecimiento de un conjunto de individuos de la especie de pasto marino *Zostera marina*.

1.2. Antecedentes

1.2.1. Características generales de los pastos marinos

Los pastos marinos son un grupo de especies de angiospermas marinas que se caracterizan por presentar adaptaciones para realizar su ciclo de vida completamente sumergidas (Den Hartog y Kuo, 2007). Arber (1920) enumera cuatro características de la vegetación acuática: (1) Están adaptadas a la vida en un medio salino, (2) pueden crecer estando completamente sumergidas, (3) tienen un mecanismo de fijación al sustrato y (4) polinización acuática. A las características anteriores Den Hartog y Kuo (2007) agregan que los pastos marinos tienen semillas que no toleran la desecación, habitan en ambientes homoiohalinos (con salinidad constante) y pueden competir exitosamente con otras especies. Aunque comúnmente se les conozca como pastos marinos, este grupo no está relacionado cercanamente a los pastos terrestres, que pertenecen a la familia Poaceae (Les *et al.*, 1997).

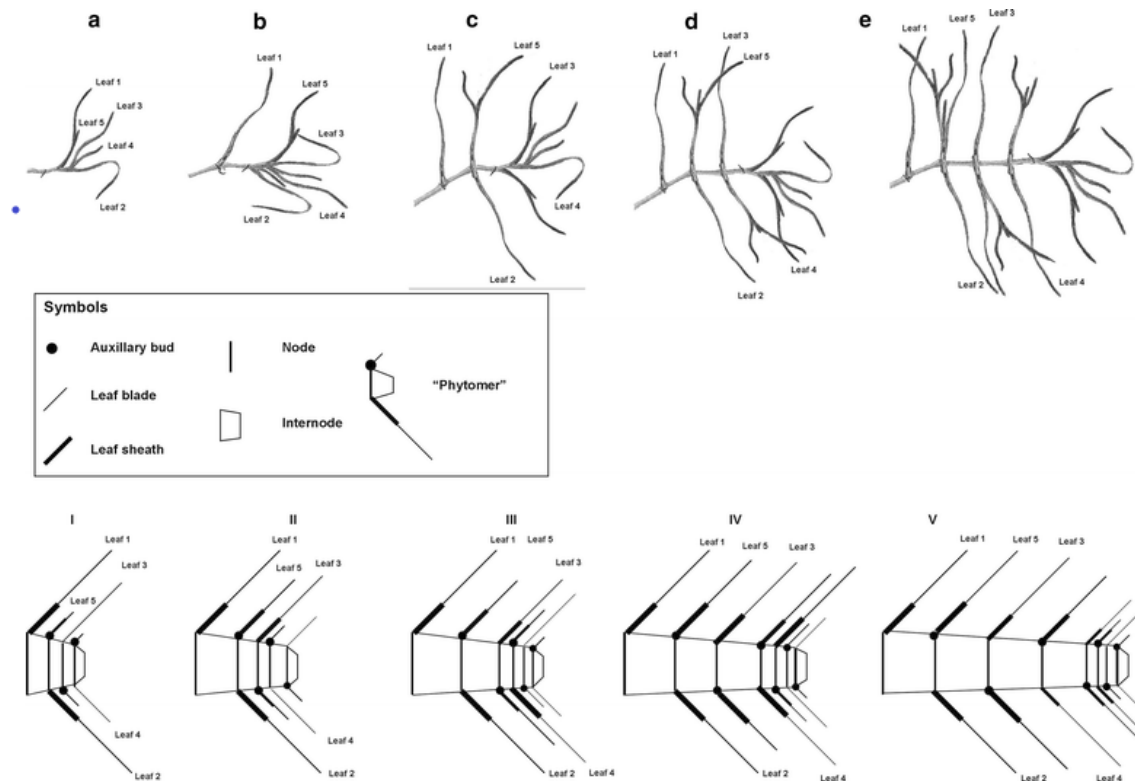


Figura 1. Esquema de Brun *et al.* (2006a), estructura de una rama y las partes que conforman al fitómero.

1.2.2. Morfología y crecimiento de pastos marinos

En esta sección se describe brevemente cómo están conformados los individuos y el proceso de crecimiento de los pastos marinos, el cual se busca representar en el modelo. Las plantas son organismos modulares, es decir, están compuestas por un arreglo de elementos básicos repetidos (Harper y White, 1974; Watson *et al.*, 1995; Barthélémy y Caraglio, 2007). Estas subunidades se conocen como módulos (Begon *et al.*, 1987) o metámeros (White, 1979; Oborny, 2004). La variación morfológica en las plantas es una consecuencia de la diferencia en el número, tamaño y arreglo espacial de las partes que los componen (Moore y Moser, 1995; Gibson, 2009).

En el caso de los pastos marinos la unidad morfológica fundamental es conocida por algunos autores como fitómero (Moore y Moser, 1995; White, 1979; Brun *et al.*, 2006a; Gibson, 2009), en este trabajo se usará este nombre. En la Figura 1 se muestra un esquema de los componentes de un fitómero. Un fitómero está conformado por un nodo (línea sólida), un inter-nodo (trapezoid), un conjunto de hojas acomodadas en

un vaina (línea punteada), un brote lateral (círculo sólido) y racimos de raíces (no se dibujan en el esquema) (Moore y Moser, 1995; Brun *et al.*, 2006a; Barthélémy y Caraglio, 2007; Kuo *et al.*, 2018). Los nodos son puntos de inserción de las hojas y ramas laterales. El internodo es la región que une un par de nodos (Barthélémy y Caraglio, 2007). Un conjunto de nodos e internodos sucesivos forman una estructura llamada tallo, rizoma o rama (White, 1979; Barthélémy y Caraglio, 2007). Un tallo puede bifurcarse en tallos secundarios o laterales (Ibarra-Obando, 1985). Entonces, un individuo de pasto marino se compone de un tallo central o termina, del que puede desarrollarse un conjunto de tallos laterales (Moore y Moser, 1995). Los tallos son partes con potencial de existencia independiente, es decir, dadas las condiciones necesarias pueden formar un individuo (Moore y Moser, 1995; Gibson, 2009). *Z. marina* solo tiene tallos que crecen horizontalmente, pero otras especies de pastos marinos además presentan tallos que crecen verticalmente Marbà *et al.* (2004).

Para Buis (1993), el crecimiento de las plantas es el incremento irreversible en el número y tamaño de sus componentes. El crecimiento de las plantas se concentra en regiones conocidas como meristemas: tejido donde ocurren casi todas las divisiones celulares de la planta (Taiz y Zeiger, 2002). Existe un meristemo en el extremo terminal de las ramas, por lo que esta es una región donde hay crecimiento (Tomlinson, 1974).

El crecimiento de las plantas se puede dividir en dos procesos: organogénesis y elongación o extensión (White, 1979; Taiz y Zeiger, 2002; Barthélémy y Caraglio, 2007). La organogénesis se refiere a la adición de nuevas partes por la diferenciación de células del meristemo en células de un cierto órgano (Huber *et al.*, 1999), mientras que la extensión es el aumento en tamaño de las partes existentes de una planta (Taiz y Zeiger, 2002). El crecimiento de las plantas es un proceso continuo: a un tallo constantemente se agregan nuevos módulos mientras un meristemo esté activo (Huber *et al.*, 1999; Short y Duarte, 2001; Taiz y Zeiger, 2002; Oborny, 2004; Marbà *et al.*, 2004).

En el caso de *Z. marina*, Ibarra-Obando (1985) describe que un individuo está compuesto de al menos un tallo horizontal con internodos que miden de 1 a 4 cm. Se ha observado que el tamaño de los internodos tiene una variación estacional: son más cortos en invierno y más largos en verano (Olesen y Sand-jensen, 1994a). Algunos fitómeros tienen un tallo lateral, que crecen casi perpendiculares al rizoma; Marbà y

Duarte (1998) reportan que en *Z. marina* hay un ángulo de ramificación (entre un tallo terminal y un tallo lateral) de 67°. De acuerdo a Short y Duarte (2001) el género *Zostera* tiene un crecimiento monomeristemático: el tejido del tallo y de las hojas se diferencia a partir de un mismo meristemo.

La ramificación del género *Zostera* es de tipo monopodial. Las plantas con este tipo de crecimiento se caracterizan por tener tallo central o terminal que es más largo y grueso que las ramas laterales (Hartog, 1970; Tomlinson, 1974; Deussen y Lintermann, 2005). Cuando hay un evento de ramificación, el meristemo migra al lado opuesto de las hojas, de esta forma las ramas salen de forma intercalada a cada lado de la rama de origen (Tomlinson, 1974).

Con el tiempo los internodos mueren y se degradan, esto puede causar que secciones de un rizoma se separen (Ibarra-Obando, 1985; Reusch *et al.*, 1998; Furman *et al.*, 2015; Sherman *et al.*, 2018).

El tiempo en que nace una nueva hoja en un tallo se conoce como plastocrono. Por ejemplo, Greve *et al.* (2005) calcularon una duración promedio de un plastocrono de 10.7 días. El estado de desarrollo de una planta está relacionado con el plastocrono (Huber *et al.*, 1999), es decir, se puede aproximar el estado de desarrollo con el número de plastocronos.

1.2.3. Reproducción asexual o vegetativa de pastos marinos

Cuando dos secciones de un individuo se separan, ambas partes pueden volverse un individuo independiente (Begon *et al.*, 1987). Cuando se pierde la unión a su rama de origen, las ramas laterales se vuelven independientes si tienen el tamaño suficiente (Oborny, 2004). El resultado de este proceso es la formación de un nuevo individuo genéticamente igual al original. Este es uno de los mecanismos de reproducción asexual o vegetativa que mencionan Sherman *et al.* (2018), y es el principal mecanismo de propagación de pastos marinos (Tomlinson, 1974; Marbà y Duarte, 1998). El crecimiento de un parche se debe principalmente a la reproducción asexual y al crecimiento de los individuos que lo componen (Tomlinson, 1974; Olesen y Sand-jensen, 1994a; Sherman *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2018). La propagación vegetativa de pastos marinos resulta en genets (grupos de individuos con el mismo genotipo) que pueden cubrir

áreas grandes (Ruggiero *et al.*, 2005).

Z. marina también puede reproducirse por vía sexual con la producción de tallos reproductivos que producen flores y semillas (De Cock, 1980). La reproducción sexual es de importancia para la dispersión y colonización de nuevas áreas (Turner, 2007; Kendrick *et al.*, 2012) o recolonización después de eventos de mortandad (Plus *et al.*, 2003).

1.2.4. Factores que afectan el crecimiento de pastos marinos

Una característica de los organismos modulares es que su desarrollo está estrechamente relacionado con el ambiente (Begon *et al.*, 1987). Ya que las plantas son organismos sésiles, la forma en que pueden responder a cambios en el ambiente es mediante estrategias metabólicas, fisiológicas y morfológicas (Brun *et al.*, 2006b). A continuación se describen algunos factores ambientales y la forma en la que se ha descrito que afectan el crecimiento y reproducción de los pastos marinos.

1.2.4.1. Luz

En experimentos se ha concluido que una reducción en la disponibilidad de luz afecta negativamente la productividad de *Z. marina* (Dennison y Alberte, 1982; Olesen y Sand-jensen, 1993). Complementariamente Dennison y Alberte (1985) encuentran que además de la cantidad de luz, el fotoperiodo también afecta la productividad de *Z. marina*. Backman y Barilotti (1976) encuentran una relación inversa entre la iluminación con la abundancia, tamaño de plantas y producción de flores, posiblemente como una estrategia para reducir el auto sombreado. Un efecto similar se observó en la especie *Posidonia sinuosa* en la que Collier *et al.* (2007) detectaron un efecto negativo en la densidad de tallos y biomasa al disminuir la disponibilidad de luz.

El efecto descrito puede deberse a procesos fotosintéticos. La tasa de fotosíntesis de *Z. marina* aumenta con la irradiancia hasta un valor asintótico de saturación (Olesen y Sand-jensen, 1993). La saturación se alcanza cuando aun con una mayor disponibilidad de luz la tasa de fotosíntesis no aumenta (Mazzella y Alberte, 1986). Esto fija un límite máximo en la necesidad de luz, sobre el cual no hay incremento en

el crecimiento. Además, una exposición excesiva a radiación UV (280-315 nm) puede inhibir la fotosíntesis en otras especies de pastos marinos (Trocine *et al.*, 1982).

En el caso de *Z. marina* se ha registrado que el requerimiento mínimo de una población es de 2 a 37 % de la irradiancia en superficie del agua (Lee *et al.*, 2007). Las diferencias entre poblaciones pueden deberse a procesos de aclimatación regional (Middelboe y Markager, 1997). Ya que la penetración de la luz disminuye con la profundidad, hay un límite vertical del hábitat de los pastos marinos (Dennison y Alberte, 1985; Dennison, 1987; Duarte, 1991b; Jensen y Carstensen, 2018). Muchos autores han reconocido la luz como una variable determinante del crecimiento de *Z. marina* y otras especies de pastos marinos (Dennison y Alberte, 1985; Moore y Short, 2006; Collier *et al.*, 2007; Vermaat, 2009).

1.2.4.2. Temperatura

Se ha observado que el patrón estacional del crecimiento de *Z. marina* está estrechamente relacionado con la temperatura del agua (Orth y Moore, 1986; Lee y Dunton, 1996; Cabello-pasini *et al.*, 2003; Solana-Arellano *et al.*, 2010; Reynolds *et al.*, 2016). La temperatura es un factor que afecta el crecimiento de los pastos marinos ya que cambia las tasas metabólicas (Biebl y McRoy, 1971; Evans *et al.*, 1986; Marsh *et al.*, 1986; Lee *et al.*, 2007). Como muchas reacciones químicas, procesos metabólicos como la fotosíntesis o la respiración son dependientes de la temperatura (Bulthuis, 1987). Por ejemplo Marsh *et al.* (1986), reportan un aumento en la tasa de respiración relativa a la tasa de fotosíntesis con un aumento en la temperatura del agua. Las tasas metabólicas aumentan con la temperatura hasta llegar a un máximo, después del cual disminuyen rápidamente (Biebl y McRoy, 1971; Collier *et al.*, 2017). El crecimiento depende del balance entre las tasas de fotosíntesis y respiración (Marsh *et al.*, 1986; Hemminga, 1998; Collier *et al.*, 2017). Esto significa que la temperatura óptima para la fotosíntesis no es igual a la óptima para el crecimiento, ya que si la tasa de respiración es mayor que la de fotosíntesis el balance de carbono será negativo (Bulthuis, 1987).

Como ya se mencionó, hay una temperatura óptima para la fotosíntesis de *Z. marina*, en la revisión de Lee *et al.* (2007) esta temperatura óptima varía entre poblaciones de los 13 a 24 °C. Este amplio rango puede deberse a procesos de aclimatación de las

poblaciones, como registraron Franssen *et al.* (2011). Esta respuesta a la temperatura causa que calentamientos prologados generen condiciones adversas para los pastos y por consecuencia un declive en su población (Frederiksen *et al.*, 2004). Relacionado a esto, la anomalía de temperatura es otra condición que se ha encontrado asociada al crecimiento y productividad (Thom *et al.*, 2014; Solana-Arellano *et al.*, 2009). Existen otros procesos además de la fotosíntesis que son afectados por la temperatura, por ejemplo la disponibilidad de nutrientes, el transporte y catálisis de solutos en la planta, la síntesis y degradación de proteínas entre otros (Bulthuis, 1987).

1.2.4.3. Otros factores

La temperatura e irradiancia son identificados frecuentemente como los principales factores que afectan el patrón de crecimiento de los pastos marinos (Evans *et al.*, 1986; Lee *et al.*, 2007; Thom *et al.*, 2014; Hendriks *et al.*, 2017). Sin embargo otros factores o procesos son relevantes para el crecimiento de los pastos, a continuación se mencionan algunos.

Los nutrientes son aquellas sustancias que pueden limitar el crecimiento de los pastos marinos (Duarte, 1990). La cantidad de nutrientes en el suelo o en la columna de agua son un factor que puede afectar el crecimiento (Iizumi *et al.*, 1980; Duarte, 1990; Oborny, 2004). Sin embargo, los nutrientes no suelen ser un factor limitante para los pastos marinos (Zimmerman *et al.*, 1987; Pedersen y Borum, 1993; Koch, 2001; Thormar *et al.*, 2016). La cantidad de nutrientes también puede afectar a los pastos marinos de forma negativa al causar brotes de algas epífitas que reducen la disponibilidad de luz (Duarte, 2002; Frederiksen *et al.*, 2004).

Ya que las plantas acuáticas no toleran la desecación, una exposición prolongada al aire reduce su crecimiento (Koch, 2001), por lo que la marea limita la profundidad mínima a la que pueden habitar los pastos. Thom *et al.* (2014) encontraron que el nivel del mar es uno de los principales factores que determinan la variación interanual en el crecimiento y abundancia de *Z. marina*.

Las variables ambientales mencionadas afectan de manera diferente a cada población. Debido a los mecanismos de aclimatación y plasticidad fenotípica hay una respuesta local a los factores ambientales. Por esto el efecto de las variables ambien-

tales en los pastos marinos es diferente en cada población (Brun *et al.*, 2006b; Evans *et al.*, 2017; Xu *et al.*, 2018).

1.2.4.4. Interacciones entre factores

Los factores mencionados anteriormente pueden afectar de diferente forma al crecimiento cuando interactúan entre ellos. Por ejemplo, ya que la tasa de respiración aumenta con la temperatura, pero la razón de aumento de la tasa fotosintética no lo hace, a una mayor temperatura se necesitaría una mayor irradiancia para mantener un balance positivo de carbono (Bulthuis, 1987). Es decir, con un aumento en la temperatura disminuye la eficiencia fotosintética y se aumenta la necesidad de luz (Middelboe y Markager, 1997). Dennison (1987) discute que la estacionalidad de la luz y temperatura del agua pueden explicar los patrones del crecimiento de los pastos marinos. Mediante simulaciones Wetzel y Neckles (1986) concluyen que simultáneamente la luz y la temperatura son los principales factores que controlan el crecimiento de *Z. marina*. Goodman *et al.* (1995) discutieron que otra posible causa del cambio en las características fotosintéticas de los pastos es la presencia de sulfuro en el agua. También Mazzella y Alberte (1986) encontraron una diferencia en la saturación de luz por la edad del tejido.

1.2.5. *Zostera marina* en el estero de Punta Banda

Estudios previos han usado datos morfométricos de monitoreos en la zona para plantear modelos y métodos para estudiar el crecimiento de los pastos marinos (Uzeta *et al.*, 2008; Solana-Arellano *et al.*, 2010; Echavarría-Heras *et al.*, 2011; Echavarría-Heras *et al.*, 2013). También se ha estudiado el efecto de las condiciones ambientales en el crecimiento de los pastos marinos (Solana-Arellano *et al.*, 2009). Salazar-Barrios (2015) estudió el crecimiento de un haz de *Z. marina* en función de las condiciones de temperatura del agua, fosfatos, nitratos, salinidad, luminosidad, Índice Oceánico del Niño y horas de exposición al aire.

1.2.6. Modelos basados en agente

Como ya se mencionó, en este proyecto se propone un modelo basado en agente, a continuación se describen algunas características de este tipo de modelo. Los modelos basados en agente o basados en individuo (ABM o IBM) comúnmente se implementan usando programación orientada a objeto (OOP, por sus siglas en inglés).

La OOP es un paradigma de programación en el que se usan métodos para hacer que un conjunto de datos (objetos computacionales) realicen cambios sobre sí mismos (Pascoe, 1986). Los objetos computacionales son un conjunto discreto de datos, que mantienen una identidad y son distinguibles entre sí (Rumbaugh *et al.*, 1991). Los objetos actúan según reglas programadas que se definen dentro de una clase. En una clase de objeto se define que atributos tiene un objeto (datos miembros) y que acciones pueden tomar (funciones miembro). Una clase es el código que provee de la información necesaria para crear un objeto de un cierto tipo, es decir, para crear una instancia de una clase (Pascoe, 1986).

Previamente se han desarrollado diversos modelos basados en agente que simulan el crecimiento de poblaciones o comunidades de plantas Botkin *et al.* (1972). También se han propuesto ABMs para el estudio de praderas de pastos marinos en específico. Por ejemplo, Renton *et al.* (2011) propusieron un modelo de crecimiento de *Posidonia australis*, para predecir la eficiencia de diferentes estrategias de trasplante de pastos marinos. Kuusemäe *et al.* (2018) propusieron un modelo para estudiar la dinámica del banco de semillas de *Z. marina*. Brun *et al.* (2006b) diseñaron un ABM, para simular el crecimiento de (*Z. noltii*) de forma determinista.

1.2.7. Modelos jerárquicos y ajuste Bayesiano de parámetros

En un modelo de regresión se busca representar la relación entre dos o más variables, una dependiente y una o más independientes (Rencher y Schaalje, 2000). Comúnmente estos modelos se construyen con métodos estadísticos frecuentistas que tienen limitaciones cuando los datos no cumplen ciertos criterios. Como alternativa, se pueden usar métodos Bayesianos para construir estos modelos.

Una de las características de la estadística Bayesiana es que los parámetros de un

modelo en vez de considerarse constantes, se consideran variables aleatorias con una distribución de probabilidad (Bolstad y Curran, 2017). Los métodos Bayesianos usan el Teorema de Bayes para actualizar la distribución de los parámetros dado que se observó un conjunto de datos. Inicialmente se cuenta con conocimiento previo sobre un parámetro que puede ser específico o general, es decir, los parámetros tienen una distribución inicial conocida. Usando la información de un conjunto observaciones se modifica la distribución de probabilidad de un parámetro, Kruschke (2011) describe esto como reasignación de la credibilidad. Esto significa, la distribución de probabilidad inicial (**prior**) se ajusta dado que se observaron datos (con una **verosimilitud**), obteniendo una nueva distribución del parámetro (**posterior**).

Cuando un modelo aumenta su complejidad, aumenta la cantidad de parámetros que tiene y la dificultad de analizarlo. Para facilitar la interpretación y ajuste de modelos complejos se pueden usar modelos jerárquicos. Berliner (1996) describe este tipo de modelos como una estructura en los siguientes tres niveles (la letra p indica densidad de probabilidad):

1. Estructura de la distribución condicional de los datos al proceso. Definir de qué tipo de distribución proviene un conjunto de observaciones, dado que ocurre un proceso subyacente:

$$p(\text{Datos}|\text{Procesos},\text{Parámetros}).$$

2. Estructura del proceso. Asignar reglas de relación entre las variables y parámetros de un modelo:

$$p(\text{Procesos}|\text{Parámetros}).$$

3. Priori de los parámetros. Establecer una distribución priori para los parámetros del modelo:

$$p(\text{Parámetros}).$$

El uso de este tipo de modelos puede necesitar el ajuste de varios parámetros simultáneamente, Kruschke (2011) describe este proceso de la siguiente forma. Dado un grupo de observaciones independientes D provenientes de una distribución con parámetros θ_i , hay una una hiper distribución conjunta de dichos parámetros. Usando la

regla de Bayes se puede encontrar la distribución posterior conjunta de los parámetros θ_i condicional a los datos como:

$$p(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_i | D) = \frac{p(D | \theta_1, \theta_2, \dots, \theta_i) p(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_i)}{p(D)}. \quad (1)$$

Donde expandiendo la distribución marginal $p(D)$:

$$p(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_i | D) = \frac{p(D | \theta_1, \theta_2, \dots, \theta_i) p(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_i)}{\int \dots \int_i d\theta_1 d\theta_2 \dots d\theta_i p(D | \theta_1, \theta_2, \dots, \theta_i) p(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_i)}. \quad (2)$$

De la ecuación 2 se obtiene la distribución conjunta de los parámetros. Pero necesitamos conocer la distribución de cada uno de los parámetros del modelo para hacer inferencias sobre ellos. La distribución condicional de un parámetro a los demás parámetros y datos es igual a la distribución conjunta dividida por la distribución marginal:

$$p(\theta_1 | \theta_2, \dots, \theta_i, D) = \frac{p(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_i | D)}{p(\theta_2, \dots, \theta_i | D)}. \quad (3)$$

Ya que la marginal (denominador) es igual a la integral de la conjunta. se tiene que:

$$p(\theta_1 | \theta_2, \dots, \theta_i, D) = \frac{p(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_i | D)}{\int \dots \int_i d\theta_2 \dots d\theta_i p(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_i | D)}. \quad (4)$$

El cálculo de la probabilidad marginal (el denominador de la ecuación (4)) implica encontrar la integral de la probabilidad condicional, esto puede ser imposible o computacionalmente muy costoso. Para solucionar lo anterior se usa el muestreo de Gibbs.

El muestreo de Gibbs es un método para generar variables aleatorias (Casella y George, 1992), y fue popularizado por el trabajo de Geman y Geman (1987). Casella y George (1992) describen el algoritmo del muestreo de Gibbs de la siguiente forma. Teniendo la distribución de probabilidad conjunta de un grupo de parámetros θ $p(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_i)$ es posible aproximar la distribución de un parámetro $p(\theta_1)$ sin integrar la distribución marginal. Lo anterior se logra al generar una secuencia de de Gibbs.

La secuencia de Gibbs comienza con un valor para cada parámetro θ_i , y durante una serie de k se asigna un nuevo valor a cada parámetro. Por ejemplo, para dos variables θ_a y θ_b una secuencia de Gibbs de tamaño k es:

$$[\theta_{a0}, \theta_{b0}, \theta_{a1}, \theta_{b1}, \theta_{a2}, \theta_{b2}, \dots, \theta_{ak}, \theta_{bk}]$$

, donde los valores iniciales θ_{a0}, θ_{b0} deben ser asignados, y los valores subsecuentes se estiman generando números aleatorios (muestreo) provenientes de las distribuciones condicionales:

$$\theta_{aj} \sim p(\theta_a | \theta_{bj}), \quad (5)$$

$$\theta_{bj+1} \sim p(\theta_b | \theta_{aj}). \quad (6)$$

Esto es, el valor de cada parámetro θ_{j+1} proviene de una muestra de la distribución posterior condicional al valor de los otros parámetros en la posición j de la secuencia de Gibbs, en este ejemplo el valor de $\theta_{b\ j+1}$ es un número generado de la distribución $p(\theta_b | \theta_{aj})$.

Conforme $j \rightarrow \infty$ la secuencia de Gibbs del parámetro θ_i converge a $p(\theta_i)$, la verdadera distribución de θ_i . Esto significa que la secuencia será representativa de la distribución de $p(\theta)$ cuando k sea suficientemente grande. En resumen, el muestreo de Gibbs aproxima la distribución de un parámetro a partir de una hiperdistribución de varios parámetros al hacer en vez de un cálculo complejo varios cálculos simples.

Una propiedad útil para hacer inferencias sobre un parámetro es su intervalo Bayesiano de alta credibilidad (HDI, por sus siglas en inglés). Este se define como el intervalo del rango que abarca la distribución posterior que tiene $(1-\alpha) \times 100\%$ del área de la distribución, y tiene una probabilidad de $1-\alpha$ de contener al parámetro (Bolstad y Curran, 2017). Comunmente $\alpha = 0.05$, es decir, se usa el intervalo de alta credibilidad al 95 %.

1.3. Área de estudio

El estero de Punta Banda se localiza en la región sureste de la Bahía de Todos Santos. La laguna tiene forma de letra L (Figura 2). El canal del estero tiene un ancho promedio de 345 m durante bajamar media inferior, y puede aumentar hasta 1100 m con marea alta (Pritchard *et al.*, 1978). El estero está cubierto por una barra arenosa (Acosta-Ruiz y Álvarez-Borrego, 1974; Delgado González *et al.*, 2005). El estero tiene una profundidad máxima de 7.5 m con respecto a bajamar media inferior, aunque durante un evento de precipitación intensa esta ha aumentado hasta los 12 m (Pritchard *et al.*, 1978). El estero es de tipo inverso, es decir, es una laguna hipersalina con sa-

lindad de 33.2 a 37.4‰ (Acosta-Ruiz y Álvarez-Borrego, 1974). Esta hipersalinidad se debe a que la evaporación del agua del estero excede a la precipitación y al aporte de agua dulce. En esta área hay una población de *Z marina*, el único pasto marino que habita en la zona.

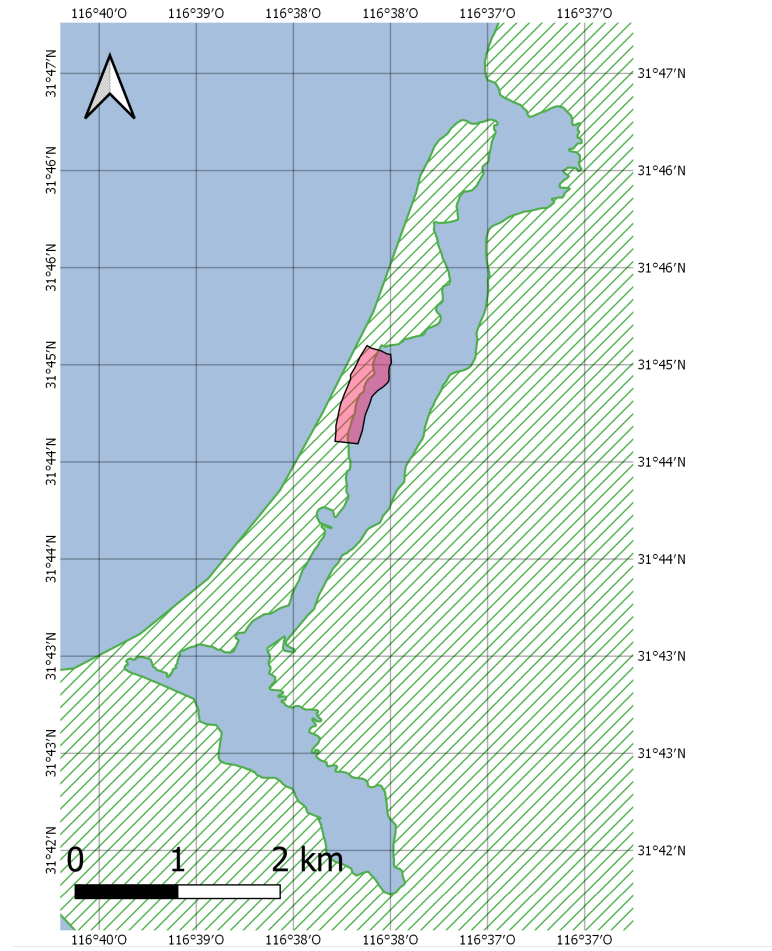


Figura 2. Mapa del área de estudio en el Estero de Punta Banda

1.4. Justificación

Las praderas de pastos marinos son ecosistemas que podrían estar en peligro. En diversos estudios se ha detectado una disminución en el tamaño de las praderas de pastos marinos (Cambridge *et al.*, 1986; Duarte, 2002; Frederiksen *et al.*, 2004; Moore y Short, 2006; Orth *et al.*, 2006; Waycott *et al.*, 2009). Esta tendencia se ha atribuido a diversos factores como ondas de calor, introducción de especies herbívoras, mareas rojas, contaminación, aumento en el nivel del mar, eutrofización, entre otras (Orth *et al.*, 2006). Estos declives ponen en peligro las poblaciones de pastos marinos, y a

los servicios ecosistémicos que ellos brindan. Los programas de monitoreo de las praderas pueden mostrar que existe un impacto hasta etapas muy avanzadas de deterioro (Duarte, 2002). Por ello, tener una herramienta que estime los cambios que podrían ocurrir a los pastos marinos en un cierto escenario permitiría diseñar estrategias de conservación o sistemas de alerta oportunos.

Una herramienta que cumple la función descrita puede ser un modelo de simulación basado en agente que integre el crecimiento a nivel individual. Para el fin mencionado se propone construir un modelo que simule el crecimiento de un conjunto individuos de *Z. marina* (representados como un arreglo de subunidades) en función algunas variables ambientales.

1.5. Hipótesis

Ya que un pasto se conforma por un número de subunidades con un cierto tamaño, el crecimiento de un individuo se podrá predecir con un modelo que simule el nacimiento, elongación y muerte de estas subunidades.

1.6. Objetivos

1.6.1. Objetivo general

Simular el crecimiento de un conjunto de individuos de *Z. marina* en función de algunas variables ambientales usando un modelo de simulación basado en agente.

1.6.2. Objetivos específicos

- Diseñar y programar un modelo que simule individuos de *Z. marina* que se desarrollan en un área bajo ciertas condiciones ambientales.
- Validar el modelo propuesto comparando los resultados de las predicciones de este con las observaciones.

Capítulo 2. Método

2.1. Construcción del modelo

El modelo se programó en lenguaje Python 3; un enlace al repositorio con el código completo se anota en el Anexo. A continuación se describe el funcionamiento del modelo y la forma en que se definieron sus parámetros.

2.1.1. Propósito y descripción general del modelo

El modelo se diseñó con el propósito de simular el desarrollo de un conjunto de individuos de *Z. marina* al estar "expuestos" a ciertas condiciones en un intervalo temporal de quince días.

2.1.2. Estructura del modelo

El modelo propuesto usa tres conjuntos de información para hacer una simulación: (1) Los agentes (objetos) que representan a individuos de *Z. marina*, (2) un "mundo" que representa al espacio geográfico bidimensional en donde habitan los pastos marinos y (3) una representación de variables ambientales. A continuación se describe la forma en que se representan los tres componentes del modelo mencionados.

2.1.2.1. Representación de individuos

Como se mencionó, los pastos marinos están conformados por subunidades con una jerarquía: un individuo está conformado por una o varias ramas, que a su vez están conformadas por uno o más fitómeros. Esto se representa en el modelo definiendo tres clases de objetos computacionales: fitómeros, ramas e individuos. Uno de los datos miembros de la clase individuo es una lista de instancias de objetos de clase rama y uno de los datos miembros de la clase de objeto rama es una lista de instancias de objetos de clase fitómero.

Cada clase de objeto tiene atributos (datos miembros) que representan alguna propiedad del objeto real. En la Tabla 1 se resumen las variables miembro de cada clase de objeto usadas en el modelo, así como su valor inicial.

Tabla 1. Lista de datos miembros de las clases de objetos del modelo.

Clase	Atributo y unidades	Tipo de variable	Valor inicial
Fitómero	Edad (plastocronos)	Entero	0
	Longitud (mm)	Float	Definido durante la creación
	Orientación (rad)	Float	Definido durante la creación
	Coordenadas	Lista de lista de dobles	Definido durante la creación
	Rama secundaria	Lista de pointer	Vacío
Rama	Fitómeros	Lista de instancias de objetos de clase fitómero	Definido durante la creación
	Estado del meristemo	Lógico	Verdadero
	Dirección de ramificación	Lógico	Verdadero
	Origen de la rama	Lista de instancias	Vacía
Individuo	Ramas	Lista de instancias de objetos de clase rama	Definido durante la creación

A continuación se describen los datos miembro de cada clase usada.

• **Clase Fitómero.** El fitómero es la unidad morfológica fundamental de los pastos. Es una estructura que se compone de un nodo, inter-nodo, raíces y hojas (Gibson, 2009; Brun *et al.*, 2006b). La clase "Fitómero" se definió con cinco atributos:

1. Edad. Una variable de tipo número entero que representa la edad del fitómero en plastocronos. Esta variable puede tomar valores mayores o iguales a cero. Esta característica es importante para expresar el estado de desarrollo del fitómero, y se usa para simular la muerte por envejecimiento de los fitómeros.
2. Longitud de internodo. Una variable de tipo "Float" (punto flotante) que representa la longitud del internodo en mm. Este modelo supone que la longitud de un internodo es la longitud máxima que alcanzará, es decir, que el proceso de elongación del fitómero llega a un valor asintótico y no cambia. Esta variable toma valores positivos.
3. Orientación. Una variable de tipo "Float" que indica el ángulo en radianes hacia donde está orientado el meristemo del fitómero, es decir, la dirección hacia don-

de crece la rama suponiendo un crecimiento rectilíneo constante. Puede tomar valores entre cero y 2 radianes. Esta propiedad implica que una rama crece en una línea recta. Esta variable se usa para calcular las coordenadas de un nuevo internodo.

4. Coordenadas. Una lista con con dos listas de dos variables de tipo "Float" que corresponden a las coordenadas (x,y) donde se ubica el inicio del fitómero (donde inicia el internodo) y el fin de este (donde se ubica el nodo). Por ejemplo, un fitómero en el origen del plano, que tiene una longitud de internodo igual a una unidad y está orientado a 0 radianes tiene, coordenadas ((0, 0), (1,0)). Las coordenadas pueden corresponder a cualquier punto del plano en el que se hace la simulación (ver sección Representación del mundo real en el modelo).
5. Rama secundaria. Cuando el fitómero es un punto de ramificación esta variable es un puntero ("pointer", la dirección en memoria de un objeto) que indica cual de las ramas del individuo está unida a este fitómero. Cuando un fitómero no es un punto de ramificación esta variable es una lista vacía. Esta variable no representa una característica de los pastos reales, se usa únicamente como indicadora de conexión entre dos ramas.

• **Clase Rama.** Un objeto de clase rama representa un grupo de fitómeros conectados fisiológicamente en serie. Una rama o tallo es representado como un objeto de clase "Rama" que tiene cuatro atributos.

1. Fitómeros. Una lista de instancias de objetos de clase "Fitómero" que representa los fitómeros que componen a la rama. Esta lista debe contener al menos una instancia de objeto de clase Fitómero. La lista está en orden descendente de acuerdo a la edad de los fitómeros, es decir, el fitómero en el índice 0 de la lista es el más viejo de la rama.
2. Estado del meristemo. Una variable de tipo lógica (verdadero o falso) que indica si el meristemo terminal esta activo. La actividad del meristemo indica que la rama es puede crecer, es decir, puede añadir un nuevo fitómero y puede ramificarse.
3. Dirección de ramificación. Una variable lógica que indica el lado de la rama hacia la que se ramificaría. Las ramas secundarias que crecen de una rama salen

alternando el lado de donde se originan (como se muestra en la Figura 3). Marbà y Duarte (1998) reportan un ángulo de ramificación de *Z. marina* de $67^\circ=1.16$ radianes, que se usa para calcular la dirección en la que crecerá una rama en relación a su rama de origen. En el momento de simular un evento de ramificación esta variable indica si la nueva rama debe crecer en dirección 1.16 radianes o a -1.16 radianes con respecto la dirección de crecimiento de la rama de origen.

4. Origen de la rama. Lista que en caso de que la rama sea secundaria contiene un "pointer" de la instancia de clase rama y fitómero de donde se origina esta rama. Cuando la rama es terminal, no se origina de ninguna rama, por lo que esta es una lista vacía. Esta variable no tiene un significado biológico, se utiliza para las funciones que simulan la independización de individuos.

• **Clase Individuo:** El objeto rizoma representa un individuo de *Z. marina*. Tiene un solo atributo:

1. Ramas. Una lista de instancias de objetos de clase "Rama". Esta lista corresponde al conjunto de ramas o tallos que componen a un individuo. La lista se compone de al menos una instancia de objeto de clase "Rama". La primera rama de la lista corresponde a la rama terminal. Las ramas subsecuentes están en orden descendente según el tiempo en que fueron creadas.

En la Figura 3 se esquematiza la representación un individuo de *Z. marina* de este modelo. La figura es una representación de una vista aérea de un área con dos individuos de *Z. marina*. El primer individuo está conformado por tres ramas de colores verde, azul y naranja. El segundo individuo se compone de una sola rama color morado. Cada rama está conformada de fitómeros representados como una línea (internodo) y un círculo (nodo) del mismo color. Las ramas tienen en su ápice un meristemo activo (borde rojo en los círculos). De un fitómero con un meristemo activo puede nacer un nuevo fitómero o de una rama lateral. Los fitómeros de una rama son más viejos conforme están más lejos del meristemo (un color más oscuro indica una mayor edad).

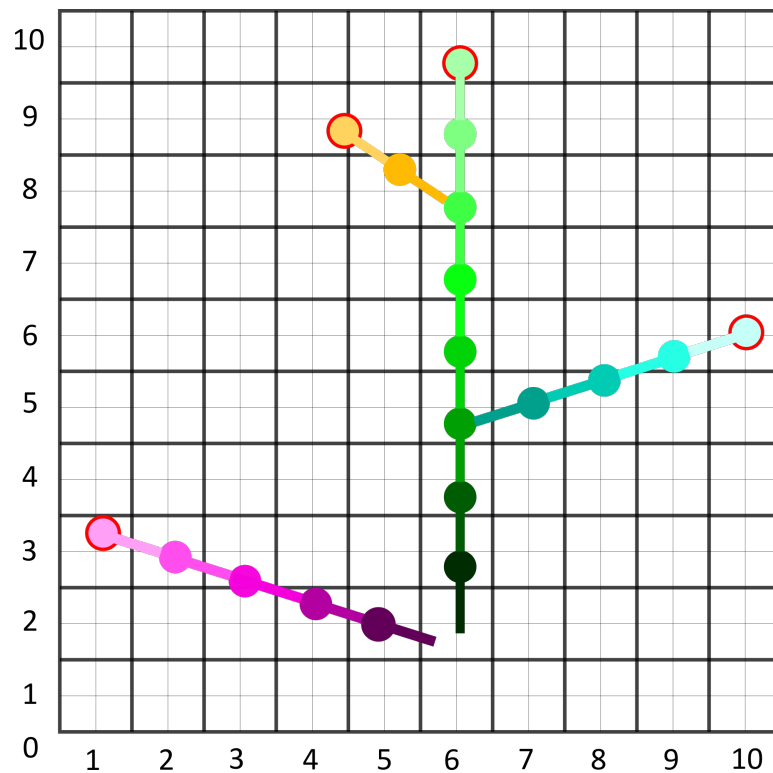


Figura 3. Esquema de la representación de dos individuos del modelo. Cada individuo se compone de ramas (cada una de diferente color), que se componen de fitómeros (círculo y línea de un color), en el extremo de las ramas activas hay un meristema (círculo rojo).

2.1.2.2. Representación del mundo real en el modelo

El modelo propuesto simula el crecimiento de individuos de *Z. marina* que se desarrollan en un "mundo"; una representación del espacio geográfico en el que habitan los pastos marinos reales. Este mundo es un espacio bidimensional finito de donde los objetos de clase "fitómero" pueden tomar sus coordenadas. Los puntos del espacio tienen una coordenada en un eje x longitudinal y un eje latitudinal y . Estos ejes tienen su origen en el centro del "mundo".

Este espacio se representa como una matriz $M_{m \times n}$, donde cada celda representa un área rectangular con lados de tamaño L_1 y L_2 . El mundo completo es un área cuadrada de $(m \times L_1) \times (n \times L_2)$. Este modelo supone un espacio discreto, es decir, se supone que la variación de las condiciones dentro de una celda es despreciable y significativa entre celdas (Grimm y Railsback, 2004). En la Figura 4 se esquematiza un posible "mundo" del modelo, con un tamaño de 7×7 unidades cuadradas. Las líneas gruesas son los ejes x y y . Las celdas están centradas en los puntos negros. Cada celda mide $L_1 \times L_2$ unidades cuadradas. Las celdas del mundo están a una profundidad z . La profundidad

se expresa con respecto al nivel del mar (0 unidades), los valores negativos indican que la celda está sumergida y los valores positivos que está sobre el nivel del mar.

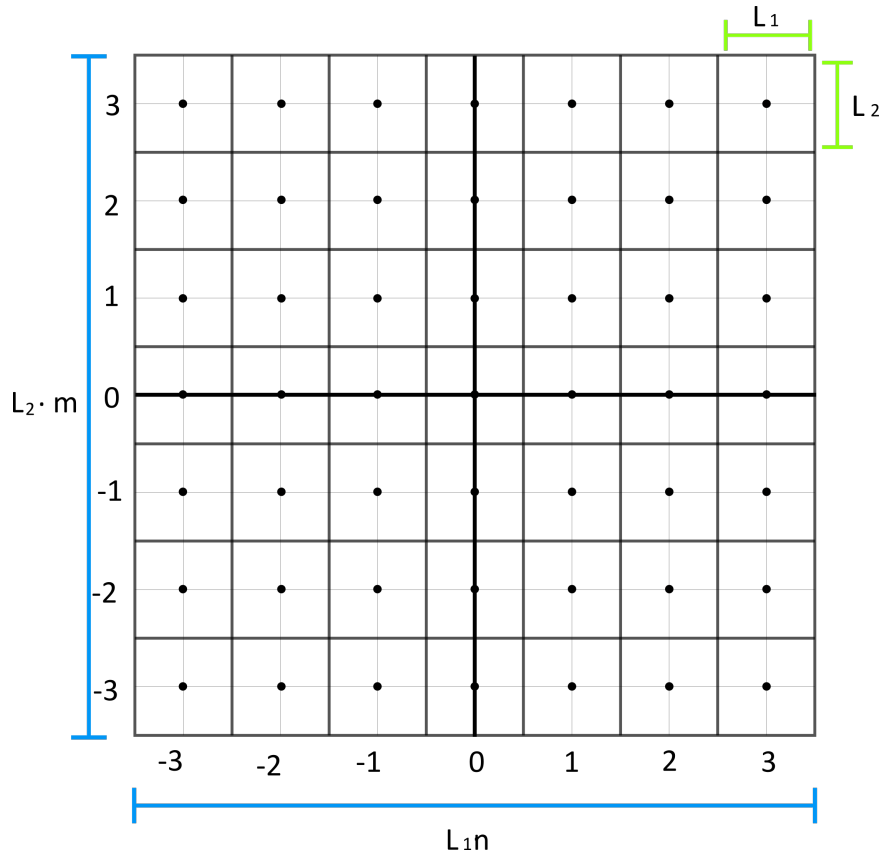


Figura 4. Esquema de una representación del "mundo" del modelo.

Para representar la matrices descritas previamente se usaron tres arreglos de n dimensiones (una clase de objeto del módulo de Python "Numpy") del mismo tamaño,. Uno contiene el valor de la coordenadas x del centro de cada celda, otro en y y otro el valor de la profundidad z en el centro de la celda. Los dos primeros arreglos descritos provienen de la función *numpy.meshgrid*. El tercer valor puede corresponder a una batimetría real o una idealizada.

2.1.2.3. Representación de condiciones ambientales

En este modelo el crecimiento de los pastos marinos está en función de las variables temperatura del agua, anomalía de temperatura del agua, irradiancia y horas de exposición al aire (Sección Submodelos). Ya que para construir el modelo se usaron datos de crecimiento quincenal (Ver Sección Obtención de datos para ajuste estadístico), también se define la duración de un paso de tiempo en el modelo en una quince-

na. Por lo tanto, este modelo incluye una representación del estado de las variables mencionadas durante una quincena.

Este modelo asume que las variables de temperatura y anomalía de temperatura no tienen una variación entre celdas. En el caso de la irradiancia y las horas de exposición al aire, el modelo no supone que son constantes a cualquier profundidad. Para cada celda del mundo, que está en a una profundidad z se calcula la irradiancia que llega al fondo y las horas de exposición al aire de la celda. Esto genera un matriz de tamaño $m \times n \times t$ donde t es el número de quincenas de una serie de tiempo. De estas matrices se extrae el valor de la irradiancia u horas de exposición al aire a la que está expuesto un individuo que está en una celda en un cierto tiempo. A continuación se describe como se calcula la irradiancia y las horas de exposición al aire en una celda del "mundo".

La irradiancia que penetra hasta una profundidad z se aproximó usando la ecuación de Lambert-Beer:

$$I_z = I_0 e^{-kz}, \quad (7)$$

donde I_z es la irradiancia que llega a la profundidad z , I_0 es la irradiancia que llega a la superficie del agua, y k es un factor de atenuación. Para la simulación del área de estudio en el Estero de Punta Banda el coeficiente de atenuación usado fue $k = 0.4 m^{-1}$, un valor reportado para otro estero en Bahía de San Quintín (Montes-Hugo y Álvarez-Borrego, 2005).

En el caso de las horas de exposición al aire se hizo una interpolación lineal. El máximo observado del nivel la marea fue de 2.11 m, y el mínimo de -0.56 m (ver Sección Obtención de datos para ajuste estadístico). Esto implica que a una profundidad ≥ 2.11 m hay una exposición continua al aire (360 horas a la quincena), y a una profundidad ≤ -0.56 m no hay exposición al aire (0 horas a la quincena). Tomando como referencia las horas de exposición de un punto a 0.5 m y el tiempo de exposición mencionado para del máximo y mínimo de la marea, se calcula la exposición al aire a una profundidad z interpolando linealmente entre con los tres puntos mencionados.

2.1.3. Procesos simulados en el modelo

En esta sección se describen los procesos biológicos que se simulan en este modelo. El orden en el que estos procesos ocurren en una simulación se describe en la Sección Secuencia de procesos.

2.1.3.1. Crecimiento de ramas

Como se mencionó, el crecimiento de las plantas involucra dos procesos: organogénesis y elongación. De igual forma, este modelo simula estos dos procesos, es decir, el nacimiento de nuevos fitómeros y el aumento de su longitud de internodo.

El proceso de organogénesis se representa de la siguiente forma. A las ramas con un meristemo apical activo se les agregan n nuevos fitómeros al final de la lista de instancias de clase fitómero, uno a la vez. Esto simula la diferenciación del tejido del meristemo terminal en nuevos fitómeros. Los fitómeros nuevos tienen una edad de cero plastocrones, se localizan en la punta de la rama y están orientados en la misma dirección que el fitómero previo. El proceso de elongación se simula al definir la longitud de internodo de los fitómeros nuevos (l). Este modelo supone que un fitómero ha alcanzado el final de su elongación al terminar su nacimiento, y se mantiene constante.

Los valores de n y l se obtienen de un generador de números aleatorios de una distribución de probabilidad. El método con el que se obtiene dichas distribuciones se explica en la sección Submodelos. Ya que la ramificación de *Z. marina* es de tipo monopodial, el crecimiento de las ramas laterales es menor al de las terminales (Bart-hélémy y Caraglio, 2007). Por lo anterior se definió que la longitud de los internodos nuevos de una rama lateral es la mitad del l de las ramas terminales.

2.1.3.2. Envejecimiento y muerte por edad de fitómeros

Todas las células tienen un ciclo de vida en el que hay un envejecimiento continuo. Cuando la fase de crecimiento concluye inicia el proceso de senescencia, que puede

terminar en la muerte programada de las células y el tejido que forman (Ohashi-Ito *et al.*, 2010; Thomas, 2013).

Ya que diferentes partes de una planta se originan independientemente, es posible que dos órganos de un mismo individuo estén en diferentes estados de desarrollo (Buis, 1993; Thomas, 2013). Por esto, este modelo simula el envejecimiento (aumento en edad) y muerte por edad como un proceso a nivel de fitómeros.

El tiempo entre la aparición de dos hojas u otras partes sucesivas es llamado plastocrono y es un indicador del estado de desarrollo de un órgano (Erickson y Michelini, 1957; Tomlinson, 1974; Lamoreaux *et al.*, 1978; Short y Duarte, 2001; Nelson, 2000). Cuando se agrega un nuevo fitómero a un rama, los fitómeros preexistentes han envejecido un plastocrono, esto se simula en el modelo. Cada vez que a una rama se le agrega un fitómero, se aumenta el valor de la variable "Edad" de todos los fitómeros de la rama en 1 plastocrono.

Al envejecer, un fitómero tiene una probabilidad de morir en función de su edad. La muerte se simula suponiendo que únicamente el fitómero más viejo de la rama puede morir, es decir, el primer fitómero de la lista de fitómeros de una rama. Esto se simuló ajustando una función que asocia la edad de un fitómero con la probabilidad de que este muera (ver sección Submodelos). Cada vez que pasa un plastocrono se genera un número de una distribución Bernoulli (éxito o fracaso) con una probabilidad de éxito obtenida de la función mencionada. Si se obtiene un éxito el fitómero muere, de lo contrario sigue vivo.

Cuando un fitómero debe morir este se elimina de la lista de instancias de la rama a la que pertenece. La muerte de un fitómero puede causar que ocurran un evento de reproducción asexual.

2.1.3.3. Reproducción asexual o vegetativa

Cuando se pierde la conexión fisiológica entre dos segmentos de un individuo, uno de los segmentos podría volverse un nuevo individuo. Este proceso puede deberse a la muerte un fitómero que al morir separa dos segmentos de un individuo, o a la pérdida espontánea de una rama lateral completa (ver Sección Pérdida de ramas). En ambos

casos, una rama o una parte de una rama se separa del individuo del que formó parte. Cuando una rama se separa esta se independiza y forma otro individuo si tiene un tamaño mínimo, de otra forma muere. El tamaño mínimo es el dato observado más pequeño del número de fitómeros por rizoma (Sección Obtención de datos para ajuste estadístico).

Este proceso se representa en el modelo en los siguientes pasos. Se define el punto en el que hay un "corte", esto corresponde a un fitómero que está en un rama de un individuo. Los fitómeros subsecuentes al punto de corte y las ramas laterales que salen de estos (si las hay) formarían al nuevo individuo. Se determina si el número de fitómeros en la rama a separar tiene el tamaño mínimo; si no lo tiene, los fitómeros y ramas subsecuentes se eliminan del individuo. Cuando la rama es suficientemente grande, se crea un nuevo individuo conformado por las unidades subsecuentes al punto de corte, y estas se eliminan del individuo inicial.

2.1.3.4. Ramificación

Una rama puede ramificarse mientras crece. La ramificación en este modelo es el proceso en el que a partir de un meristemo se origine una nueva rama lateral, originando una bifurcación en la rama. Al momento de añadir un nuevo fitómero a una rama es posible que haya un evento de ramificación. Este proceso ocurrirá con una cierta probabilidad n_r , esta probabilidad se calculó como se describe en la Sección Submodelos. La ramificación se representa generando un número aleatorio de una distribución Bernoulli con n_r probabilidad de éxito. Cuando se obtiene un éxito, hay un evento de ramificación y se crea una nueva rama con un origen en el último fitómero de la rama inicial. De forma similar a la reducción de la longitud de los internodos nuevos de las ramas laterales con respecto a las ramas terminales, la probabilidad de ramificación también disminuye en las ramas laterales (Renton *et al.*, 2011). Por esto la probabilidad de ramificación de las ramas laterales también se disminuye a la mitad. Las ramas nuevas se crean con un solo fitómero inicial, con una longitud de internodo l (ver Sección Crecimiento de ramas). Este fitómero estará orientado con respecto a su rama de origen a ± 1.16 radianes si el atributo 'Dirección de ramificación' es Falso o Verdadero respectivamente. Después de este proceso, el atributo 'Dirección de ramificación' cambia al contrario de su valor inicial.

2.1.3.5. Pérdida de ramas

Las ramas laterales existentes en un individuo pueden desprenderse espontáneamente. En este modelo lo anterior se simula sin considerar la causa de esta separación. Las ramas laterales de un individuo se pierden espontáneamente con una probabilidad m_r (por mortalidad de rama). La forma en que se calculó esta probabilidad se describe en la Sección Submodelos. La pérdida de ramas se simula generando un número aleatorio de una distribución Bernoulli, con probabilidad m_r , cuando hay un "éxito", la rama se separará del individuo. Cuando hay este resultado, se activa el proceso de reproducción asexual descrito previamente en la Sección Reproducción asexual o vegetativa, considerando como punto de corte el primer fitómero de la rama a separar, es decir, la rama completa. Este proceso puede ocurrir a todas las ramas laterales presenten en un individuo.

2.1.4. Entrada de datos

Para hacer una simulación, este modelo necesita un mundo (el área simulada), una serie de tiempo con las condiciones ambientales de quincenas subsecuentes y un conjunto de individuos iniciales. Estos tres conjuntos de datos deben proporcionarse al programa, y corresponden a los componentes descritos previamente (ver sección Estructura del modelo). Los datos de entrada del modelo son los siguientes:

1. Una serie de tiempo con el valor de las variables ambientales temperatura, anomalía de temperatura, irradiancia y horas de exposición al aire al tiempo t . Esto se incluye como un arreglo (*array*) del módulo *Numpy* con datos de tipo punto flotante. El arreglo tiene dimensiones $M_{t \times 5}$, $t \geq 1$, donde t corresponde al número de intervalos de tiempo que se simularán. Las columnas corresponden a las variables temperatura del agua en °C, anomalía de temperatura del agua en °C, irradiancia en $\text{KW quincena}^{-1} \text{m}^{-2}$ y las horas de exposición al aire de un punto a 0.5 m de profundidad. Adicionalmente, se puede incluir una quinta columna que indica la "fecha de colecta", es decir, la fecha en que termina la quincena simulada en el modelo. Esta fecha debe estar en formato tiempo UNIX, es decir, el

número de segundos transcurridos desde el 1 de enero de 1970. Este formato de fecha puede obtenerse del módulo *datetime*. La fecha descrita se usa para nombrar al intervalo de tiempo en los datos de salida y en las gráficas generadas, sin afectar el modelo de otra forma.

2. Un "mundo". Este mundo se describe con tres matrices de igual tamaño $M_{m \times n}$. Una matriz contiene las coordenadas en x (longitud) de las celdas otra con las coordenadas en y (latitud), ambas en la misma unidad de distancia. La tercera matriz contiene la profundidad de en cada celda, valores negativos indican celdas bajo el agua . Las dos primeras matrices pueden obtenerse de la función *mgrid* del módulo *Numpy*. La tercera matriz puede generarse para representar una batimetría idealizada (como un canal) o provenir de dato reales.
3. Una pradera inicial. Este modelo simula los cambios que ocurren a un grupo de pastos marinos, por lo que una simulación debe iniciar con un conjunto de al menos un individuo. Esto se representa como una lista de al menos una instancia de objetos de clase individuo. Estos individuo debe tener fitómeros con coordenadas dentro del mundo descrito.

2.1.5. Submodelos

En la sección Procesos simulados en el modelo se describen los procesos que se simulan en este modelo. Cada uno de estos procesos corresponden a una parte del modelo, es decir a un submodelo. Grimm y Railsback (2004) definen un submodelo como un modelo que describe una parte de un proceso que se diseña, parametriza y valida independientemente al modelo en conjunto. En esta sección se describe los métodos usados para construir los submodelos que componen al modelo.

2.1.5.1. Obtención de datos para ajuste estadístico

A continuación se menciona la fuente y procesamiento de los datos usados para la parametrización de los submodelos.

Los datos del crecimiento de los pastos marinos fueron obtenidos de la base de datos de crecimiento de *Z. marina* del laboratorio de Ecología Matemática del CICESE

reportados en Solana-Arellano *et al.* (2004). Esta base de datos contiene observaciones quincenales del crecimiento de 20 ejemplares de *Z. marina*. Los datos usados para el ajuste de los submodelos corresponden a los observados del 20 de julio de 1999 al 17 de diciembre de 2000. La base de datos incluye observaciones de variables como número inicial y final de ramas laterales, crecimiento de hojas, longitud y número de internodos en el rizoma, entre otras mediciones. De cada rizoma de la base de datos se obtuvieron las siguientes variables.

Número de fitómeros nuevos por rizoma (n) Esta variable indica cuántos fitómeros se agregaron a una rama. Existe una relación cercana a 1:1 entre producción de hojas y producción de inter nodos en un tallo (Duarte *et al.*, 1994; Huber *et al.*, 1999). Por lo tanto el número de hojas nuevas en un tallo es aproximadamente igual al número de inter nodos nuevos.

La base de datos incluye el crecimiento de hojas marcadas ($mm\ quincena^{-1}$). El crecimiento fue medido usando el método de marcado de Kentula y McIntire (1986) el cual se basa en marcar las hojas con una perforación usando una aguja hipodérmica a nivel de la lígula. Aquellas hojas que no estuvieran perforadas debieron nacer después del momento de marcado (aproximadamente 15 días después), es decir, aquellas hojas que no mostraron un crecimiento debieron ser hojas nuevas. De esta forma, el número de fitómeros nacidos en una rama durante una cierta quincena es el número de hojas nuevas en esa misma rama.

Longitud de internodos nuevos (l) La elongación de un órgano, por ejemplo un fitómero, es un proceso continuo que tiene un patrón sigmoideal (Buis, 1993), llega a un valor asintótico. Bajo el supuesto de que la longitud observada de los internodos es la longitud máxima que alcanzarán, se obtuvo la longitud de los internodos nuevos.

La base de datos incluye la longitud de todos los inter nodos de cada rizoma después de aproximadamente quince días desde el marcado. Usando el dato previamente descrito número de inter nodos nuevos por rizoma n , se extrajo la longitud de los primeros n inter nodos, en lo que el primero es el fitómero más cercano al meristemo.

Diferencia en número de ramas (Δr) La base de datos contiene el número de ra-

mas laterales (r) de un individuo antes y después del periodo entre el marcado y la colecta de los rizomas. Se calculó la diferencia en el número de ramas de cada rizoma como:

$$\Delta r = r_{final} - r_{inicial}. \quad (8)$$

Mortalidad de fitómeros (m_f) Este modelo considera la muerte por envejecimiento de los fitómeros. Los fitómeros tienen una probabilidad de morir $m_f(p)$ al llegar a la edad de p plastocronos.

La probabilidad de que un fitómero de p edad muera se aproximó indirectamente de la siguiente forma. Suponiendo que la posición de un fitómero en una rama es igual a su edad en plastocronos, es decir, el fitómero en la posición i en el rizoma tiene $p = i$ plastocronos de edad (la posición 0) corresponde al fitómero más joven). Entonces sea F_p el número de fitómeros con p plastocronos de edad, el número de fitómeros por edad observados en total es:

$$F_p = \text{Número de Rizomas con } N \geq p, \quad (9)$$

donde N es el número de internodos por rizoma. Ya que todos los rizomas tienen al menos un internodo $F_{p=1} = \text{No. Rizomas}$, y $F_{p>1}$ decrece conforme p aumenta.

El número anterior incluye el total de fitómeros en la base de datos, sin distinguir por fecha de colecta. El resultado es un número de fitómeros observados en estadio de desarrollo p , y corresponde a una aproximación de la estructura de edad de los fitómeros. La probabilidad con la que un fitómero llega a la edad de p plastocrones es f_p :

$$f_p = \frac{F_p}{F_{p=1}}. \quad (10)$$

Los datos anteriores se usaron para ajustar una función que prediga la probabilidad de que un fitómero sobreviva hasta la edad p .

Los datos de las variables de crecimiento de los pastos marinos mencionadas anteriormente se usaron como variables dependientes en modelos de regresión.

Algunos de los procesos que afectan el crecimiento pueden ocurrir en función de las condiciones ambientales. Se hizo una selección de las variables que posiblemente pudieran usarse para predecir el crecimiento de *Z. marina*. Estas variables son tem-

peratura del agua, anomalía de temperatura del agua, horas de exposición al aire e irradiancia. Se usó estas variables porque en estudios previos se ha demostrado su relación con los procesos de crecimiento (ver sección Factores que afectan el crecimiento de pastos marinos) y por la disponibilidad de datos. Los datos del crecimiento de *Z. marina* son aproximadamente quincenales. Por esto se necesitó obtener los datos de las variables ambientales que hubo en el área de estudio durante la respectiva quincena. Estos datos se obtuvieron de las siguientes fuentes y se les aplicó el procesamiento que se describe a continuación. La serie de tiempo de las variables ambientales usada en el ajuste estadístico se muestra en la Figura 5.

Temperatura del agua (x). La temperatura del agua (en °C) fue medida in-situ al momento de la colecta de los rizomas marcados.

Anomalía de temperatura del agua (v). Se obtuvieron los datos de la anomalía de temperatura del agua semanales de la base de datos del IRI, que incluye datos de la NOAA (Reynolds *et al.*, 2002). Estos datos indican la diferencia de la temperatura con una climatología anual.

Irradiancia (u). Los datos de irradiancia se obtuvieron de la base de datos del National Solar Radiation Database (Wilcox, 2012). Se extrajeron los datos en el área de estudio (31.73° N, -116.62° W). Los datos se obtuvieron corresponden a la irradiancia normal difusa (DNI), en $W\ m^{-2}$. Estos datos provienen de modelos que utilizan datos de la claridad del aire combinado con datos del modelo SOLIS para estimar la irradiancia incidente en una zona (Wilcox, 2012). Para obtener la irradiancia total en el periodo del marcado de los individuos a su colecta, se sumó la irradiancia por hora de la quincena de interés para obtener la irradiancia en $kW\ quincena^{-1}m^{-2}$.

Horas de exposición (w). Se estimó el número de horas a las que los pastos marinos estuvieron expuestos al aire en la quincena, es decir, el número de horas que el nivel de la marea fue inferior a los puntos de muestro. La zona en donde se marcaron los pastos es la más somera de la pradera. Asumiendo que el área de estudio está entre los 0 y 50 cm de profundidad, los individuos marcados estuvieron expuesto al aire cuando el nivel de la marea fue inferior a 50 cm de profundidad. Considerando lo anterior, se hizo un conteo de las horas en las

que el nivel de la marea fue menor al nivel mencionado. Para esto se obtuvieron datos del Laboratorio del Nivel del Mar del CICESE (Ortiz-Figueroa *et al.*, 2019) de la estación Ensenada. Estos datos tienen el nivel de la marea por hora. De estos datos se contó el número que en la quincena del marcado a la colecta el nivel de la marea fue igual o menor a 0.5 m, asumiendo que las plantas marcadas están a esta profundidad.

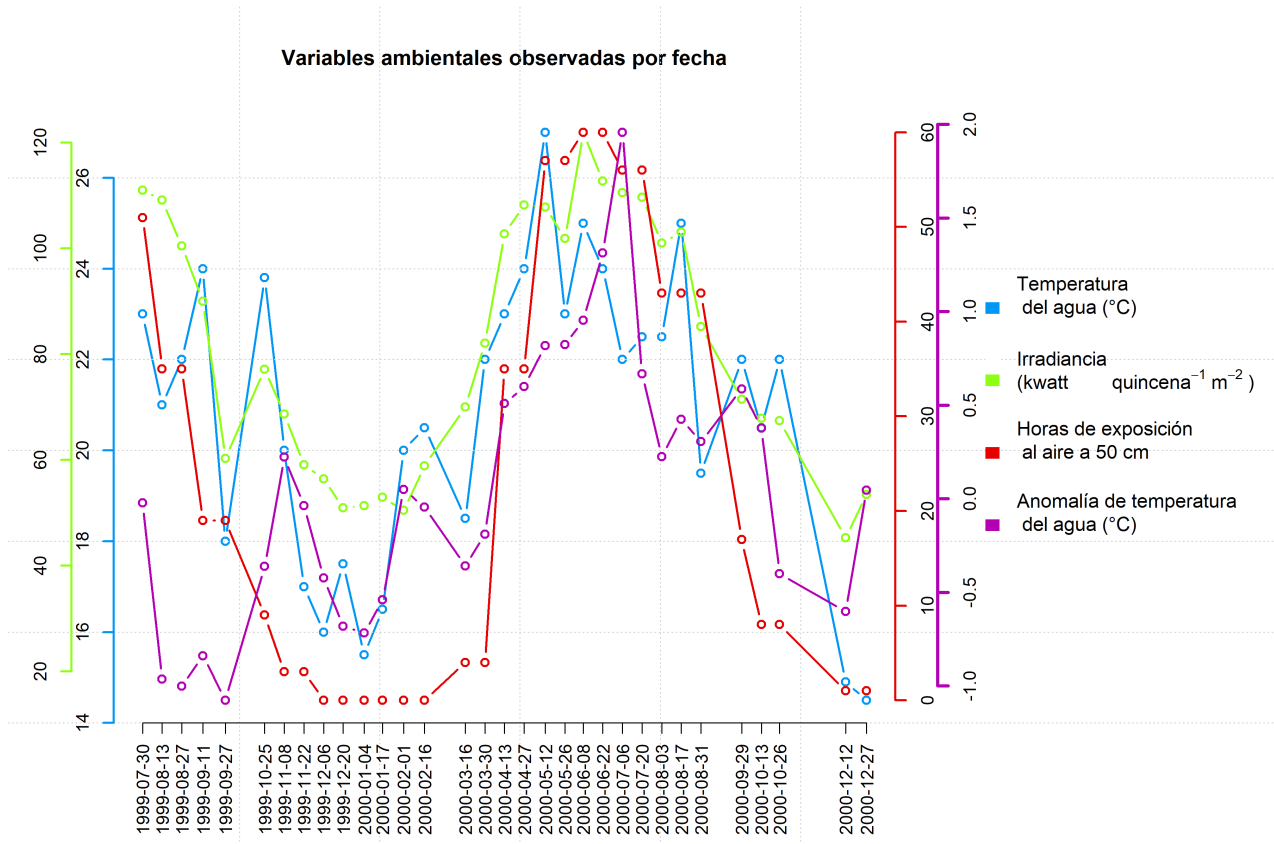


Figura 5. Serie de tiempo de las variables ambientales por quincena de muestreo

2.1.5.2. Modelos jerárquicos y ajuste Bayesiano de parámetros

Los procesos que se simulan en este modelo corresponden a un submodelo. Estos submodelos tienen dos propósitos: (1) simular un proceso en el modelo propuesto y (2) utilizarlos en el contexto de modelos jerárquicos para ajustar los parámetros necesarios para simular el proceso que describen.

Para encontrar la distribución de los parámetros de los submodelos se usó el muestreo de Gibbs, que se describe en la Sección Modelos jerárquicos y ajuste Bayesiano de parámetros. El muestreo se hizo en el programa JAGSS (Plummer, 2003), en el

ambiente y lenguaje R (R Core Team, 2017) a través de la interfaz del paquete *runjags* (Denwood, 2016). Este programa genera de forma independiente n secuencias de Gibbs, que al final se mezclan para aproximar la distribución de un parámetro; estas secuencias corresponde a n cadenas de Markov (MCMC). En los ajustes se usaron 3 cadenas con un tiempo de prueba (*Burn in*) del 10% de las repeticiones del muestreo y 5000 repeticiones de periodo de adaptación. El número de repeticiones (número de muestras) se especificó para cada modelo según su complejidad. Para reducir tamaño del archivo de resultante del muestreo se especificó una reducción (*thining*) de 10, como describe (Link y Eaton, 2012).

Se evaluó el desempeño de las MCMC's generadas fuera adecuado siguiendo los criterios descritos en Kruschke (2011). El resultado del muestreo es un objeto de clase *runjags*. Dicho objeto se puede visualizar mediante cuatro gráficos con los que se verificó la convergencia de las cadenas. Un patrón de los gráficos de un muestreo con una convergencia satisfactoria se muestra en la Figura 6. En la gráfica 'traceplot' se puede notar que no hay cadenas "huérfanas", es decir, ninguna línea se separa notablemente del rango en el que se mueve el conjunto de las cadenas. La función de distribución empírica acumulativa del parámetro muestra que las cadenas se sobrelapan, lo que indica convergencia de las cadenas a una distribución. La densidad de la distribución no se muestra incompleta o aberrante. Por último la autocorrelación de los valores de la secuencia de Gibbs respecto al el valor de la secuencia k pasos posteriores (*lag*) indica que los pasos de la cadena se dan 'libremente', es decir, el muestro de los valores es aleatorio y representativo.

Además de la verificación visual se comprobó la convergencia con el factor de reducción potencial de Gelman-Rubin, (PSRF, por sus siglas en inglés), representado como $\hat{R}$. Este estima el factor por el que la escala de la distribución posteriori se reducirá si el muestreo continuara infinitamente (Gelman y Rubin, 1992). Se comprobó que cada variable de un modelo tuviera un factor $\hat{R} < 1.002$, un valor comúnmente usado para confirmar la convergencia.

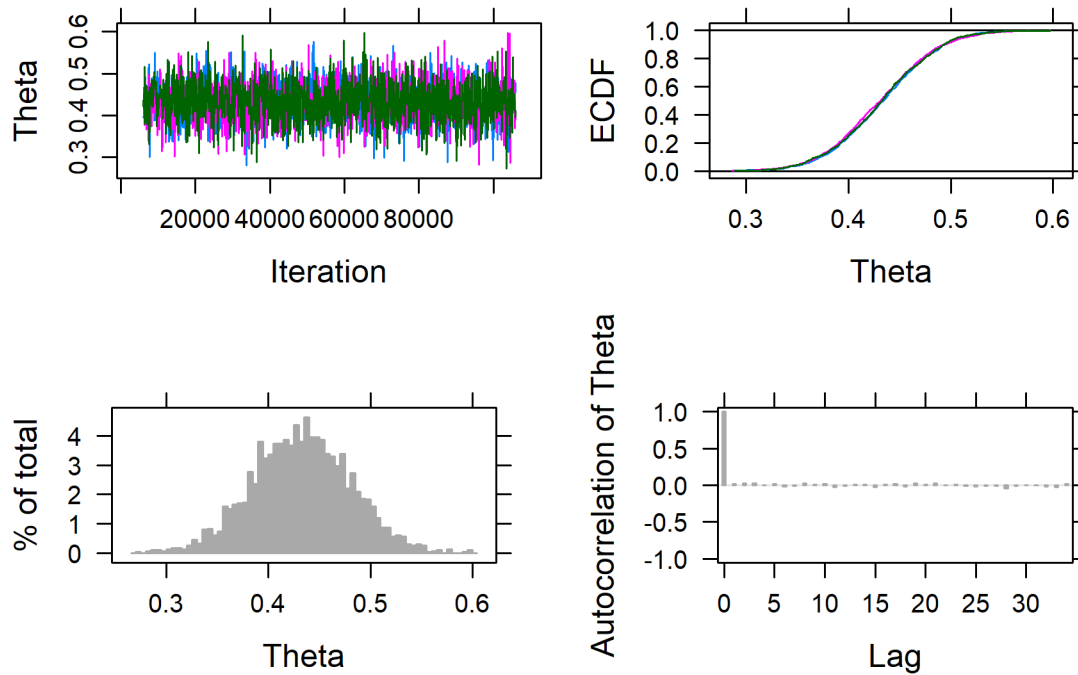


Figura 6. Resumen visual de un objeto de clase runjags que muestra un resultado satisfactorio del muestreo de una variable Theta. En el panel superior izquierdo se muestra una gráfica de tipo 'traceplot', cada línea de un color representa el recorrido de una cadena. En el panel superior derecho está la función de distribución empírica acumulativa (ECDF, por sus siglas en inglés). En la parte inferior izquierda se muestra la densidad de la distribución. En el panel inferior derecho se muestra la autocorrelación de los valores de la secuencia de Gibbs respecto al el valor de la secuencia k pasos posteriores (*lag*).

2.1.5.3. Selección de submodelos

Los submodelos propuestos en este trabajo pueden formularse de diversas formas por ejemplo con diferentes variables incluidas o diferentes distribuciones. Para seleccionar un submodelo se tomaron en cuenta las recomendaciones de Johnson y Omland (2004) y se usaron los siguientes criterios.

Prueba de hipótesis Para comprobar si las variables independientes de un submodelo tienen una relación con la variable dependiente se hizo una prueba de hipótesis a los parámetros de la regresión. Como describe Bolstad y Curran (2017), para probar si una variable β , que tiene una cierta distribución, es significativa dentro de un modelo, se prueban las hipótesis:

$$H_0: \beta = 0,$$

$$H_a: \beta \neq 0.$$

La prueba consiste en comprobar si el intervalo de credibilidad del 95 % de la distribución β incluye el cero, en cuyo caso no hay evidencia suficiente para rechazar la hipótesis nula y no se puede concluir que el valor del parámetro sea diferente de cero. La prueba anterior se hizo a todos los parámetros de un modelo. Cuando alguno de los parámetros $\beta_j = 0$, la versión del submodelo se descartó y se propuso una diferente sin incluir el parámetro.

Criterio de información de la devianza (DIC) Cuando se tenía grupo de versiones, se seleccionaba uno con base en el criterio de la devianza. El DIC combina una medida del ajuste del modelo (devianza) con una medida de su complejidad (el número efectivo de parámetros incluidos) (Spiegelhalter *et al.*, 2002). El valor del DIC se obtuvo de un objeto de clase *runjags* con la función *extract*. Al comparar las versiones de un submodelo, aquella con el menor DIC se seleccionó como la mejor.

Validación cruzada omitiendo k puntos Los submodelos fueron validados mediante validación cruzada. Se usó el procedimiento conocido como "Leave one out (LOO)", que consiste en reajustar un modelo quitando uno o más de los datos ajustados, y probar si el modelo es capaz de predecir correctamente el punto eliminado del ajuste (Denwood, 2016). El resultado de este estudio es la distribución predictiva de los valores predichos para los puntos que fueron eliminados. Se confirmó que todos los valores omitidos, se encontrara en el intervalo de credibilidad del 95 % de la distribución predictiva. Esta prueba se aplicó a cuatro observaciones escogidas arbitrariamente de la variable dependiente. Esta prueba fue hecha al objeto de clase *runjags* resultado de un muestreo de Gibbs con la función *drop.k*.

Prueba en el programa Cuando los resultados de las pruebas anteriores fueron satisfactorios el submodelo se incluyó en el modelo "global". Una vez que todos los submodelos fueron diseñados y probados, comenzó el proceso de validación del modelo (ver Sección Validación). Cuando el resultado de las simulaciones no era satisfactorio se revisaron los submodelos y se reinició el ciclo.

2.1.5.4. Estructura de submodelos

En esta sección se describen los submodelos de cada proceso simulado. Para resumir los modelos se usa el tipo de diagramas usados por Kruschke (2011) para describir modelos jerárquicos. Estos diagramas buscan representar los tres niveles en los que se estructuran los modelos jerárquicos (Sección Modelos jerárquicos y ajuste Bayesiano de parámetros). Leyendo los diagramas de abajo hacia arriba las observaciones de una variable provienen de una distribución (Nivel 1) cuyos parámetros tienen una relación a las variables del modelo (Nivel 2) y cada parámetro tiene una distribución priori (Nivel 3). Las flechas con un signo "=" indican una relación de igualdad, mientras que "~" indica que una variable proviene de una distribución. Aquí se describen únicamente los modelos seleccionados como los mejores, no las versiones descartadas. El resultado del ajuste de sus parámetros se anota en la Sección Submodelos.

Número de fitómeros nuevos(n). Ya que el número de fitómeros nuevos es una variable discreta con valores ≥ 0 , puede representarse como proveniente de una distribución de tipo Poisson. La distribución de Poisson representa el número de éxitos que ocurren en un periodo de tiempo o espacio (Bolstad y Curran, 2017). En este caso, el número de éxitos corresponde a las veces que un fitómero nace en una rama. Por lo que la distribución del número de fitómeros nuevos es:

$$n_i \sim \text{Poisson}(\lambda). \quad (11)$$

La distribución de Poisson tiene un solo parámetro λ , el cual corresponde al promedio de éxitos en el intervalo temporal o espacial y toma valores $\lambda > 0$. Se encontró que el parámetro λ depende de solo un intercepto β_0 .

$$\lambda = \beta_0. \quad (12)$$

Para este intercepto β_0 se definió una distribución priori uniforme, con un rango de 0 a 10 (un valor arbitrariamente más grande que el mayor dato de n_i observado). En la Figura 7 se esquematiza este modelo.

Longitud de internodos nuevos (l). Esta variable se refiere a qué longitud de in-

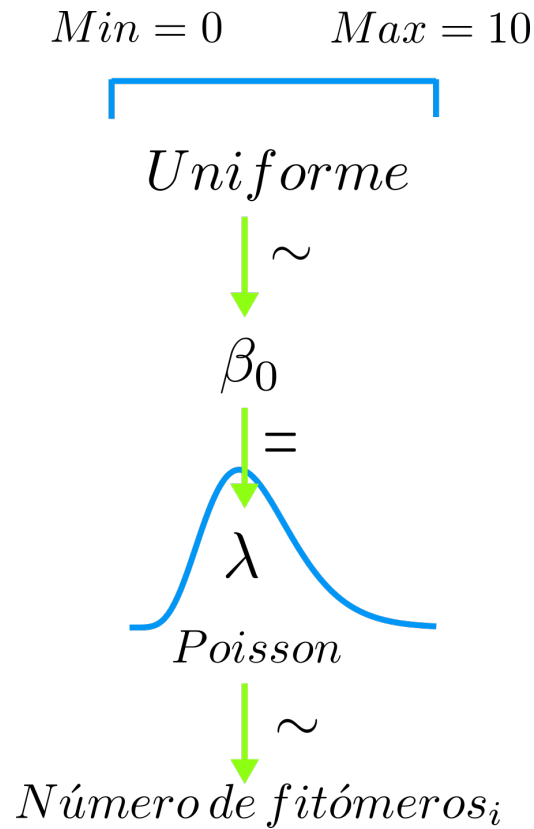


Figura 7. Esquema del modelo jerárquico de la variable número de fitómeros nuevos (n)

ternodo tiene un fitómero nuevo. Esta variable es continua con valores mayores a cero, por lo que puede representarse con distribución de tipo Gamma.

$$l_i \sim \text{Gamma}(\alpha, \lambda). \quad (13)$$

La distribución Gamma tiene dos formas de parametrizarse. Una forma es con un parámetro de forma α y un parámetro razón de cambio (rate) λ (Kruschke, 2011). La otra forma es con un parámetro de forma $k = \alpha$ y un parámetro de escala (scale) $\theta = \frac{1}{\lambda}$. Lo anterior es importante ya que los paquetes computacionales pueden usar una u otra forma de parámetros. Los parámetros α y λ corresponden a :

$$\alpha = \frac{\mu^2}{\sigma^2}, \quad (14)$$

$$\lambda = \frac{\mu}{\sigma^2}, \quad (15)$$

donde μ corresponde a la media de la distribución y σ^2 a su varianza.

La media μ es la suma del producto de parámetros β_j que relacionan un conjunto

de j variables con μ . En este submodelo la media de la distribución se puede predecir con las variables temperatura (x), anomalía de temperatura (v), irradiancia (u) y horas de exposición al aire (w) de la forma:

$$\mu_i = \beta_x x_i + \beta_{x^2} x_i^2 + \beta_{v^2} v_i^2 + \beta_u u_i + \beta_w w_i. \quad (16)$$

Se encontró que la desviación estándar σ de la distribución puede ajustarse linealmente en función del cuadrado de la anomalía de temperatura:

$$\sigma_i = \beta_{\sigma 0} + \beta_{\sigma v} v^2. \quad (17)$$

El submodelo anterior se ilustra en la Figura 8.

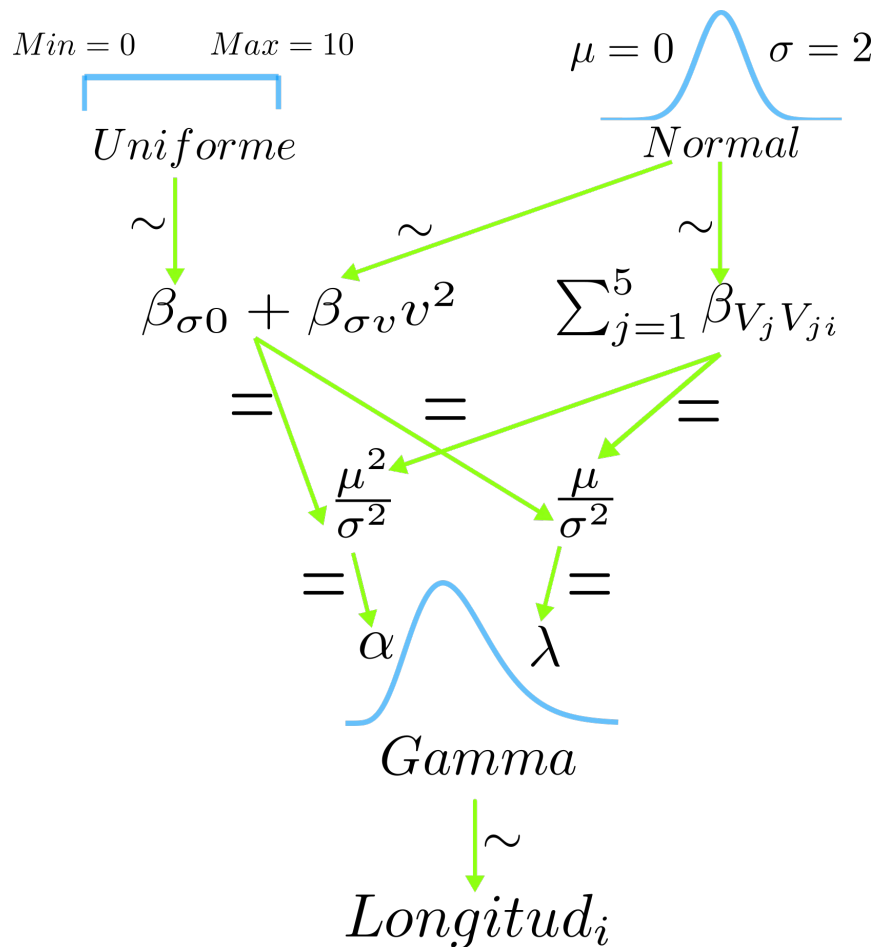


Figura 8. Esquema del modelo jerárquico de longitud de fitómeros nuevos (l)

Mortalidad de fitómeros por edad (m_f) La probabilidad de un evento es una variable continua que toma valores entre 0 y 1. Una posible forma de representar

esta variable es con una distribución normal. La distribución de la probabilidad de morir de un fitómero a los p plastocronos de edad sería

$$m_p \sim \text{Normal}(\mu_p, \sigma^2). \quad (18)$$

La media de la distribución anterior tiene una relación lineal con la edad del fitómero p de la forma:

$$\mu_i = \beta_0 + \beta_p p_i. \quad (19)$$

La distribución tiene una varianza constante. La distribución priori de los parámetros β_0 y β_p es uniforme con rangos arbitrariamente grandes. En el caso del parámetro σ la priori también es uniforme pero con un límite inferior igual a cero, ya que este valor solo es positivo. En la Figura 9 se muestra un diagrama del modelo anterior.

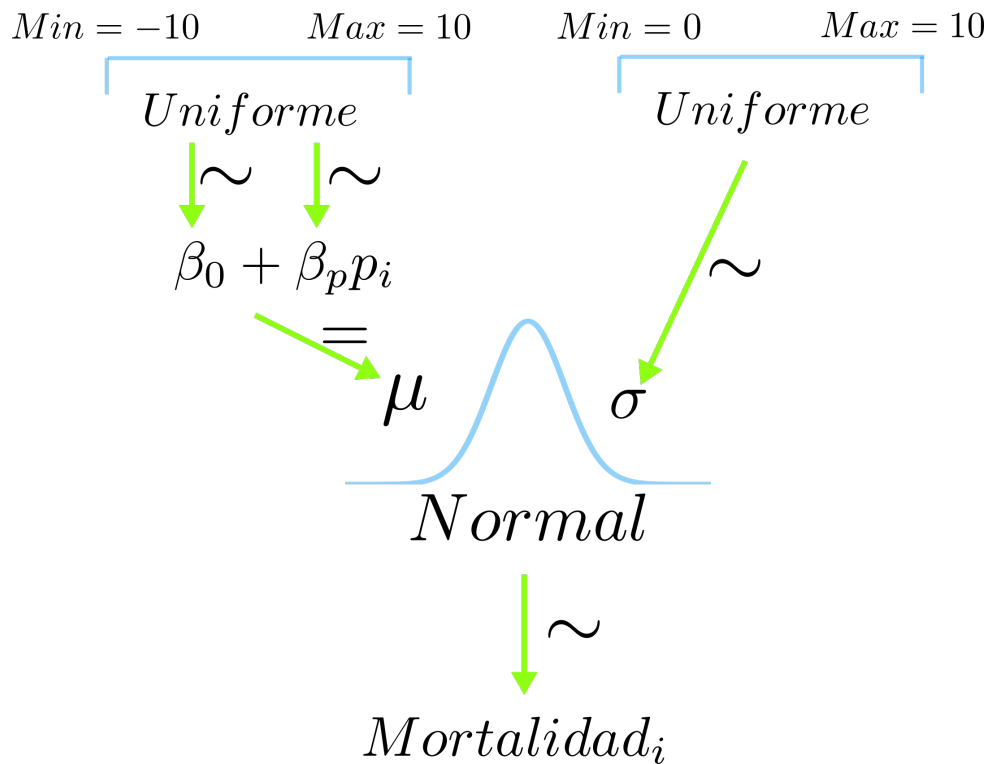


Figura 9. Esquema del modelo jerárquico de mortalidad de fitómeros por edad.

Probabilidad de ramificación y pérdida de ramas (m_r y n_r). La probabilidad de que ocurran los eventos pérdida de rama y formación de ramas se obtuvo indirectamente. La base de datos incluye el conteo del número de ramas laterales de un individuo al inicio y al final del periodo de muestreo. Por lo tanto, se conoce la

diferencia en el número de ramas, pero no el número de ramas que se agregaron y se perdieron durante ese tiempo. Una forma de aproximar lo anterior es tratar a las variables ramas perdidas y ramas agregadas como variables latentes. Las variables latentes son un tipo de variable estadística que no son observadas (Bentler, 1980; Bollen, 1989). Un modelo que incluye variables latentes busca explicar una propiedad estadística de las variables observadas en función de las variables latentes hipotéticas (Bentler, 1980). Se definieron dos variables latentes (denotadas con un $\bullet$): número de ramas perdidas ($r_{perdidas}^\bullet$) y número de ramas agregadas ($r_a^\bullet$).

El número de ramas final (r_1) es se puede aproximar como una distribución de tipo Poisson:

$$r_1 \sim \text{Poisson}(r_0 + r_a^\bullet - r_m^\bullet), \quad (20)$$

donde r_0 es el número de ramas inicial, $r_a^\bullet$ el número de ramas que se agregan aun individuo, y $r_m^\bullet$ el número de ramas que se pierden.

Asumiendo que la probabilidad de que una rama se pierda (m_r) tiene una distribución constante, el número de ramas que se pierde provendría de una distribución binomial:

$$r_m^\bullet \sim \text{Binomial}(p, N). \quad (21)$$

La distribución binomial representa el número de éxitos obtenidos en N experimentos con p probabilidad de éxito (Kruschke, 2011). En este caso el número de éxitos el número de ramas que se pierden con probabilidad ($p=m_r$), en $N = r_0$ intentos.

De forma similar, la variable número de ramas nuevas por tallo puede representarse con una distribución binomial. Ya que una rama lateral puede agregarse cuando nace un nuevo fitómero a una rama, el número de intentos es el número de fitómeros que se agregaron a un rizoma (n) multiplicado por el número de ramas laterales inicial (r_0), y la probabilidad de éxito es la probabilidad de ramificación, n_r . Se usaron prioris uniformes sobre las variables probabilidad de ramificación y de pérdida de ramas ya que no se tiene información previa sobre su posible valor pero al ser probabilidad pueden tomar valores de 0 a 1. En la Figura 10 se esquematiza el modelo descrito.

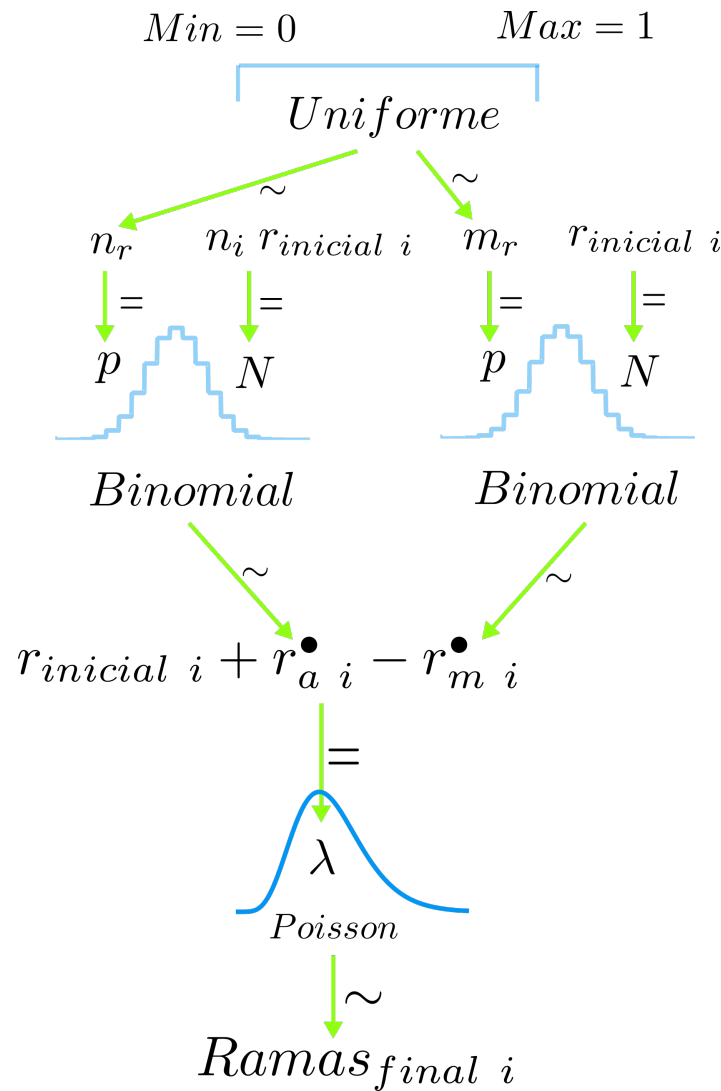


Figura 10. Esquema del modelo jerárquico de probabilidad de pérdida y adición de ramas laterales.

2.1.6. Secuencia de procesos

Según la descripción de Deussen y Lintermann (2005), este es un modelo basado en procedimientos (procedural model), esto significa que las eventos de una simulación se ejecutan en una secuencia discreta ordenada de pasos.

El proceso de simulación se hace en un ciclo, con una repetición por elemento de la serie de tiempo de condiciones ambientales. En cada repetición se ejecuta la función "Desarrollarse" de cada instancia de clase individuo dentro de la lista "pradera", esto representa que cada quincena los individuo de la pradera se desarrollan. En este contexto, desarrollarse significa realizar las siguientes acciones en orden:

1. Separar las ramas laterales con una probabilidad m_r
 - ◊ Si las ramas eliminadas tienen el tamaño mínimo, se convierten en un nuevo individuo.
2. Calcular el número de fitómeros nuevos que nacerán en cada rama (n) y la longitud de su internodo (l).
3. Agregar el número de fitómeros n a las ramas del individuo
 - ◊ Con una probabilidad de éxito n_r agregar una nueva rama lateral.
4. Envejecer a los fitómeros de la rama un plastocrono por cada vez que se agregue un fitómero
 - ◊ Eliminar al último fitómero con una probabilidad (m_p) calculada en función de su edad.

Al final de cada paso de tiempo de la simulación se seleccionan 20 individuos del pradera para guardar sus datos. Esto es para simular el proceso de muestreo real. La información que se guarda de los individuos seleccionados es: longitud de cada internodo, número de internodos y número de ramas laterales. Esta base de datos es la salida de una simulación.

Este modelo incluye métodos en los que se generan números pseudoaleatorios. Para que los resultados del modelo sean replicables se puede especificar un valor semilla para el generado de números aleatorios de Python. El valor semilla se especifica al inicio del programa, y es el mismo que se usa para el módulo *numpy.random* y para el módulo *random*. El Algoritmo 1 muestra el pseudocódigo del proceso de una simulación del modelo.

2.2. Validación con datos del año 2000

Para que este sea un modelo útil tiene que generar patrones similares a lo observado en la realidad. En esta sección se describe como se verificó si el modelo puede predecir el crecimiento que se observa en los pastos reales.

Se hicieron simulaciones usando como datos de entrada la serie de tiempo de condiciones ambientales observadas durante el año 2000 (datos de 24 quincenas), una

Algoritmo 1: Pasos de simulación

```

Entrada: Pradera, Variables ambientales
Salida: Base de datos
1 Importar datos de entrada;
2 Crear mapas de condiciones temporales;
3 for  $t=0$  to length Variables ambientales do
4   for Individuo  $\in$  Pradera do
5     for Rama  $\in$  Individuo do
6       if Rama lateral debe perderse then
7         Eliminar rama lateral;
8       end
9       if Rama activa then
10        Obtener condiciones ambientales locales;
11        Calcular tasas de crecimiento;
12        for  $i=0$  to  $n$  do
13          if Rama debe ramificarse then
14            Agregar rama lateral;
15          end
16          Agregar un fitómero nuevo a rama;
17          Envejecer fitómeros de rama;
18          if Fitómero viejo then
19            Eliminar fitómero;
20          end
21        end
22      end
23    end
24  end
25  Tomar muestra y guardar en Base de datos
26 end

```

pradera inicial compuesta por 10 individuos iguales en tamaño a los rizomas observados en el muestreo de 4 de enero del 2000 y un mundo que representa el área de estudio. Se usaron los datos del año 2000 porque en este año la base de datos del crecimiento está casi completa, esto es necesario para poder comparar cada quincena los datos simulados y observados.

La serie de tiempo mencionada tenía algunos datos faltantes de la temperatura del agua. Estos datos se reconstruyeron interpolando linealmente el dato ausente con las dos observaciones más cercanas.

Para representar el área de estudio (ver Figura 2) se definió un "mundo" con las siguientes características. Se definió una matriz de 50×50 celdas. Las celdas representan cuadros con un tamaño de 4 m por lado, es decir, un área de 16 m^2 . El

área total simulada es un cuadro de 200 m por lado, es decir, un área de 0.04 km². La batimetría del área se aproximó como un canal de sección transversal parabólica con profundidad máxima de -4 m. Los individuos iniciales se crearon con coordenadas aleatorias cerca del extremo del "agua".

Los resultados de las simulaciones se compararon con los datos observados en ese mismo tiempo de la base de datos. A continuación se describe la forma en que se hizo esta comparación.

2.2.1. Comparación de longitud promedio de rizoma

La longitud del rizoma de un individuo es la suma de la longitud de los internodos que componen el tallo terminal. Si los individuos simulados en el modelo están expuestos a la mismas condiciones que los individuos reales deberían tener un tamaño similar. Esto se comprobó con una prueba Bayesiana análoga al ANOVA, descrita por Rouder *et al.* (2012), de la siguiente forma. La prueba calcula el factor de Bayes, que indica cuanto favorece la evidencia de los datos a un modelo que contempla el efecto de uno o más factores ($\mathcal{M}_1$) ante uno que no considera estos efectos ($\mathcal{M}_0$).

Sea y un vector de N observaciones de una variable en sobre la que se prueba el efecto de p niveles de al menos un factor, es decir el modelo $\mathcal{M}_1$:

$$y = \mu 1 + \sigma x \theta + \epsilon, \quad (22)$$

donde μ es una media global, 1 es un vector de unos de longitud N , θ es un vector columna de longitud p con el efecto de los niveles, ϵ un vector de longitud N con el error de las observaciones y x es una matriz $N \times p$ que indica si una observación tiene el efecto de un nivel de un factor o no (1 o 0, respectivamente).

El modelo nulo, $\mathcal{M}_0$, no incluye el efecto de los factores, y es:

$$y = \mu 1 + \epsilon. \quad (23)$$

De cada modelo se puede calcular la verosimilitud marginal como la integral de la verosimilitud de los datos con respecto a la distribución conjunta de los parámetros

del modelo. La prueba análoga al ANOVA consiste en estimar la verosimilitud marginal de las observaciones bajo uno y otro modelo, y contrastarlas con el Factor de Bayes. El factor de Bayes entre dos modelos se expresa como:

$$B_{01} = \frac{p(\text{Datos}|\mathcal{M}_1)}{p(\text{Datos}|\mathcal{M}_0)}. \quad (24)$$

Con el Factor de Bayes se determinó si el efecto de uno o más factores es significativo, es decir, si en promedio hay diferencias entre los datos al separarse según los niveles de los factores. Esta prueba se aplicó a los datos de longitud de rizomas, probando el efecto de los factores fijos fecha y tipo de datos (observados o simulados). La prueba se hizo en R con la función *anovaBF* del paquete *BayesFactor* (Morey y Rouder, 2018).

Otra forma con la que se examinaron las diferencias entre los individuos observados y simulados fue con el coeficiente de concordancia de Lin, ρ_c , (Lin, 1989). El índice mide qué tanto se aleja la concordancia de las observaciones de una línea identidad (45° con origen en 0). Este índice puede tomar valores de $-1 \leq \rho_c \leq 1$, donde un $\rho_c = 1$ indica una concordancia perfecta y $\rho_c = -1$ una discordancia perfecta. Adicionalmente se puede estimar el sesgo de la diferencia entre los métodos con el desplazamiento. El desplazamiento se puede reportar en cuanto a la ubicación $location(\hat{u})$, y a la forma $shape(\hat{v})$.

De la muestra de individuos simulados y observados, se calculó la longitud promedio de los rizomas por fecha. Se calculó el ρ_c entre el promedio de longitud de los individuos observados vs. simulados en una misma fecha. El índice ρ_c se calculó usando la función *CCC* del paquete de R *DescTools* (Signorell, 2019).

Capítulo 3. Resultados

3.1. Construcción del modelo

3.1.1. Submodelos

Los resultados de la parametrización de los submodelos descritos en la sección Estructura de submodelos se describen a continuación.

3.1.1.1. Número de fitómeros nuevos(n)

De la base de datos se obtuvieron 443 observaciones del número de fitómeros nuevos. Estos datos corresponden a observaciones entre julio de 1999 y diciembre del 2000 y fueron usados para ajustar los parámetros del modelo esquematizado en la Figura 7.

El número de fitómeros nuevos tuvo un mínimo de 1 y un máximo de 5 fitómeros por quincena. La distribución del total de datos presentó una media de 2.15 fitómeros nuevos por quincena y una desviación estándar de 0.92 fitómeros por quincena (Figura 11 A). A través del tiempo, esta variable parece comportarse de forma similar, como se ilustra en la Figura 11 B. Esto se comprobó ajustando el parámetro del modelo jerárquico resumido en la Figura 7. El modelo usado en JAGS se presenta en el Anexo. Este modelo se muestreó durante 50000 repeticiones para obtener una convergencia satisfactoria.

Inicialmente se intentó ajusta el parámetro λ como la suma de un polinomio incluyendo a una o más variables independientes, en estas versiones los parámetros de la regresión no fueron significativamente diferentes de cero, con excepción del intercepto. Esto significa que la distribución del número de fitómeros tiene una forma constante o su variación se debe a otro proceso no estudiado aquí. El parámetro λ ajustado en el muestreo de Gibbs presentó una distribución con una media de 2.15 fitómeros y una desviación estándar de 0.07 fitómeros. Por lo tanto, el número de fitómeros nuevos por rama por quincena es una variable cuyas observaciones provienen de la distribución:

$$n_i \sim \text{Poisson}(\lambda = 2.15) \quad (25)$$

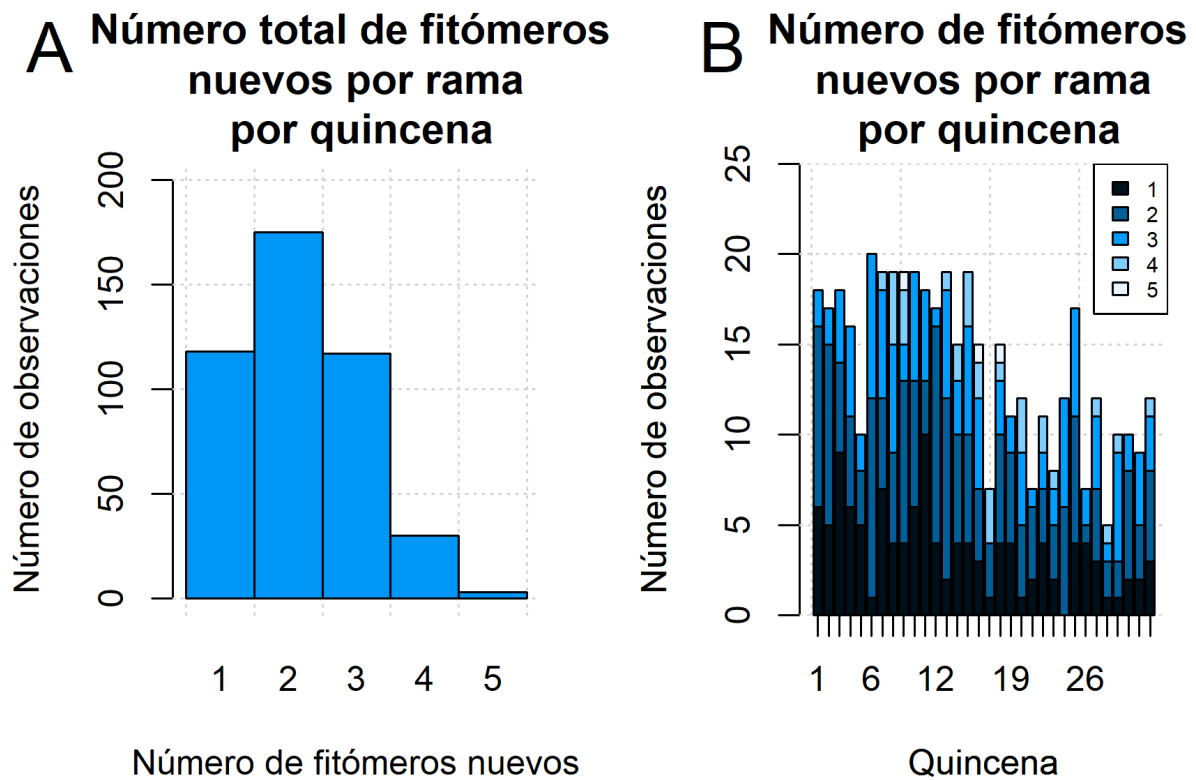


Figura 11. (A) Histograma de los datos del número de fitómeros nuevos por rama observados en total. (B) Número de fitómeros nuevos por rama observados por quincena, la primera quincena corresponde al 30 de julio de 1999.

En el modelo, al momento de simular el nacimiento de nuevos fitómeros, se genera un número aleatorio proveniente de esta distribución.

3.1.1.2. Longitud de internodos nuevos (I)

De la base de datos disponible se obtuvieron 950 observaciones de la variable longitud de internodos nuevos. La distribución de los datos de esta variable se ilustra en la Figura 12 A. El promedio de longitud observado es de 13.7 mm, con una desviación estándar de 6.32 mm.

Como se puede ver en la Figura 12 B, la variable longitud de internodos nuevos parece tener una variación temporal significativa. Esta variación parece estar asociada a algunas variables ambientales. El muestreo del submodelo que se describe en la Figura 8 indicó que las observaciones de la variable longitud de internodos nuevos está en función de un conjunto de variables independientes. El modelo en JAGS usado para el ajuste mencionado se anota en el Anexo. El muestreo de los parámetros con este modelo se hizo durante 70000 repeticiones.

El submodelo incluye un conjunto de una o más variables independientes. En la Tabla 2 se muestran el valor del criterio de información de la devianza (DIC) de las versiones válidas (cuyos parámetros son significativamente diferentes de cero). Las variables independientes estudiadas fueron temperatura del agua (x), anomalía de temperatura (v), irradiancia (u) y horas de exposición al aire (w). Por los resultados obtenidos, el mejor modelo es aquel con menor DIC, en este caso el que se resume en la última fila de la tabla.

Tabla 2. Comparación de DIC de versiones de modelo de longitud de internodos nuevos

Variables independientes incluidas	DIC
x	6056
x, x^2	5999
x, x^2, v	5981
x, x^2, v, v^2	5978
x, x^2, v, v^2, u	5973
x, x^2, v^2, u, w	5942

Por lo tanto, la longitud de un fitómero nuevo es una variable con una distribución:

$$l_i \sim \text{Gamma}\left(\frac{\mu_i^2}{\sigma_i^2}, \frac{\mu_i}{\sigma_i^2}\right), \quad (26)$$

donde

$$\mu_i = 0.45x_i + -0.1x_i^2 - 0.73v_i^2 + 0.15u_i - 0.13w_i, \quad (27)$$

$$\sigma_i = 6.24 - 0.79v_i^2. \quad (28)$$

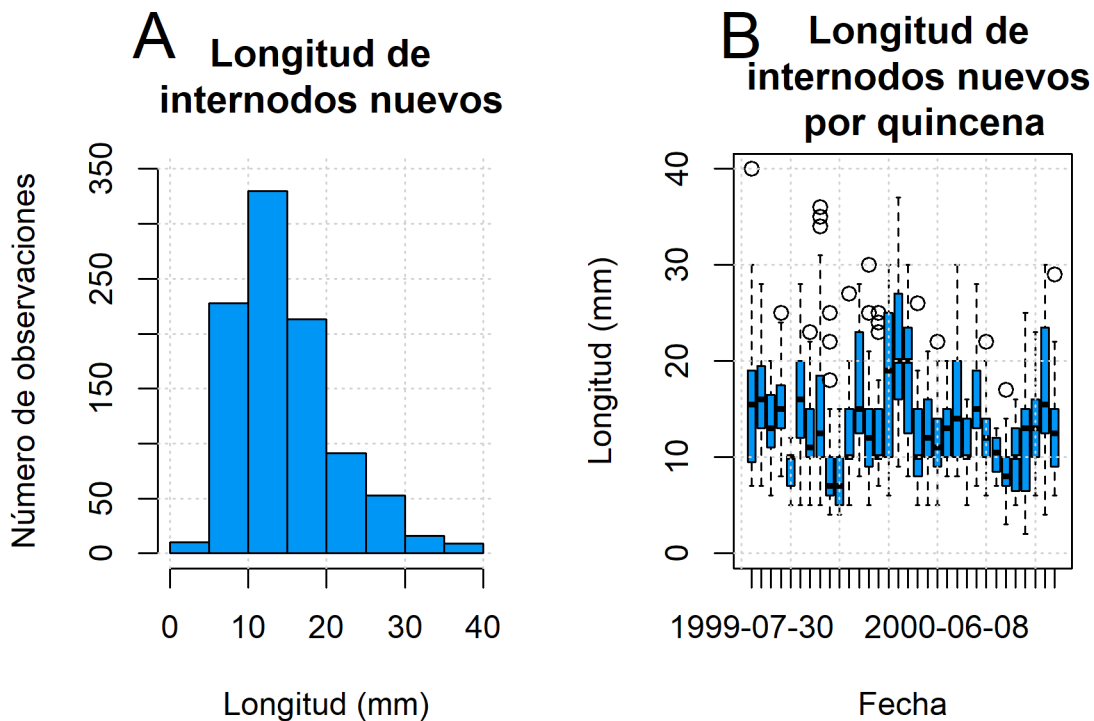


Figura 12. (A) Histograma del conjunto de datos de la variable longitud de internodos nuevos. (B) Gráfica de dispersión de las observaciones de longitud de internodos nuevos por fecha de muestreo

3.1.1.3. Mortalidad de fitómeros por envejecimiento (m_f)

De la base de datos se obtuvo la edad de los fitómeros observados como su posición en el tallo. De esta forma se logró determinar la edad de 7586 fitómeros. La edad máxima determinada fue de 37 plastocronos. El número de fitómeros totales observados por edad se muestra en la Figura 13.

Asumiendo que la distribución de edad no cambia en el tiempo, se calculó la fre-

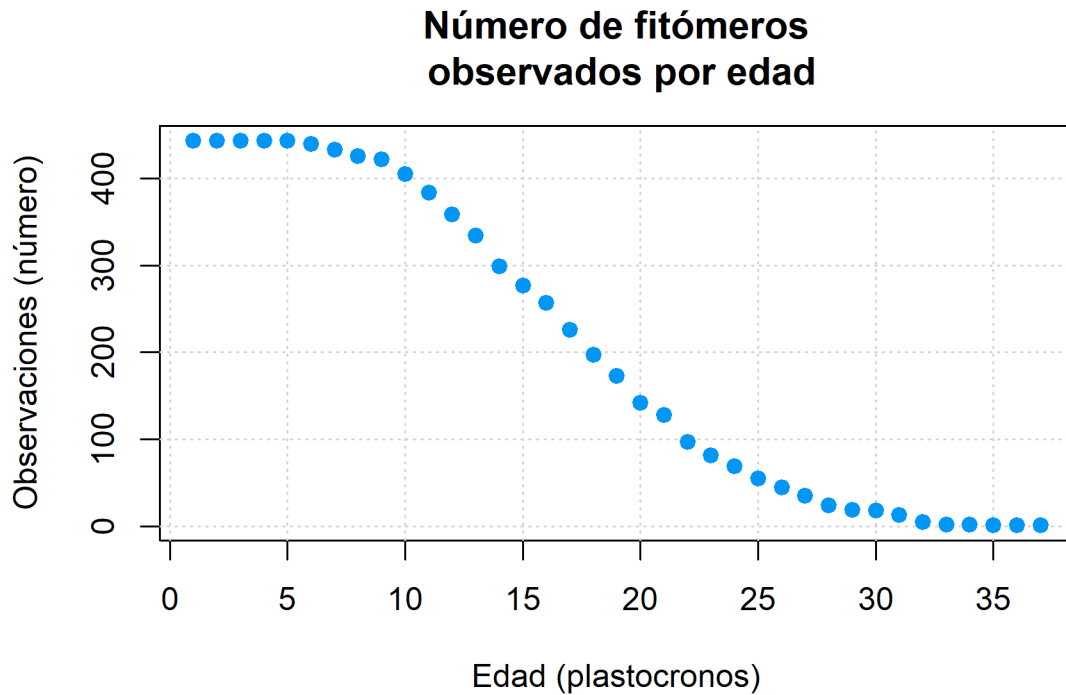


Figura 13. Número total de fitómeros por edad observados, considerando la edad igual a la posición del fitómero.

cuencia con la que el número inicial de fitómeros, es decir con 1 plastocrono de edad, logran sobrevivir a la edad p . Con esta información se calculó la frecuencia ($\sim$ probabilidad) con la que los fitómeros no lograron llegar a la edad p . Estos datos se usaron para ajustar los parámetros del modelo ilustrado en la Figura 9. El modelo en JAGS usado para el ajuste mencionado se presenta en el Anexo .2. El muestreo de los parámetros con este modelo se hizo durante 10000 repeticiones para obtener una convergencia satisfactoria.

El resultado del muestreo del resulta en una distribución de los parámetros β_0 , β_p y σ con desviación pequeña (0.03, 0.001 y 0.01, respectivamente). Por lo que en el modelo se incluyeron como constantes. Esto hace que la probabilidad de morir de un fitómero a edad p sea:

$$m_f = -0.12 + 0.036p, \quad (29)$$

donde m_f es la probabilidad de muerte por edad de un fitómero con p plastocronos. En la Figura 14 se muestran los datos y la recta ajustada.

Este modelo puede predecir mortalidades menores a cero o mayores a 1, esto no

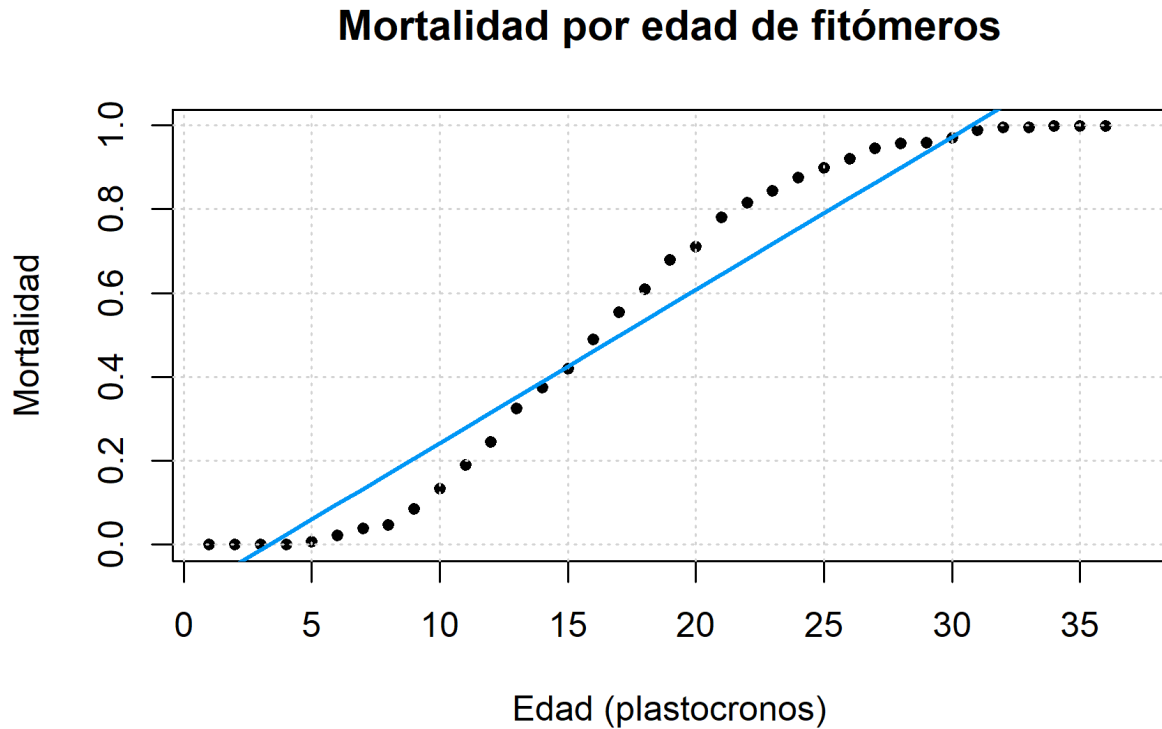


Figura 14. Recta ajustada a los datos observados de mortalidad por edad de fitómeros(puntos negros)y la recta ajustada (línea azul).

debe ser posible. Por esto en el modelo "global" se define que el valor de esta variable puede ser mínimo cero y máximo igual a uno.

3.1.1.4. Probabilidad de ramificación y pérdida de ramas (m_r y n_r)

Los datos usados para aproximar estas variables latentes fueron el número final de ramas final e inicial de cada individuo observado. De la base de datos se obtuvieron 442 observaciones de estas variables. El número de final de ramas dependerá del número inicial de ramas, por lo que para mostrar la variación de estos datos se calculó la diferencia en número de ramas por rama inicial, es decir:

$$\Delta r = \frac{r_{inicial} - r_{final}}{r_{inicial}}. \quad (30)$$

En la Figura 15 A se muestra la distribución de la variable que se obtiene con la ecuación (30). La ramificación no tiene un patrón estacional claro a lo largo de las

observaciones (Figura 15 B).

Usando el modelo descrito en la Figura 10 se crearon las variables latentes de ramas perdidas y ramas agregadas. Estas variables latentes se usan para ajustar otra variable que representa la probabilidad de ramificación y pérdida de ramas. El muestreo de las variables y parámetros de este modelo se realizó durante 70000 repeticiones. El modelo en JAGS se anota en el Anexo.

La distribución del parámetro probabilidad de ramificación (n_r) presentó una media de 0.33, con una desviación estándar de 0.03 y un intervalo de credibilidad del 95 % de [0.27,0.39]. En el caso de la probabilidad de pérdida de ramas m_r la distribución tiene una media de 0.13, una desviación estándar de 0.09, con un intervalo de credibilidad del 95 % de [0, 0.31]. Ya que la probabilidades ajustadas se definieron como provenientes de una distribución beta de acuerdo al desarrollo de Kruschke (2011) se calculó el valor de los parámetros a y b con la media (μ) y desviación estándar (σ) de la distribución:

$$a = \mu \left(\frac{\mu(1-\mu)}{\sigma^2} - 1 \right), \quad (31)$$

$$b = (1-\mu) \left(\frac{\mu(1-\mu)}{\sigma^2} - 1 \right). \quad (32)$$

Por lo tanto, la probabilidad de ramificación y pérdida de ramas provienen, respectivamente, de las distribuciones:

$$n_r \sim \text{Beta}(65.05, 127.9),$$

$$m_r \sim \text{Beta}(1.67, 10.34).$$

3.2. Validación

3.2.1. Comparación con datos observados en el año 2000

Se hicieron 10 simulaciones con los datos de las condiciones observadas en el año 2000, en cada simulación se cambió el valor semilla de los generadores de números aleatorios. En la Tabla 3 se muestra el resultado de la prueba análoga al ANOVA. El resultado de esta prueba se expresa como el factor de Bayes, que es la probabilidad de que ocurra un evento dividido entre la probabilidad de que no ocurra el evento. En

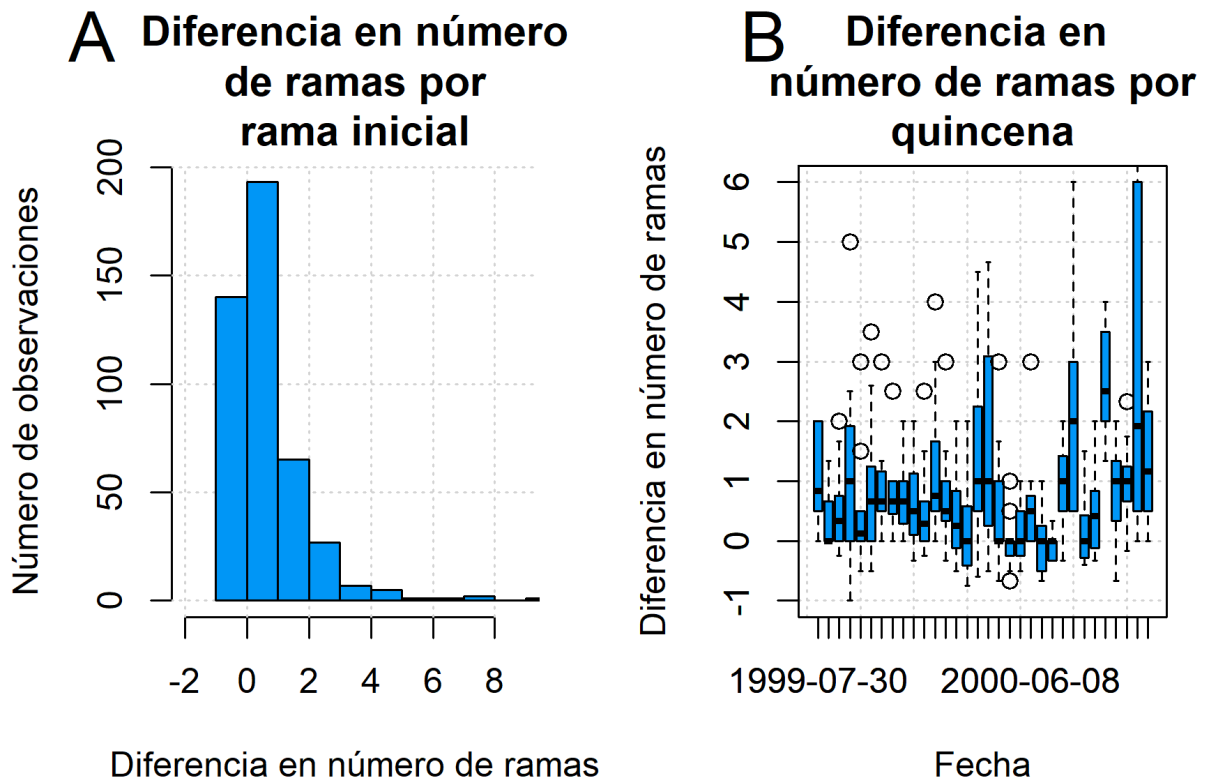


Figura 15. (A) Histograma del total de la datos observados de la variable diferencia en número de ramas. (B) Diferencia en número de ramas observado por quincena

este caso, el evento es la probabilidad de que un factor sea significativo. La columnas de la tabla 3 reportan el Factor de Bayes de un modelo con el efecto de uno o ambos factores (fecha y tipo) contra un modelo con solo el intercepto (modelo nulo). Cada fila de la tabla corresponde a una simulación hecha con cierto valor semilla para los generadores de números aleatorios.

En la Tabla 4 se anota el coeficiente de concordancia ρ_c , su intervalo de confianza 95 % Inferior y Superior, el desplazamiento en la ubicación $location(\hat{u})$ y a la forma $shape(\hat{v})$ obtenidos del cálculo del coeficiente de concordancia de Lin. En la Figura 16 se muestra la variación temporal de la longitud de los rizomas observados de una de las simulaciones hechas.

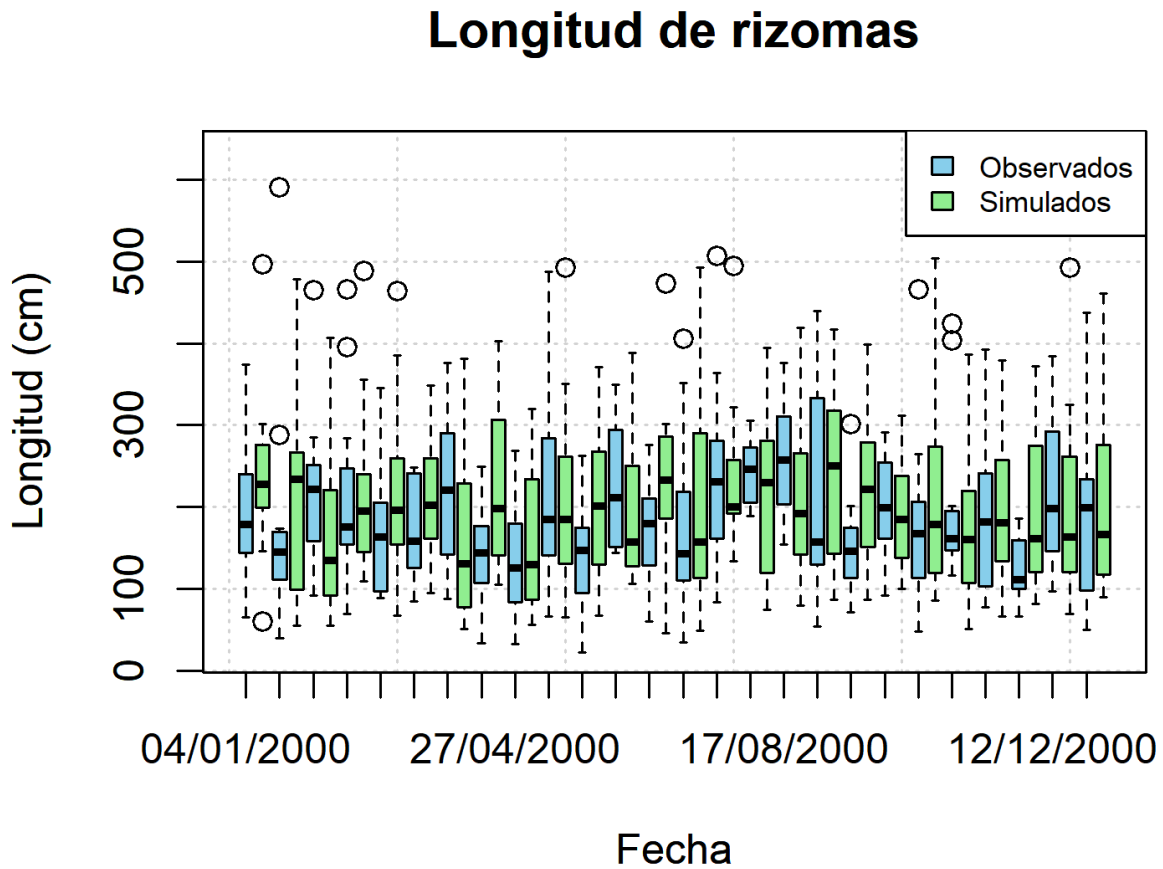


Figura 16. Tamaño de rizomas por fecha de colecta observados y simulados (usando el valor semilla 26)

Tabla 3. Factor de Bayes de la comparación de un modelo con uno o más factores contra un modelo nulo

Valor semilla	Fecha	Tipo	Tipo+Fecha	Tipo+Fecha+Tipo×Fecha
26	0.011	0.160	0.002	0.000
30	0.004	0.290	0.002	>0.0001
45	0.065	0.110	0.006	0.001
3	0.340	0.170	0.080	0.001
14	0.011	0.241	0.004	0.000
33	0.194	0.277	0.070	0.001
88	0.006	0.465	0.004	0.003
100	0.030	0.129	0.005	0.001
18	0.115	0.171	0.029	0.000
28	0.085	0.208	0.024	0.001
Promedio	0.086	0.222	0.023	0.001
Desv. Est	0.108	0.104	0.029	0.001

Tabla 4. Resultados del cálculo del coeficiente de concordancia de Lin

Valor semilla	ρ_c	ρ_c inf.	ρ_c sup	$\hat{v}$	$\hat{u}$	Promedio diferencia
26	0.090	-0.230	0.400	0.650	0.450	-12.880
30	0.040	-0.250	0.330	0.580	0.580	-15.910
45	0.080	-0.270	0.430	0.680	-0.050	1.620
3	0.220	-0.120	0.521	0.753	0.450	-14.070
14	0.099	-0.218	0.398	0.635	0.529	-14.944
33	0.217	-0.120	0.509	0.744	0.510	-15.605
88	-0.062	-0.374	0.263	0.745	0.573	-17.531
100	0.059	-0.294	0.397	0.780	0.390	-12.216
18	0.287	-0.048	0.563	0.708	0.462	-13.785
28	0.090	-0.249	0.410	0.712	0.451	-13.480
Promedio	0.112	-0.217	0.422	0.699	0.435	-12.880
Desv. Est	0.102	0.096	0.090	0.062	0.180	5.331

Capítulo 4. Discusión

4.1. Parametrización de submodelos

4.1.1. Número de fitómeros nuevos

Los resultados indican que el nacimiento de nuevos fitómeros se puede describir como un proceso constante. En estudios previos se ha encontrado que el tiempo de plastocrono es variable y está asociado a la temperatura (Erickson y Michelini, 1957; Lamoreaux *et al.*, 1978; Duarte *et al.*, 2005; Solana-Arellano *et al.*, 2009). Esta discrepancia puede deberse a que en este trabajo se trató el número de hojas nuevas como una variable discreta, mientras que en estudios previos como Solana-Arellano *et al.* (2009) se estudió el proceso de forma continua midiendo el crecimiento de las hojas. Ya que en el modelo se asume que los internodos no cambian su longitud, se tiene que simular el proceso adición de nuevos fitómeros de forma discreta con una longitud de internodo fija.

En la revisión de Duarte (1991a) se reporta un promedio de esta variable aproximadamente igual a 1 fitómero nuevo por quincena (13.2 días por plastocrono), mientras que Greve *et al.* (2005) reporta un promedio de 10.7 días por plastocrono. En este estudio se encontró un promedio de 2 fitómeros nuevos por quincena, decir, ~ 7 días por plastocrono. Esto se puede deber a que el promedio que reporta Duarte (1991a) y Greve *et al.* (2005) fue calculado con datos de otras poblaciones de *Z. marina* y es conocido que muchas características de los pastos marinos son dependientes del sitio.

4.1.2. Longitud de internodos nuevos

La parametrización del modelo que se ilustra en la Figura 8 muestra que la temperatura del agua, la anomalía de temperatura, la irradiancia y el número de horas de exposición al aire están aparentemente relacionadas con la elongación de los internodos de *Z. marina*. Esa combinación de variables parece razonable por el fundamento teórico que se menciona en la Sección Factores que afectan el crecimiento de pastos marinos. En la ecuación (27) la relación entre temperatura y longitud de internodos forma una parábola invertida, es decir, hay una temperatura óptima para el crecimiento, y un aumento o decremento en la temperatura causaría una reducción del

crecimiento, como se reporta en estudios experimentales (Biebl y McRoy, 1971; Lee *et al.*, 2007; Collier *et al.*, 2017). En el caso de la anomalía de temperatura, esta tiene un comportamiento similar a la parábola invertida de la temperatura, con el máximo en cero, esto significa que anomalías positivas o negativas en la temperatura del agua tienen un efecto negativo en el crecimiento; este comportamiento también fue observado mediante experimentos por Kim *et al.* (2019). En la ecuación la irradiancia tiene un efecto positivo en el crecimiento, esto es congruente con la teoría pues la luz es un recurso necesario para la fotosíntesis y el crecimiento (Dennison y Alberte, 1982; Olesen y Sand-jensen, 1993; Lee *et al.*, 2007). Sin embargo, la necesidad de luz tiene un punto de saturación en el que un aumento en la cantidad de luz no hay un mayor crecimiento (Mazzella y Alberte, 1986; Olesen y Sand-jensen, 1993), esto no se refleja en la ecuación. Cuando la temperatura del agua aumenta se reduce la capacidad fotosintética de las plantas y aumenta la necesidad de luz (Middelboe y Markager, 1997), por lo que quizá en los datos estudiados no se alcanzó la saturación. La regresión podría mejorarse usando datos del crecimiento en condiciones controladas.

4.1.3. Probabilidad de ramificación y pérdida de ramas

El HDI de 95 % del parámetro de probabilidad de ramificación n_r es corto [0.27 a 0.39], en relación al de la probabilidad de pérdida de ramas m_r [0 a 0.31]. Este resultado indica que el nacimiento de nuevas ramas es constante, mientras que la pérdida de las ramas es variable.

En otros sistemas ramificados (como árboles o ríos) la ramificación aumenta con el tamaño del sistema, sin embargo Marbà y Duarte (1998) reportan que esto no ocurre en pastos marinos, lo cual es consistente con los resultados del presente estudio. La diferencia en número de ramas no se encontró asociada a ninguna variable estudiada, incluyendo el número de internodos del rizoma. Esto también puede ser evidencia de que la ramificación es constante.

Marbà y Duarte (1998) reportan que en promedio 5.2 % de los internodos observados tienen una rama lateral. Duarte (1991a) reporta un número promedio de ramas presentes por internodo igual a 0.38. La probabilidad de ramificación encontrada en este estudio es $n_r \sim 0.3$; si la probabilidad de ramificación se expresara como pro-

porción de internodos con ramas laterales (igual a 30 %), habría una disparidad entre las tres mediciones. Esto puede deberse a una diferencia real en los parámetros demográficos de cada población de *Z. marina*. Sería necesario una medición directa para efectivamente demostrar que la probabilidad de ramificación calculada es verdadera. Sin embargo creo que hay otra fuente de discrepancia: la pérdida de ramas. Duarte (1991a) y Marbà y Duarte (1998) miden el porcentaje de internodos con ramas, pero esto no necesariamente indica la tasa de ramificación, ya que las ramas se pueden perder.

La pérdida de ramas podría deberse al efecto de corrientes marinas u otros factores. Por lo que la pérdida de ramas sería un proceso con un patrón de variación propio de cada zona. Esto también puede explicar el alto HDI del parámetro probabilidad de pérdida de ramas en este estudio. La probabilidad de pérdida ramas reportada aquí se estimó indirectamente; para demostrar la veracidad de este submodelo sería necesario contrastar este valor con una medición real. Desafortunadamente no se encontró un estudio previo que estudiara esto, de hecho, Marbà y Duarte (1998) menciona que no hay una estimación de este parámetro. Por esto en estudios posteriores sería apropiado diseñar experimentos para medir la pérdida de ramas en un sistema real. Dicha información es importante ya que el reclutamiento tanto por vía asexual como sexual se ven influenciados por la separación de ramas y su dispersión (Furman *et al.*, 2015).

4.1.4. Mortalidad de fitómeros por envejecimiento

La estimación de la mortalidad se hizo asumiendo que la estructura demográfica observada en los muestreos es constante y representativa, por lo que se combinaron los datos de todos los muestreos. Como discuten Uzeta *et al.* (2008), una muestra es determinada por historia demográfica de la población, por lo que es razonable conjuntar los datos para el ajuste de este submodelo.

Este submodelo predice una longevidad máxima de fitómeros aproximadamente igual a 30 plastocrones. Esto significaría que el número de fitómeros máximo que puede tener un tallo también sería cercano a 30. Brun *et al.* (2007) reporta para *Z. noltii* un rango de fitómeros por tallo de 7 a 29. Esta similitud podría indicar que el límite calculado aquí es realista.

Una consecuencia de la muerte de fitómeros por edad sería el recambio de sus fitómeros. Cuando una rama simulada llega a tener cerca de 30 fitómeros, con cada nuevo fitómero que nazca muy probablemente morirán el último fitómero. Esto causaría que la rama entre a una fase de recambio de fitómeros constante. Una implicación de esto es que la señal del efecto de las condiciones ambientales en la longitud de un tallo se mantendría dentro de 30 plastocrones. Si hubiera una temporada desfavorable para el crecimiento, los fitómeros que nacieran en esta temporada tendrían una longitud de internodo corta, pero estos fitómeros morirían en 30 plastocrones, y la señal de este evento se perdería. Hämmerli y Reusch (2003) observan que en un área con disturbios frecuentes por bajas temperaturas hay un menor tamaño de individuos en relación a un área con menos perturbaciones, esto podría interpretarse con que la señal de las perturbaciones se genera constantemente y se mantiene el menor tamaño. También, Qiu *et al.* (2017) reportan que una pradera de *Halophila ovalis* se regresó a su cobertura normal después de casi desaparecer en aproximadamente dos años. Este proceso podría estar asociado a la plasticidad morfológica que se ha descrito en estudios previos (Reynolds *et al.*, 2016).

4.2. Validación del modelo

Este modelo funciona usando generadores de números aleatorios, por lo que cada simulación dará un resultado diferente. Por esto se contrastaron los datos observados con los simulados en 10 simulaciones diferentes. Los resultados de las comparaciones entre los datos observados y simulados son muy similares. Esto se puede notar en la baja desviación estándar de las variables reportadas en la Tablas 3 y 4. Las simulaciones hechas con el modelo tienen un comportamiento similar al hacerse en las mismas condiciones.

La comparación de los datos observados y simulados usando la prueba análoga al ANOVA muestran que el tamaño de rizoma de los pastos simulados y observados no son diferentes. De acuerdo a la escala de Jeffrey descrita en Wasserman (2000), un factor de Bayes $\frac{1}{10} < B_{\mathcal{M}_{ij}} < \frac{1}{3}$ indica una evidencia moderada de la veracidad del modelo j ante el modelo i , y un factor de Bayes $B_{\mathcal{M}_{ij}} < \frac{1}{10}$ indica una evidencia fuerte de la veracidad del modelo j ante el modelo i . En las simulaciones hay una evidencia moderada de la veracidad del modelo nulo ante el modelo con el efecto del factor

Tipo (Observados o simulados). Los resultados indican que la probabilidad de que la longitud de los pastos simulados sea igual a los pastos observados cada quincena es en promedio 43 veces la probabilidad que sean diferentes. Los resultados de la Tabla 4 indican que este modelo tiene un sesgo negativo en el tamaño de los rizomas simulados. La diferencia en el promedio de los rizomas es en promedio negativa, lo que indica que en promedio los rizomas que se simulan son más pequeños que los verdaderos. Esta diferencia, aunque es aparentemente pequeña, se repite en las diferentes simulaciones. Si no existiera este sesgo, en promedio la diferencia sería negativa y positiva en una proporción similar. También el desplazamiento de la comparación muestra que hay un sesgo moderado en la predicción en $\hat{u}$ y en $\hat{v}$.

El índice de concordancia de Lin, ρ_c , es bajo, esto puede atribuirse al efecto de algunos puntos con un muy mal ajuste. La Figura 17 muestra la concordancia de cuatro simulaciones por fecha. Se puede notar que en general los puntos tienden a acumularse cerca de la recta identidad, con algunos puntos que se desvían fuertemente.

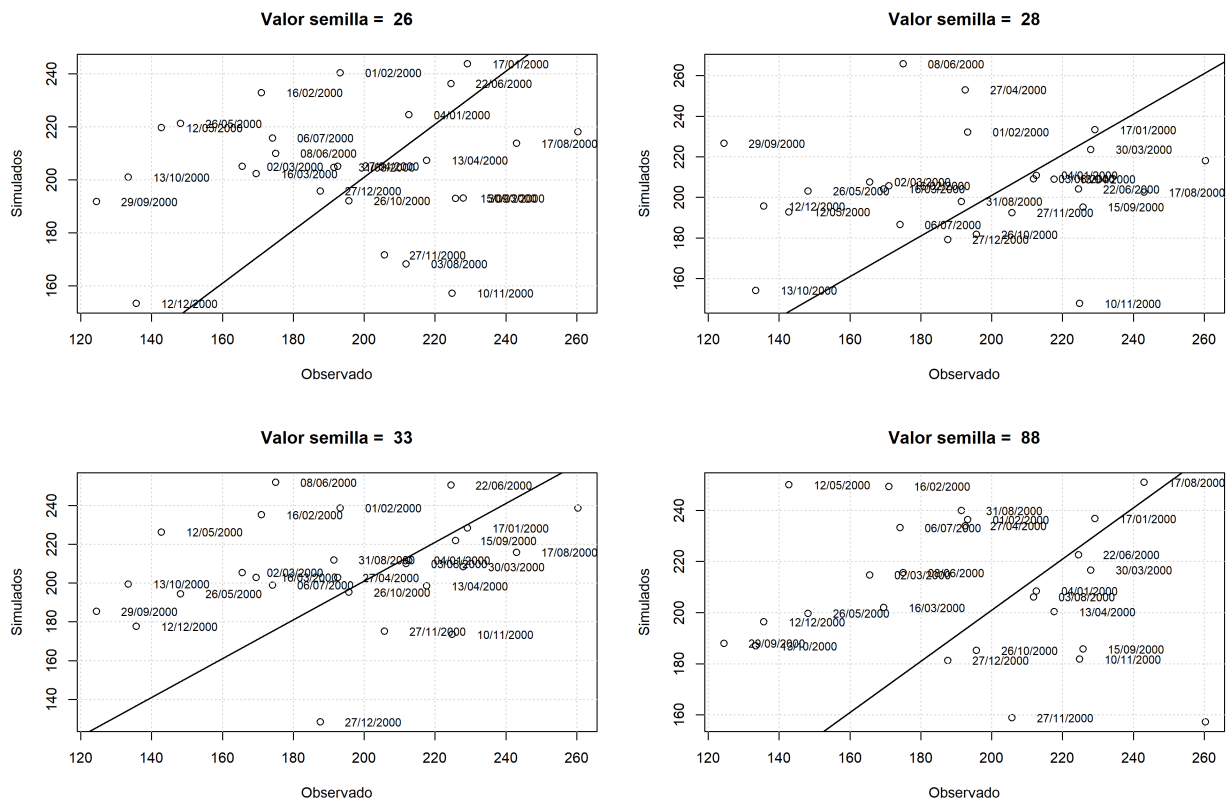


Figura 17. Comparación de valores observados y simulados de cuatro simulaciones diferentes

De cuatro simulaciones se extrajo la fecha en que la diferencia entre los datos

observados y simulados era $-30 > \Delta_{Obs\ Sim}$ o $30 < \Delta_{Obs\ Sim}$. La intersección de los conjuntos mencionados indica que las fechas cuyos datos simulados consistentemente discrepan de lo observado están en los meses de enero a febrero y en mayo a junio del año 2000. Si no se consideran estas fechas, el valor del índice de concordancia de Lin aumenta notablemente a $\rho_c \sim 0.5$. Creo que el efecto descrito puede significar que otro proceso no incluido en el modelo afectó a la pradera del Estero de Punta Banda, causando que el crecimiento de los pastos disminuyera.

En general el modelo sobreestima ligeramente la longitud de los rizomas, esto puede deberse a que en el sistema real ocurren otros procesos que limitan el crecimiento de los pastos y no se consideran en este modelo por ejemplo, herbivoría. Sin embargo, se puede considerar que lo predicho por el modelo es satisfactoriamente similar a lo observado. Por lo tanto, en relación al tamaño de los rizomas, este modelo es útil para simular el crecimiento de los pastos marinos en función de las variables ambientales consideradas en el modelo.

4.3. Observaciones sobre el crecimiento de la pradera simulada

El modelo propuesto es espacialmente explícito, por lo que puede usarse para estudiar patrones demográficos y espaciales del crecimiento de *Z. marina*. Sin embargo, este tipo de procesos no se validó o estudió por la falta de datos observados para realizar esta comparación. En estudios posteriores se podría explorar si este modelo es útil para el estudio del crecimiento poblacional o espacial de *Z. marina*.

A continuación se discute por qué razones se considera necesario validar el modelo en cuanto a patrones de crecimiento espacial o demográfico antes de usarlo para estudiar estos procesos. Las simulaciones reportadas en la Sección Validación se realizan con 10 individuos fundadores, y terminan con tamaños en el rango de 1381 a 2037 individuos. Este crecimiento exponencial se debe a la falta de limitantes del crecimiento de la población. No se diseñó el modelo con un límite en el número de individuos o ramas que pueden coexistir en una celda del "mundo". El único factor que limita el crecimiento en el modelo es el paso a la tierra: cuando el número de horas de exposición al aire por quincena es igual o mayores a 60 no hay crecimiento de las ramas. Además del paso a la tierra, deben existir recursos o condiciones que limiten la densi-

dad de individuos en un área. Sin embargo, no se cuenta con observaciones del área de estudio que permitan modelar esto. En versiones subsecuentes del modelo, esta es una característica que se puede mejorar.

Este modelo no contempla la reproducción sexual, que se ha encontrado que contribuye a la formación de nuevos parches (Olesen y Sand-jensen, 1994b). Este tipo de reproducción no se contempla en la versión actual del modelo ya que se conoce que el principal mecanismo de propagación de los pastos marinos es por la vía asexual o vegetativa (Tomlinson, 1974; Marbà y Duarte, 1998). Esta es también otra fuente de incertidumbre en el crecimiento de los pastos simulados. Sin embargo, la reproducción asexual podría ser incluida en el modelo como otro proceso.

4.4. Conceptos de diseño del modelo

Grimm y Railsback (2004) enumeran algunos conceptos de los sistemas ecológicos que se pueden modelar en un ABM. Siguiendo la lista mencionada, en esta sección se discuten las siguientes implicaciones ecológicas del modelo propuesto.

4.4.1. Emergencia de patrones

La emergencia se refiere a una propiedad a nivel de sistema que surge del comportamiento y las interacciones de las partes del sistema. Las propiedades emergentes son más que la suma de las partes del sistema, y no se pueden predecir fácilmente (Grimm y Railsback, 2004). La longitud de las ramas de este modelo es una propiedad que emerge de la longitud de los internodos que las componen. Esta longitud se ve afectada por los procesos a nivel de fitómeros (su nacimiento, elongación y muerte). El que el modelo pueda simular el tamaño de los rizomas muestra que el modelo está capturando con suficiente realismo el desarrollo de los fitómeros.

La estructura de edad de la pradera simulada es una propiedad que emerge de los patrones de ramificación, crecimiento de ramas y pérdida de ramas. De la misma forma lo sería el patrón de crecimiento espacial, ya que dependería del crecimiento de la ramas y de los patrones geométricos de ramificación.

4.4.2. Procesos estocásticos

Las tasas de crecimiento (número de fitómeros nuevos, longitud de internodos nuevos, y otras) se simulan de forma estocástica, generando números aleatorios provenientes una distribución. Es importante simular estos procesos de forma estocástica ya que el modelo busca no suponer homogeneidad en los individuos, sino que esta variación sea representativa de lo observado.

4.5. Potencial de uso del modelo en estudios posteriores

La forma en que programaron los individuos de este modelo muestra un gran potencial para estudiar procesos no incluidos en este escrito. Algunos procesos en los que se podría usar incluyen las siguientes propuestas.

Estudios sobre secuestro de carbono. En la versión presentada aquí, cuando un fitómeros, rama o individuo "muere" desaparece, en el sistema real la materia que compone al individuo se integra al suelo. Se podría simular biomasa como otra propiedad de los individuos, que al morir se integrarían al reservorio de carbono del estero. Esto se haría integrando estudios sobre crecimiento de hojas como el desarrollado por Salazar-Barrios (2015).

Permanencia de genotipos. La capacidad de este modelo de mantener la identidad de cada individuo permite que otra propiedad útil sea el genotipo. Esto permitiría estudiar la permanencia de un genotipo en una población.

Capítulo 5. Conclusiones

El crecimiento de las ramas de *Z. marina* está en parte asociado a la temperatura del agua, irradiancia, horas de exposición al aire y anomalía de temperatura del agua.

La ramificación de *Z. marina* estimada de forma indirecta parece ser un proceso con un tasa constante, mientras que la pérdida de ramas es variable.

El modelo propuesto se basa en definir a los individuos de *Z. marina* con un arreglo jerárquico de subunidades y simular procesos en cada escala.

El modelo propuesto simula satisfactoriamente el crecimiento quincenal de ramas de *Z. marina*. Esto muestra que el tamaño de una rama es una propiedad que emerge de la dinámica del sistema a nivel fitómeros.

El modelo propuesto muestra potencial para simular procesos de crecimiento espacial o demográfico que pueden explorarse en estudios posteriores.

Literatura citada

- Acosta-Ruiz, M. d. J. y Álvarez-Borrego, S. (1974). Distribución superficial de algunos parametros hidrológicos físicos y químicos, en el Estero de Punta Banda, B. C., en Otoño e Invierno. *Ciencias Marinas*, **1**(1): 16–45.
- Arber, A. (1920). *Water plants: a study of aquatic angiosperms..* Cambridge University Press. pp. 133–134.
- Backman, T. W. y Barilotti, D. C. (1976). Irradiance reduction: Effects on standing crops of the eelgrass *Zostera marina* in a coastal lagoon. *Marine Biology*, **34**(1): 33–40.
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., y Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, **81**(2): 169–193.
- Barthélémy, D. y Caraglio, Y. (2007). Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*, **99**(3): 375–407.
- Begon, M., Harper, J., y Townsend, C. (1987). ¿ Qué es un individuo ? Organismos unitarios y modulares . En: *Ecología : individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega, capítulo 4, pp. 125–127.
- Bentler, P. M. (1980). Multivariate Analysis With Latent Variables : Causal Modeling. *Annual review of psychology*, **31**: 419–456.
- Berliner, L. M. (1996). Hierarchical Bayesian time series models. En: *Proceedings of the Fifteenth International Workshop on Maximum Entropy and Bayesian Methods*. pp. 1–7.
- Biebl, R. y McRoy, C. P. (1971). Plasmatic resistance and rate of respiration and photosynthesis of *Zostera marina* at different salinities and temperatures. *Marine Biology*, **8**: 48–56.
- Bollen, K. A. (1989). *Structural Equations with Latent Variables*. John Wiley & Sons, Inc.
- Bolstad, W. M. y Curran, J. M. (2017). *Introduction To Bayesian Statistics*. John Wiley & Sons, Inc, tercera edición. p. 298.
- Botkin, D. B., Janak, J. F., y Wallis, J. R. (1972). Some Ecological Consequences of a Computer Model of Forest Growth. *Journal of Ecology*, **60**(3): 849–872.
- Brun, F. G., Pérez-Pastor, A., Hernández, I., Vergara, J. J., y Pérez-Lloréns, L. j. (2006a). Shoot organization in the seagrass *zostera noltii* : implications for space occupation and plant architecture. *Helgoland marine research*, **60**: 59–69.
- Brun, F. G., Vergara, J. J., Peralta, G., García-Sánchez, M. P., Hernández, I., y Pérez-Lloréns, J. L. (2006b). Clonal building, simple growth rules and phylloclimate as key steps to develop functional-structural seagrass models. *Marine Ecology Progress Series*, **323**: 133–148.
- Brun, F. G., Cummaudo, F., Olivé, I., Vergara, J. J., y Pérez-Lloréns, J. L. (2007). Clonal extent , apical dominance and networking features in the phalanx angiosperm *Zostera noltii* Hornem . *Marine Biology*, **151**: 1917–1927.

- Buis, R. (1993). Growth activity and structure at various organization levels in plants. *Acta Biotheoretica*, **41**(3): 231–247.
- Bulthuis, D. A. (1987). Effects of temperature on photosynthesis and growth of seagrasses. *Aquatic Botany*, **27**(1): 27–40.
- Cabello-pasini, A., Muñiz-salazar, R., y Ward, D. H. (2003). Annual variations of biomass and photosynthesis in *Zostera marina* at its southern end of distribution in the North Pacific. *Aquatic Botany*, **76**: 31–47.
- Cambridge, M. L., Chiffings, A. W., Brittan, C., Moore, L., y McComb, A. J. (1986). The loss of seagrass in Cockburn Sound, Western Australia. II. Possible causes of seagrass decline. *Aquatic Botany*, **24**(3): 269–285.
- Casella, G. y George, E. I. (1992). Explaining the Gibbs Sampler. *The American Statistician*, **46**(3): 167–174.
- Collier, C. J., Lavery, P. S., Masini, R. J., y Ralph, P. J. (2007). Morphological , growth and meadow characteristics of the seagrass *Posidonia sinuosa* along a depth- related gradient of light availability. *Marine Ecology Progress Series*, **337**: 103–115.
- Collier, C. J., Ow, Y. X., Langlois, L., Uthicke, S., Johansson, C. L., O'Brien, K. R., Hrebien, V., y Adams, M. P. (2017). Optimum Temperatures for Net Primary Productivity of Three Tropical Seagrass Species. *Frontiers in Plant Science*, **8**: 1–14.
- Costanza, R., Arge, R., Groot, R. D., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., Neill, R. V. O., Paruelo, J., Raskin, R. G., y Sutton, P. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**: 253–260.
- De Cock, A. W. A. M. (1980). Flowering, pollination and fruiting in *Zostera marina* L. *Aquatic Botany*, **9**(C): 201–220.
- Dean, T. A., Haldorson, L., Laur, D. R., Jewett, S. C., y Blanchard, A. (2000). The distribution of nearshore fishes in kelp and eelgrass communities in Prince William Sound , Alaska : associations with vegetation and physical habitat characteristics. *Environmental biology of Fishes*, **57**: 271–287.
- Delgado González, O., Lizárraga Arciniega, R., Martínez Díaz De León, A. Galindo Bect, L., Fermán Almada, J. L., Sánchez Arcilla, A., Mosso, C., Pérez Higuera, R., y Cruz Varela, A. (2005). 2005 Cambios en la posición de la línea de playa de la boca del Estero de Punta Banda , Baja California , durante 1972 – 2003. *Ciencias Marinas*, **31**(4): 707 – 717.
- Den Hartog, C. y Kuo, J. (2007). Taxonomy and Biogeography of Seagrasses. En: A. Larkum, R. J. Orth, y C. Duarte (eds.), *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer, capítulo 1, pp. 1–23.
- Dennison, W. C. (1987). Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquatic Botany*, **27**(1): 15–26.
- Dennison, W. C. y Alberte, R. S. (1982). Photosynthetic Responses of *Zostera marina* L. (Eelgrass) to in situ Manipulations of Light Intensity. *Oecologia*, **55**: 137–144.
- Dennison, W. C. y Alberte, R. S. (1985). Role of daily light period in the depth distribution of *Zostera marina* (eelgrass). *Marine Ecology Progress Series*, **25**: 51–61.

- Denwood, M. J. (2016). runjags: An R Package Providing Interface Utilities, Model Templates, Parallel Computing Methods and Additional Distributions for MCMC Models in JAGS. *Journal of Statistical Software*, **71**(9): 1–25.
- Deussen, O. y Lintermann, B. (2005). Procedural Modeling. Programming of Plants. En: *Digital Design of Nature: Computer Generated Plants and Organics*. Springer, pp. 43–61.
- Duarte, C. M. (1990). Seagrass nutrient content. *Marine Ecology Progress Series*, **67**: 201–207.
- Duarte, C. M. (1991a). Allometric scaling of seagrass form and productivity. *Marine Ecology Progress Series*, **77**: 289–300.
- Duarte, C. M. (1991b). Seagrass depth limits. *Aquatic Botany*, **40**: 363–377.
- Duarte, C. M. (2002). The future of seagrass meadows. *Environmental Conservation*, **29**(2): 192–206.
- Duarte, C. M. y Chiscano, C. L. (1999). Seagrass biomass and production : a reassessment. *Aquatic Botany*, **65**: 159–174.
- Duarte, C. M., Marbà, N., Agawin, N., Cebrián, J., Enríquez, S., Fortes, M. D., Gallegos, M. E., Merino, M., Olesen, B., Sand-Jensen, K., Uri, J., y Vermaat, J. (1994). Reconstruction of seagrass dynamics age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Marine Ecology Progress Series*, **107**(1): 195–209.
- Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Krause-Jensen, D., y Olesen, B. (2005). Dynamics of Seagrass Stability and Change. En: A. Larkum, R. Orth J., y C. M. Duarte (eds.), *Seagrass Biology*. Springer, capítulo 11, pp. 271–294.
- Duarte, C. M., Marbà, N., Gacia, E., Fourqurean, J. W., Beggins, J., Barrón, C., y Apostolaki, E. T. (2010). Seagrass community metabolism: Assessing the carbon sink capacity of seagrass meadows. *Global Biogeochemical Cycles*, **24**(4): 1–9.
- Duarte, C. M. y Kaj, S. (1990). Seagrass colonization : biomass development and shoot demography in *Cymodocea nodosa* patches. *Marine Ecology Progress Series*, **67**: 97–103.
- Duffy, J. E. (2006). Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, **311**: 233–250.
- Echavarria-Heras, H., Lee, K. S., Solana-Arellano, E., y Franco-Vizcaíno, E. (2011). Formal analysis and evaluation of allometric methods for estimating above-ground biomass of eelgrass. *Annals of Applied Biology*, **159**(3): 503–515.
- Echavarría-Heras, H., Solana-Arellano, E., Leal-Ramírez, C., y Castillo, O. (2013). Using allometric procedures to substantiate the plastochrone method for eelgrass leaf growth assessments. *Theoretical Biology and Medical Modelling*, **10**(1): 1–15.
- Erickson, R. O. y Michelini, F. J. (1957). The Plastochron Index. *American Journal of Botany*, **44**(4): 297–305.
- Evans, A. S., Webb, K. L., y Penhale, P. A. (1986). Photosynthetic temperature acclimation in two coexisting seagrasses, *Zostera marina* L. and *Ruppia maritima* L. *Aquatic Botany*, **24**: 185–197.

- Evans, S. M., Vergés, A., y Poore, A. G. B. (2017). Genotypic Diversity and Short-term Response to Shading Stress in a Threatened Seagrass: Does Low Diversity Mean Low Resilience? *Frontiers in Plant Science*, **8**(August): 1–11.
- Fourqurean, J. W., Duarte, C. M., Kennedy, H., Marbà, N., Holmer, M., Mateo, M. A., Apostolaki, E. T., Kendrick, G. A., Krause-Jensen, D., McGlathery, K. J., y Serrano, O. (2012). Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature Geoscience*, **5**(7): 505–509.
- Franssen, S. U., Gu, J., Bergmann, N., Winters, G., Klostermeier, U. C., y Rosenstiel, P. (2011). Transcriptomic resilience to global warming in the seagrass *Zostera marina*, a marine foundation species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**(48).
- Frederiksen, M., Krause-jensen, D., Holmerb, M., y Laursen, J. S. (2004). Long-term changes in area distribution of eelgrass (*Zostera marina*) in Danish coastal waters. *Aquatic Botany*, **78**: 167–181.
- Furman, B. T., Jackson, L. J., Bricker, E., y Peterson, B. J. (2015). Sexual recruitment in *Zostera marina* : A patch to landscape-scale investigation. *Limnology and Oceanography*, **60**: 584–599.
- Furman, B. T., Jackson, L. J., y Peterson, B. J. (2017). Edaphic resource foraging by *Zostera marina* (Linnaeus) patches. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **486**: 214–221.
- Gelman, A. y Rubin, D. B. (1992). Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science*, **7**(4): 457–511.
- Geman, S. y Geman, D. (1987). Stochastic relaxation, Gibbs distributions, and the Bayesian restoration of images. En: M. A. Fischler y O. Firschein (eds.), *Readings in Computer Vision. Issues, Problem, Principles, and Paradigms*. SRI International, capítulo 5, pp. 564–584.
- Gibson, D. J. (2009). *Grasses and grassland ecology*. Oxford University Press.
- Goodman, J. L., Moore, K. A., y Dennison, W. C. (1995). Photosynthetic responses of eelgrass (*Zostera marina* L.) to light and sediment sulfide in a shallow barrier island lagoon. *Aquatic Botany*, **50**(1): 37–47.
- Green, E. P. y Short, F. T. (2003). *World Atlas of Seagrasses*. University of California Press.
- Greve, T. M., Krause-jensen, D., Rasmussen, M. B., y Christensen, P. B. (2005). Means of rapid eelgrass (*Zostera marina* L .) recolonisation in former dieback areas. *Aquatic Botany*, **82**: 143–156.
- Grimm, V. y Railsback, S. F. (2004). *Individual-based Modeling and Ecology*. Princeton University Press.
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W. M., Railsback, S. F., Thulke, H.-H., Weiner, J., Wiegand, T., y DeAngelis, D. L. (2005). Pattern-Oriented Modeling of Agent Based Complex Systems: Lessons from Ecology. *American Association for the Advancement of Science*, **310**(5750): 987–991.

- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S. K., Huse, G., Huth, A., Jepsen, J. U., Jørgensen, C., Mooij, W. M., Müller, B., Pe'er, G., Piou, C., Railsback, S. F., Robbins, A. M., Robbins, M. M., Rossmanith, E., Rüger, N., Strand, E., Souissi, S., Stillman, R. A., Vabø, R., Visser, U., y DeAngelis, D. L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, **198**: 115–126.
- Hämmerli, A. y Reusch, T. B. (2003). Inbreeding depression influences genet size distribution in a marine angiosperm. *Molecular Ecology*, **12**(3): 619–629.
- Harper, J. L. y White, J. (1974). The demography of plants. *Annual review of ecology and systematics*, **5**: 419–463.
- Hartog, C. D. (1970). *The seagrasses of the world*. North Holland Publishing Co. p. 17.
- Heck Jr, K. L., Hays, G., y Orth, R. J. (2003). Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series*, **253**: 123–136.
- Hemminga, M. A. (1998). The root/rhizome system of seagrasses: an asset and a burden. *Journal of Sea Research*, **39**(3-4): 183–196.
- Hendriks, I. E., Olsen, Y. S., y Duarte, C. M. (2017). Light availability and temperature, not increased CO₂, will structure future meadows of *Posidonia oceanica*. *Aquatic Botany*, **139**: 32–36.
- Huber, H., Lukács, S., y Watson, M. A. (1999). Spatial Structure of Stoloniferous Herbs : An Interplay between Structural Blue-Print , Ontogeny and Phenotypic Plasticity. *Plant Ecology*, **141**: 107–115.
- Huston, M., DeAngelis, D., y Post, W. (1988). New Models Unify Computer be explained by interactions among individual organisms. *BioScience*, **38**(10): 682–691.
- Ibarra-Obando, S. E. (1985). *Introducción al método de marcado para medir la producción en pastos marinos..* Editorial UABC.
- Iizumi, H., Hattori, A., y McRoy, C. P. (1980). Nitrate and nitrite in interstitial waters of eelgrass beds in relation to the rhizosphere. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **47**(2): 191–201.
- Jensen, D. K. y Carstensen, J. (2018). Light requirements of marine rooted macrophytes. Reporte técnico, The Danish Environmental Protection Agency.
- Johnson, J. B. y Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**(2): 101–108.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., y Shachak, M. (1994). Organisms as Ecosystem Engineers
Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**: 373–386.
- Kendrick, G. A., Duarte, C. M., y Marbà, N. (2005). Clonality in seagrasses, emergent properties and seagrass landscapes. *Marine Ecology Progress Series*, **290**: 291–296.
- Kendrick, G. A., Waycott, M., Carruthers, T. J. B., Cambridge, M. L., Hovey, R., Krauss, S. L., Lavery, P. S., Les, D. H., Lowe, R. J., Mascaró, O., Ooi, J. L. S., Orth, R. J., Rivers, D. O., Ruiz-montoya, L., Sinclair, E. A., Statton, J., Dijk, J. K. V., y Verduin, J. J. (2012). The Central Role of Dispersal in the Maintenance and Persistence of Seagrass Populations. *BioScience*, **62**(1): 56–65.

- Kennedy, H., Beggins, J., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Holmer, M., Marbá, N., y Middelburg, J. J. (2010). Seagrass sediments as a global carbon sink: Isotopic constraints. *Global Biogeochemical Cycles*, **24**(4): 1–8.
- Kentula, M. E. y McIntire, C. D. (1986). The Autecology and Production Dynamics of Eelgrass (*Zostera marina* L.) in Netarts Bay, Oregon. *Estuaries*, **9**(3): 188–199.
- Kenworthy, W. J., Zieman, J. C., y Thayer, G. W. (1982). Evidence for the influence of seagrasses on the benthic nitrogen cycle in a coastal plain estuary near Beaufort, North Carolina (USA). *Oecologia*, **54**(2): 152–158.
- Kim, M., Qin, L.-z., Kim, S. H., Song, H.-j., Kim, Y. K., y Lee, K.-s. (2019). Influence of Water Temperature Anomalies on the Growth of *Zostera marina* Plants Held Under High and Low Irradiance Levels. *Estuaries and Coasts*, **Climate Ch**: 1–14.
- Kirkman, H. (1996). Baseline and Monitoring Methods for Seagrass Meadows. *Journal of Environmental Management*, **47**: 191–201.
- Koch, E. W. (2001). Beyond Light: Physical, Geological, and Geochemical Parameters as Possible Submersed Aquatic Vegetation Habitat Requirements. *Estuaries*, **24**(1): 1.
- Kruschke, J. K. (2011). *Doing Bayesian Data Analysis*. Academic Press, 2a. ed. Londres.
- Kuo, J., Cambridge, M. L., y Kirkman, H. (2018). Anatomy and Structure of Australian Seagrasses. En: A. W. Larkum, G. A. Kendrick, y P. J. Ralph (eds.), *Seagrasses of Australia: Structure, ecology and conservation*. Springer, pp. 93–125.
- Kuusemäe, K., von Thenen, M., Lange, T., Rasmussen, E. K., Pothoff, M., Sousa, A. I., y Flindt, M. R. (2018). Agent Based Modelling (ABM) of eelgrass (*Zostera marina*) seedbank dynamics in a shallow Danish estuary. *Ecological Modelling*, **371**: 60–75.
- Lamoreaux, R. J., Chaney, W. R., y Brown, K. M. (1978). The Plastochron Index : A Review After Two Decades of Use. *American Journal of Botany*, **65**(5): 586–593.
- Lawton, J. H. y Brown, V. K. (1993). Redundancy in ecosystems. En: E.-D. Schulze y H. A. Mooney (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer, pp. 255–270.
- Lee, K.-s. y Dunton, K. H. (1996). Production and carbon reserve dynamics of the seagrass *Thalassia testudinum* in. *Marine Ecology Progress Series*, **143**: 201–210.
- Lee, K.-s., Park, S. R., y Kim, Y. K. (2007). Effects of irradiance , temperature , and nutrients on growth dynamics of seagrasses : A review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **350**: 144–175.
- Les, D. H., Cleland, M. A., y Waycott, M. (1997). Phylogenetic Studies in Alismatidae , II : Evolution of Marine Angiosperms (Seagrasses) and Hydrophily. *Systematic Botany*, **22**(3): 443–463.
- Lin, L. I.-k. (1989). A Concordance Correlation Coefficient to Evaluate Reproducibility. *Biometrics*, **45**(1): 255–268.
- Link, W. A. y Eaton, M. J. (2012). On thinning of chains in MCMC. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**(1): 112–115.

- Marbà, N. y Duarte, C. M. (1998). Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Marine Ecology Progress Series*, **174**: 269–280.
- Marbà, N., Duarte, C. M., Alexandra, A., y Cabaço, S. (2004). How do seagrasses grow and spread? En: J. Borum, C. M. Duarte, D. Krause-Jensen, y T. M. Greve (eds.), *European seagrasses : an introduction to monitoring and management*. The M&MS projec, capítulo 3, pp. 11–18.
- Marsh, J. A., Dennison, W. C., y Alberte, R. S. (1986). Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **101**: 257–267.
- Mazzella, L. y Alberte, R. S. (1986). Light adaptation and the role of autotrophic epiphytes in primary production of the temperate seagrass, *Zostera marina* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **100**(1-3): 165–180.
- McGlathery, K., Reidenbach, M., D’Odorico, P., Fagherazzi, S., Pace, M., y Porter, J. (2013). Nonlinear dynamics and alternative stable states in shallow coastal systems. *Oceanography*. *Oceanography*, **26**(3): 220–231.
- Middelboe, A. L. y Markager, S. (1997). Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, **37**: 553–568.
- Montes-Hugo, M. A. y Álvarez-Borrego, S. (2005). Empirical relations to estimate underwater PAR attenuation in San Quintín Bay using Secchi depth and horizontal sighting range. *Ciencias Marinas*, **31**(4): 685–695.
- Moore, K. A. y Short, F. T. (2006). *Zostera: Biology, Ecology, and Management*. En: A. Larkum, R. J. Orth, y C. Duarte (eds.), *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer, capítulo 16, pp. 361–386.
- Moore, K. A., Neckles, H. A., y Orth, R. J. (1996). *Zostera marina* (eelgrass) growth and survival along a gradient of nutrients and turbidity in the lower Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, **142**: 247–259.
- Moore, K. J. y Moser, L. E. (1995). Quantifying Developmental Morphology of Perennial Grasses. *Crop Science*, **35**: 37–43.
- Morey, R. D. y Rouder, J. N. (2018). BayesFactor: Computation of Bayes Factors for Common Designs, R Package.
- Neckles, H. A., Kopp, B. S., Peterson, B. J., y Pooler, P. S. (2012). Integrating Scales of Seagrass Monitoring to Meet Conservation Needs. *Estuaries and Coasts*, **35**: 23–46.
- Nelson, C. (2000). Shoot Morphological Plasticity of Grasses: Leaf Growth vs. Tillering. En: Lemaire G, J. Hodgson, A. de Moraes, C. Nabinge, y P. D. F. Carvalho (eds.), *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. CABI Publishing, capítulo 6, pp. 101–126.
- Nielsen, L. B., Finster, K., Welsh, D. T., Donnelly, A., Herbert, R. A., Wit, R. D., Lomstein, B. A., Ambientali, S., Parma, S., Area, P., y Parma, I. (2001). Sulphate reduction and nitrogen fixation rates associated with roots, rhizomes and sediments from *Zostera noltii* and *Spartina maritima* meadows. *Environmental Microbiology*, **3**(1): 63–71.

- Oborny, B. (2004). External and Internal Control in Plant Development development. *Complexity*, **9**(3): 1–12.
- Ohashi-Ito, K., Oda, Y., y Fukuda, H. (2010). Arabidopsis VASCULAR-RELATED NAC-DOMAIN6 Directly Regulates the Genes That Govern Programmed Cell Death and Secondary Wall Formation during Xylem Differentiation . *The Plant Cell*, **22**(10): 3461–3473.
- Olesen, B. y Sand-jensen, K. (1993). Seasonal acclimatization of eelgrass *Zostera marina* growth to light. *Marine Ecology Progress Series*, **94**: 91–99.
- Olesen, B. y Sand-jensen, K. (1994a). Demography of Shallow Eelgrass (*Zostera Marina*) Populations-Shoot Dynamics and Biomass Development. *Journal of Ecology*, **82**: 379–390.
- Olesen, B. y Sand-jensen, K. (1994b). Patch dynamics of eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, **106**: 147–156.
- Orth, R. J. y Moore, K. A. (1986). Seasonal and Year-to Year Variations in the Growth of *Zostera marina* L.(Eelgrass) in the Lower Chesapeake Bay. *Aquatic Botany*, **24**(1284): 335–341.
- Orth, R. J., Carruthers, T. J. B., Dennison, W. C., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., Hughes, A. R., Kendrick, G. A., Kenworthy, W. J., Olyarnik, S., Short, F. T., Waycott, M., y Williams, S. L. (2006). A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. *BioScience*, **56**(12): 987–996.
- Ortiz-Figueroa, M., Ramírez-Mondragón, N. A., Martínez-Osuna, J., Valenzuela-Palacios, E., y Rivera-Lemus, E. (2019). Estaciones Mareográficas y Meteorológicas Costeras, Laboratorio del Nivel del Mar de CICESE. <http://redmar.cicese.mx/>. Accesado: 2019-08-20.
- Pascoe, G. A. (1986). Object-Oriented programming. *BYTE*, **11**(8): 139–144.
- Pedersen, M. F. y Borum, J. (1993). An annual nitrogen budget for a seagrass *Zostera marina* population. *Marine Ecology Progress Series*, **101**: 169–177.
- Pérez-Lloréns, J. L., Vergara, J. J., Olivé, I., Mercado, J. M., Conde-Álvarez, R., Pérez-Ruzafa, Á., y Figueroa, F. L. (2014). Autochthonous Seagrasses. En: S. Goffredo y Z. Dubinsky (eds.), *The Mediterranean Sea: Its History and Present Challenges*. Springer, capítulo 9, pp. 1–678.
- Plummer, M. (2003). JAGS : A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling JAGS : Just Another Gibbs Sampler. En: *Proceedings of the 3rd international workshop on distributed statistical computing (dsc 2003)*, Vienna, Austria.
- Plus, M., Deslous-paoli, J.-m., y Dagault, F. (2003). Seagrass (*Zostera marina* L .) bed recolonisation after anoxia-induced full mortality. *Aquatic Botany*, **77**: 121–134.
- Pritchard, D., De-La-Paz-Vela, R., Cabrera-Muro, H., Farreras-Sanz, S., y Morales, E. (1978). Hidrología física del estero de Punta Banda I: Análisis de datos. *Ciencias Marinas*, **5**(2): 1–23.
- Qiu, G., Short, F. T., Fan, H., y Liu, G. (2017). Temporal variation of intertidal seagrass in southern China (2008–2014). *Ocean Science Journal*, **52**(3): 397–410.

- R Core Team (2017). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Railsback, S. F. (2001). Concepts from complex adaptive systems as a framework for individual-based modelling. *Ecological Modelling*, **139**: 47–62.
- Rencher, A. C. y Schaalje, G. B. (2000). *Linear Models in Statistics*. John Wiley & Sons, Inc, segunda edición. New Jersey.
- Renton, M., Airey, M., Cambridge, M. L., y Kendrick, G. A. (2011). Modelling seagrass growth and development to evaluate transplanting strategies for restoration. *Annals of Botany*, **108**(6): 1213–1223.
- Reusch, T. B., Stam, W. T., y Olsen, J. L. (1998). Size and estimated age of genets in eelgrass, *Zostera marina*, assessed with microsatellite markers. *Marine Biology*, **133**: 519–525.
- Reynolds, L. K., DuBois, K., Abbott, J. M., Williams, S. L., y Stachowicz, J. J. (2016). Response of a habitat-forming marine plant to a simulated warming event is delayed, genotype specific, and varies with phenology. *PLoS ONE*, **11**(6): 1–16.
- Reynolds, R. W., Rayner, N. A., Smith, T. M., Stokes, D. C., y Wang, W. (2002). An Improved In Situ and Satellite SST Analysis for Climate. *Journal of climate*, **15**(13): 1609–1625.
- Robbins, B. D. y Bell, S. S. (1994). Seagrass landscapes: a terrestrial approach to the marine subtidal environment. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**(8): 301–304.
- Rouder, J. N., Morey, R. D., Speckman, P. L., y Province, J. M. (2012). Default Bayes factors for ANOVA designs. *Journal of Mathematical Psychology*, **56**(5): 356–374.
- Ruggiero, M. V., Capone, S., Pirozzi, P., Reusch, T. B. H., y Gabriele, P. (2005). Mating system and clonal architecture : a comparative study in two marine angiosperms. *Evolutionary Ecology*, **19**: 487–499.
- Rumbaugh, J., Blaha, M., William, P., Frederick, E., y Lorensen, W. (1991). *Object-Oriented Modeling And Design*. Prentice-Hall, Inc.
- Salazar-Barrios, A. (2015). *Simulación de la tasa de crecimiento foliar de una pradera de Zostera marina L. en el estero de Punta Banda, Ensenada Baja California, México..* Tesis de doctorado, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada.
- Sherman, C. D. H., Smith, T. M., York, P. H., Jarvis, J. C., Ruiz-Montoya, L., y Kendrick, G. A. (2018). Reproductive, Dispersal and Recruitment Strategies in Australian Seagrasses. En: A. W. Larkum, G. A. Kendrick, y P. J. Ralph (eds.), *Seagrasses of Australia: Structure, ecology and conservation*. Springer, pp. 213–256.
- Short, F. T. y Duarte, C. M. (2001). Methods for the measurement of seagrass growth and production. En: F. T. Short, R. Coles, y C. A. Short (eds.), *Global Seagrass Research Methods*. Elsevier, capítulo 8, p. 482.
- Short, F. T., Polidoro, B., Livingstone, S. R., Carpenter, K. E., Bandeira, S., Bujang, J. S., Calumpong, H. P., Carruthers, T. J., Coles, R. G., Dennison, W. C., Erftemeijer, P. L., Fortes, M. D., Freeman, A. S., Jagtap, T. G., Kamal, A. H. M., Kendrick, G. A., Judson

- Kenworthy, W., La Nafie, Y. A., Nasution, I. M., Orth, R. J., Prathep, A., Sanciangco, J. C., van Tussenbroek, B., Vergara, S. G., Waycott, M., y Zieman, J. C. (2011). Extinction risk assessment of the world's seagrass species. *Biological Conservation*, **144**(7): 1961–1971.
- Signorell, A. (2019). *DescTools: Tools for Descriptive Statistics*. R package version 0.99.28.
- Silvert, W. (1993). Object-oriented ecosystem modelling. *Ecological Modelling*, **68**: 91–118.
- Solana-Arellano, E., Echavarria-Heras, H., Gallegos-Martinez, M., y Flores-Uzeta, O. (2004). The role of biotic and abiotic variables in determining demographic processes in an Eelgrass meadow. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, **103**(1): 12–19.
- Solana-Arellano, E., Echavarría-Heras, H., y Leal-Ramírez, C. (2009). Caracterización del forzamiento ambiental sobre la dinámica del intervalo de plastocrono en *Zostera marina* L. en el estuario de Punta Banda b.c. México: una aproximación de modelado empírico. *Scientia Marina*, **73**(1): 95–103.
- Solana-Arellano, E., Echavarria-Heras, H., y Franco-Vizcaíno, E. (2010). A dynamical model for characterising seasonality effects on eelgrass plastochron intervals. *Annals of Applied Biology*, **157**(1): 99–110.
- Spiegelhalter, D. J., Best, N. G., Carlin, B. P., y Van der Linde, A. (2002). Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society*, **64**(4): 583–639.
- Taiz, L. y Zeiger, E. (2002). *Plant Physiology*. Sinauer Associates, tercera edición. pp. 1–4.
- Thom, R., Southa, S., y Borde, A. (2014). Climate-linked Mechanisms Driving Spatial and Temporal Variation in Eelgrass (*Zostera marina* L.) Growth and Assemblage Structure in Pacific Northwest Estuaries, U.S.A. *Journal of Coastal Research*, **68**: 1–11.
- Thomas, H. (2013). Senescence, ageing and death of the whole plant. *New Phytologist*, **197**: 696–711.
- Thormar, J., Hasler-Sheetal, H., Baden, S., Boström, C., Clausen, K. K., Krause-Jensen, D., Olesen, B., Rasmussen, J. R., Svensson, C. J., y Holmer, M. (2016). Eelgrass (*Zostera marina*) food web structure in different environmental settings. *PLoS ONE*, **11**(1): 1–27.
- Tomlinson, P. B. (1974). Vegetative morphology and meristem dependence the foundation of productivity in seagrasses. *Aquaculture*, **4**: 107–130.
- Trocine, R. P., Rice, J. D., y Wells, G. N. (1982). Photosynthetic Response of Seagrasses to Ultraviolet-A Radiation and the Influence of Visible Light Intensity. *Plant physiology*, **69**: 341–344.
- Turner, S. J. (2007). Growth and productivity of intertidal *Zostera capricorni* in New Zealand estuaries. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **41**(1): 77–90.

- Uzeta, O. F., Arellano, E. S., y Heras, H. E. (2008). Mortality rate estimation for eelgrass *Zostera marina* (Potamogetonaceae) using projections from leslie matrices. *Revista de Biología Tropical*, **56**(3): 1015–1022.
- Vermaat, J. E. (2009). Linking clonal growth patterns and ecophysiology allows the prediction of meadow-scale dynamics of seagrass beds. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **11**(2): 137–155.
- Wasserman, L. (2000). Bayesian Model Selection and Model Averaging. *Journal of Mathematical Psychology*, **44**(1): 92–107.
- Watson, M. A., Geber, M. A., y Jones, C. S. (1995). Ontogenetic contingency and the expression of plant plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**(12): 474–475.
- Waycott, M., Duarte, C. M., Carruthers, T. J. B., Orth, R. J., Dennison, W. C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., Hughes, A. R., Kendrick, G. A., Kenworthy, W. J., Short, F. T., y Williams, S. L. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**(30): 12377–12381.
- Welsh, D. (2000). Nitrogen fixation in seagrass meadows : Regulation , plant $\pm$ bacteria interactions and significance to primary productivity. *Ecology Letters*, **3**(1): 58–71.
- Wetzel, R. L. y Neckles, H. A. (1986). A model of *Zostera marina* L. Photosynthesis and growth: Simulated effects of selected physical-chemical variables and biological interactions. *Aquatic Botany*, **26**(C): 307–323.
- White, J. (1979). The Plant as a Metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**(1): 109–145.
- Wilcox, S. (2012). National solar radiation database 1991-2010 update: User's manual. Reporte técnico, U.S. Department of Energy, Office of Energy Efficiency & Renewable Energy.
- Xu, S., Wang, P., Zhou, Y., Zhang, X., Gu, R., Liu, X., Liu, B., Song, X., Xu, S., y Yue, S. (2018). New insights into different reproductive effort and sexual recruitment contribution between two geographic *Zostera marina* L. Populations in temperate China. *Frontiers in Plant Science*, **9**(15): 1–20.
- Zimmerman, R., Smith, R., y Alberte, R. (1987). Is growth of eelgrass nitrogen limited? A numerical simulation of the effects of light and nitrogen on the growth dynamics of *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, **41**: 167–176.

Anexo

.1. Abreviaturas usadas

Abreviatura	Significado
x	Temperatura del agua
v	Anomalía de la temperatura del agua
u	Irradiancia
w	Horas de exposición al aire
N	Número de fitómeros en un rizoma
n	Número de fitómeros nuevos en un rizoma
l	Longitud de internodos nuevos
Δr	Diferencia en el número de ramas laterales
r_0	Número inicial de ramas laterales
r_1	Número final de ramas laterales
r_a	Número de ramas agregadas
r_m	Número de perdidas
m_p	Mortalidad de fitómeros por edad
HDI	Intervalo de credibilidad Bayesiano al 95 %
$\hat{R}$	Factor de reducción potencial de Gelman-Rubin
ρ_c	Coefficiente de concordancia de Lin

.2. Código en JAGS de modelos jerárquicos usados

A continuación se muestra el código en JAGS usado para ajustar los parámetros de los modelos a través de R. Algunos modelos tienen pasos comentados que indican versiones alternas de un modelo que no fueron seleccionados.

.2.1. Modelo de número de internodos nuevos

```

model {for ( i in 1:n_observaciones{
  n[i]~dpois(lambda[i])
  lambda[i]<- beta0 # modelo con solo intercepto
  #lambda[i]<- beta0 + sum(beta[1:Nx] * zx[i,1:Nx]) # modelo con
  #intercepto y variables independientes
}
zbeta0~dunif( 0 , 10)#priori del intercepto
#for ( j in 1:Nx ) {zbeta[j]~dnorm( 0 , 1/2^2 )} # prioris de pendientes
}
```

.2.2. Modelo de longitud de internodos nuevos

```

model {for ( i in 1:n_observaciones){
    l[i]~dgamma(mu[i]^2 / sigma[i]^2, mu[i] / sigma[i]^2)
    #mu[i]← beta0 #solointercepto
    mu[i]← sum(beta[1:Nx] * zx[i,1:Nx]) #modelo sin intercepto
    #mu[i]← beta0 + sum( beta[1:Nx] * zx[i,1:Nx])
    sigma[i]←alfasig+betasigma*anomal_cuadrada[i]}
alfasig ~dunif(0,20)
betasigma~dnorm( 0 , 1/2^2 )

#zbeta0~dnorm( 0 , 1/2^2 )
for ( j in 1:Nx) {beta[j]~dnorm(0, 1/2^2)}
}

```

.2.3. Modelo de ramificación y pérdida de ramas

```

model {for ( i in 1:n_observaciones){
    nuevas[i]~dbinom(pnace, fitom_nuevos[i]*rinicial[i])
    mueren[i]~dbinom(pmuere, rinicial[i]–1)
    rfinal[i] ~dpois(rinicial[i]+nuevas[i]–mueren[i])}
pnace~dunif(0,1)
pmuere~dunif(0,1)
}

```

.2.4. Modelo de mortalidad por edad

```

model {for ( i in 1:n_observaciones){
    mortalidad[i]~dnorm(media[i],1/sigma**2)
    media[i]←beta0 + (betap * edad[i])}

beta0~dunif(–10,10)
betap~dunif(–10,10)
sigma~dunif(0,10)
}

```


.3. Código completo del modelo

El código completo del modelo y la base datos usada para la validación del modelo pueden obtenerse siguiendo el DOI:

DOI [10.5281/zenodo.3381661](https://doi.org/10.5281/zenodo.3381661)