

**Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas
Facultad de Matemática Física y Computación
Licenciatura en Física**



**CAMPOS DE LUZ Y TASAS DE FOTOSÍNTESIS/RESPIRACIÓN EN PASTOS
MARINOS DE AGUAS COSTERAS TURBIAS (C9)**

Autor: ESAN AYENI HAMER

Tutor: Dr. C CARLOS RODRIGUEZ FADRAGAS

Presentada a la Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas como parte de los
requisitos para optar al Título de

Licenciado en Física

Santa Clara, 2013

Pensamiento.

"The intuitive mind is a sacred gift and the rational mind is a faithful servant. We have created a society that honors the servant and has forgotten the gift."

Albert Einstein.

Dedicatoria

- A mi mama, Cora Ann Trenton Hamer, por su cariño, su amor, su apoyo y sus oraciones durante mi vida entera, tú eres mi inspiración.
- A mi tía Ángela Trenton-Mbonde. Soy muy afortunado de tenerla en mi vida, me ama, me cuida y me trata como uno de sus propios hijos.
- A mis Abuelos Cecil y Paula Trenton, también Wavney Hamer, porque me enseñaron los principios más importantes de mi vida como paciencia, disciplina, respeto y humildad. Sin ustedes no hubiera podido ver este logro.
- A mis hermanos Zachary y Sereste, y primos, Nadia, Zuriel y el resto, todo es posible con sus dedicaciones y lo más importante, la fe en dios.

Agradecimientos

- A toda mi familia por el apoyo, el estímulo y la confianza que me dio durante el tiempo de mis estudios.
- A mi tutor Carlos Rodríguez Fadragas por su consagración y por brindarme sus conocimientos y consejos durante mis estudios.
- A los profesores Dr. Rolando Cárdenas, Dr. Osmel Martín González y a todas las demás personas del Departamento de Física y del Grupo de Ciencias Planetarias, gracias a ustedes por sus apoyo, confianza, amistad, tiempo y paciencia que yo he recibido durante mi cinco años aquí.
- A Janner Rodríguez Pérez por su contribución y sus consejos invaluable.
- A todos mis Amigos y Amigas verdaderos, como, Quincy, Terry, Ian, Ray, Poon, Steve, Bob, Roger, Ryan, Gavin, Eric, Fel, Berts, Rico, Joe, Joelle, Alicia, Jandro, Yoannis, José, Ron, Alto, Duke, Bakes, Noble, Soldier Boy, B.I.G, Justino, Shazaad, Bounce; compartimos y nos ayudamos; siempre están en mi corazón. Les amo a todos ellos y les deseo muchos éxitos y prosperidad en sus vidas.
- Al MES de Cuba por brindarme la posibilidad de formarme como profesional, así como a la Facultad MFC que me acogió cordialmente.
- Al Señor Monte de la biblioteca, mi amigo que me ayudó con todo en la facultad.

ABSTRACT

Using the spectrum of Photosynthetic Usable Radiation (400-700nm) a study on light fields was conducted on marine angiosperms, the study analyzed behavioral patterns of radiation as it penetrated the water column as well as ascending radiation from the bottom due to reflection. In this study an extensive analysis was carried on water of optical type (C9) which is known as turbid costal water, mainly found on the coast of South America. Part of the study included an analysis of the spectral irradiance at different depths and wavelengths applying a model generalized to the Lambert-Beer law with the introduction of a classical variable which considers the shade provide by the canopy, also the determination of photosynthetic rates for *Thalassia testudinum*. The Photosynthetic Usable Radiation, and the daily respiratory rates were calculated and the results interestingly demonstrates a linear regression in all three factors mentioned which indicates that due to attenuation by both the water column and the canopy most of the ecological activity would be dominant in the upper layers of the canopy.

Keywords: Sea grass, Photosynthetic Usable Radiation, photosynthesis rates

RESUMEN

Utilizando el espectro de la Luz Fotosintéticamente Utilizable (PUR) (400nm-700nm) un estudio de los campos de luz sobre angiospermas marinas fue realizado. El comportamiento de la radiación fue analizado, cómo penetra la columna de agua y también la radiación ascendente del fondo debido a la reflexión. En este proyecto se analiza el agua del tipo óptico C9 la cual tiene características de muy alta turbidez y muy común como aguas costeras en Sud América. El análisis de la irradiancia espectral en profundidades diferentes y longitudes de ondas diferentes se realizó aplicando un modelo generalizado de la ley de Lambert-Beer con la introducción de una variable clásica que toma en cuenta la sombra canopial. La tasa de fotosíntesis para la *Thalassia testudinum* fue también determinada en el estudio. La radiación fotosintéticamente utilizable (PUR) y los ritmos diarios de respiración fueron calculados y los resultados demuestran significativamente una regresión lineal en todos los tres factores mencionados lo cual indica que debido a la atenuación, tanto por la columna de agua como por la canopia, la mayor parte de la actividad ecológica sería dominante en las capas superiores de la canopia.

Palabras clave: Radiación útil fotosintética, angiospermas marinos, Luz Fotosintéticamente Utilizable (PUR)

INDICE

INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO 1: REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	5
1.1. Definición de pastos marinos.....	5
1.1.1. Origen de las angiospermas marinas	5
1.1.2. Formas, biología y dinámica de las angiospermas marinas	6
1.2. Requerimientos de las angiospermas marinas	7
1.3. Importancia de los pastos marinos	8
1.4. Causas de la declinación de los pastos marinos.....	10
1.5. Causas Naturales.....	11
1.5.1. Causas de origen antrópico.....	11
1.5.2. Fotosíntesis	12
1.6. Ley de Lambert-Beer	14
1.7. La transferencia de radiación y la interceptión de luz.....	16
1.8. Irradiancia en la superficie	17
CAPÍTULO: MATERIALES Y MÉTODOS	19
2.1. Arquitecturas y orientación de las hojas.....	19
2.2. Absorbancia y coeficientes de absorción y reflexión de las hojas.	20
2.3 Recorrido óptico de flujos de Luz en la columna de agua.....	21
2.3.1. Irradiancia del flujo descendente.....	23
2.3.2. Flujo de irradiancias en el fondo	25
2.3.3. Irradiancia del flujo ascendente	25
2.4. Fotosíntesis en el dosel de los pastos marinos	26
2.4.1 Utilidad de la luz en la fotosíntesis PUR (Z).....	26
2.4.2 Tasas diarias de fotosíntesis.....	27
2.4.3 Procedimiento para Conversión de Unidades de Rendimiento Cuántico.....	28
2.5 La respiración del Dosel.....	29
CAPÍTULO 3: RESULTADOS y DISCUSIÓN	30
3.1. Irradiancia en la superficie del agua costera turbia (C9).....	30
3.2 Calculo del PURz para diferentes profundidades en Agua Costera Turbia.	34
3.3 Cálculo del porciento de luz utilizado en Fotosíntesis del total que llega a la superficie	36
3.4 Cálculo de las tasas de Fotosíntesis medias para <i>Thalassia testudinum</i>	37
La respiración del Dosel	38

DISCUSION.....	39
CONCLUSIONES.....	41
RECOMENDACIONES.....	42
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	43
ANEXOS.....	45

INTRODUCCIÓN

La biodiversidad marina en la Guyana está fuertemente influenciada por los aportes amazónicos, los cuales constituyen un factor estructural de los ecosistemas estuarianos, costeros y de plataforma continental. Además, debido a las cambiantes condiciones meteorológicas y oceanográficas, la variabilidad estacional e inter-anual puede jugar un rol importante en la estabilidad o la modificación de los parámetros medio-ambientales que afectarían la biodiversidad ecológica, poblacional y genética de los ecosistemas locales (Artigas et al. 2003). Los pastos marinos representan uno de los elementos más importantes en los ecosistemas costeros y son fuentes de producción primaria en aguas poco profundas (Hemminga y Duarte 2000). Las aguas costeras de Guyana debido a las cantidades de nutrientes, contaminantes y partículas en suspensión aportadas por el Amazonas son turbias (Tipo C9) según la clasificación de Niels Jerlov. Esto influye en la baja existencia de pastos marinos en toda la costa de Guyana. El estudio de la distribución de la luz solar en la columna de agua permite entender lo más exacto posible el proceso de atenuación de la luz en su recorrido hacia el fondo marino.

Las aguas Tipos C9 son las aguas costeras más turbias, poseen altas concentraciones de sustancias que limitan el recorrido de la luz. Para calcular importantes propiedades del ecosistema y fundamentalmente la productividad primaria se ha de profundizar el estudio de los mecanismos de obtención de luz por las angiospermas. A diferencia de otros organismos acuáticos que necesitan del 0.1- 1 % de la luz que llega a la superficie [$E_d(0)$], los pastos marinos utilizan entre el rango 10-37% de [$E_d(0)$](Zimmerman).

Estos requisitos mínimos de energía elevados están relacionados a una ineficiente concentración del carbono en los mecanismos de fotosíntesis.

El recorrido de la luz hacia los doseles de los pastos marinos es afectado por una atenuación de energía según la ley de Lambert-Beer. . O sea, no toda la luz que penetra la columna de agua se utiliza para la realización de fotosíntesis, parte de la luz se dispersa o se pierde por otros mecanismos. La luz que puede ser utilizada en la fotosíntesis, es decir, en el rango de longitudes de onda entre 400nm-750nm (Kirk 1994) y se pone en contacto con las angiospermas se denomina Luz Fotosintéticamente Utilizable (PUR). Para la determinación del PUR se debe tener en cuenta la existencia de una absorbancia fotosintética de la planta, dicha absorbancia depende de la longitud de onda y del sombreado de las hojas sobre sí mismas. Por ello se debe realizar el estudio para las diferentes longitudes de onda del rango definido anteriormente y las diferentes profundidades. Para estudiar estas dependencias con la profundidad realizamos un proceso de división por capas horizontales de grosor (Δz), obteniendo así las diferentes propiedades para cada capa horizontal.

El proceso de recorrido de la radiación solar en la columna de agua puede ser dividido en dos flujos luminosos, un flujo descendente [$E_d(z, \lambda)$] y otro ascendente [$E_u(z, \lambda)$] (Zimmerman 2003) donde ambos flujos aportan radiación solar a pastos y otros organismos foto-sintetizadores.

Al entrar en contacto la luz que llega hasta los pastos con la superficie de la capa superior (figura 1) ocurren varios fenómenos, parte de la luz se refleja y no penetra, el resto penetra hacia el interior de dicha capa. Una parte de la luz ya dentro de la capa

es utilizada en la fotosíntesis y el resto continua el recorrido hacia las otras capas más profundas repitiendo el mismo fenómeno para todas las capas hasta llegar al fondo. Los flujos de luz reflejados por cada capa ascienden y forman parte del flujo ascendente que cumple también el mismo proceso de absorción y reflexión por las hojas.

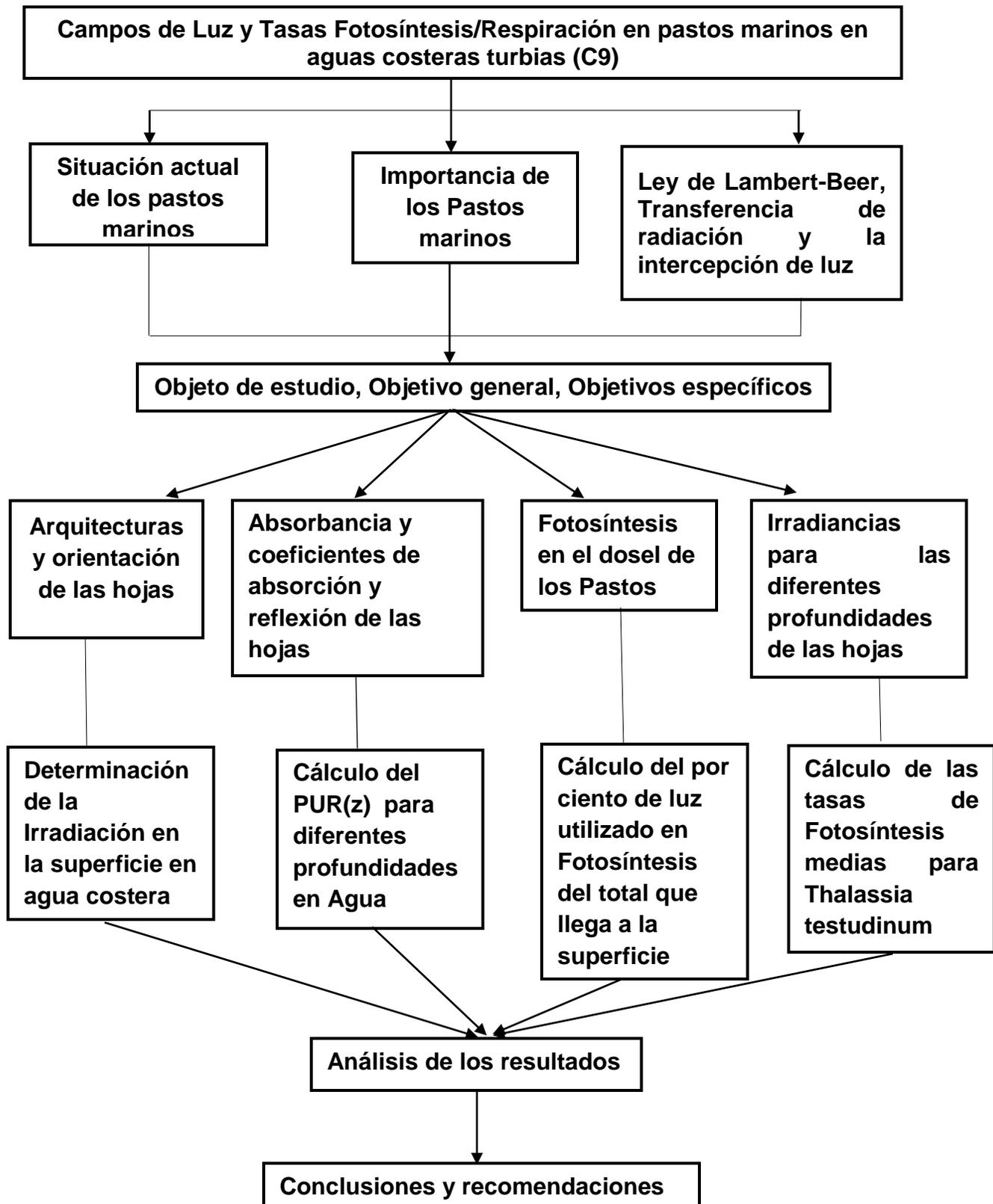
Tomando en consideración la importancia de los pastos marinos y su relación con la producción primaria en los ecosistemas costeros, y los escasos de pastos en las costas de Guyana, basándonos en el modelo conopial y las diferentes magnitudes relacionadas al proceso de fotosíntesis en pastos, este trabajo asume como **objetivo general**:

- Estimar preliminarmente el potencial de fotosíntesis en las aguas costeras turbias (Tipo C-9) para el establecimiento de praderas marinas.

Y los objetivos específicos:

1. Calcular los campos de luz en praderas marinas en aguas costeras turbias (Tipo C9)
2. Estimar de manera preliminar el potencial fotosintético en aguas costeras turbias (C9) para pastos marinos
3. Predecir los rangos de profundidades máximas a la que pueden existir los pastos en aguas costeras turbias (Tipo C9)

Esquema del Trabajo



CAPÍTULO 1: REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

1.1. Definición de pastos marinos

Los pastos marinos son plantas (angiospermas) que se encuentran por debajo de la superficie del agua, en estuarios someros. Presentan flores, hojas, rizoma (un tronco bajo la tierra, por lo general orientado de manera horizontal) y un sistema de raíces. La mayoría de sus especies se ubican en suelo suave (esto es limo o arena) y generalmente se distribuyen en extensos y densos manchones bajo el agua, muy similares a los campos de trigo que se observan por todas partes en tierra firme, razón por la que son denominados pastos (Phillips, 1992).

Para que una especie de angiosperma sea considerada como marina debe poseer una clara adaptación al medio salino, crecer completamente sumergida, tener un sistema de anclaje al sustrato y un sistema de polinización hidrófilo, así como competir exitosamente con otros organismos marinos.

1.1.1. Origen de las angiospermas marinas

En la actualidad se conocen cerca de 65 especies de angiospermas marinas, las que representan aproximadamente el 0,02% de las especies de angiospermas conocidas en el mundo. El bajo número de especies de angiospermas marinas no implica un origen evolutivo reciente. La hipótesis más aceptada acerca del origen de las angiospermas marinas, es que derivaron de plantas terrestres (costeras o dulceacuícolas) que pasaron al mar de forma gradual desde un estadio temprano en la historia de las angiospermas en el Cretácico, último periodo del Mesozoico, cerca de 100 millones de años atrás. Se han encontrado registros fósiles de géneros y de especies actuales,

como *Thalassia testudinum*, que han sido datados del Eoceno, hace alrededor de 56 millones de años.

1.1.2. Formas, biología y dinámica de las angiospermas marinas

Las formas y el éxito de la colonización de estas plantas están basados en un sistema de módulos básicos que se repiten vegetativamente, mediante un crecimiento clonal. Se define “genet” al individuo genético producido por un cigoto, el que está formado por un conjunto de sub-unidades (o módulos) genéticamente idénticas llamadas “ramets” (Burdick y Kendrick, 2001). Estas unidades están constituidas por una porción de rizoma (vertical, horizontal o ambos), un haz de hojas, que nace de un extremo del rizoma, y un sistema radicular.

Los patrones de crecimiento de cada especie dependen del tamaño de la planta, de modo que la tasa de renovación es más rápida y la longevidad de los ramets más corta, en las plantas pequeñas que en las grandes. Ello determina la capacidad de colonización y condiciona su papel como especies pioneras o clímax.

Las hojas pueden ser afinadas, filiformes, cilíndricas u ovoides, con venas generalmente paralelas. Éstas carecen de estomas y realizan el intercambio de gases a través de una cutícula fina porosa o perforada. Además, en los ramets se sitúan las flores y los frutos. Su reproducción es tanto vegetativa como sexual, aunque no es frecuente encontrar flores y se ha estimado que para la mayoría de las especies no más del 10% de los vástagos desarrolla flores en un año (Hemminga y Duarte, 2000).

Las angiospermas marinas poseen un alto grado de compatibilidad entre estructura y función para poder vivir y competir en el medio marino. El desarrollo clonal les permite colonizar exitosamente el sedimento marino, ya que les facilita la adaptación ante

cambios en el medio. Las plantas responden a la variabilidad ambiental modificando el patrón morfológico de sus módulos, en dependencia de la disponibilidad de recursos y la habilidad para hacer rápidos ajustes fisiológicos (Gallegos, 1995). Debido a esta plasticidad, ha sido posible la evaluación de diversos impactos sobre los pastos marinos, tales como eventos de erosión o acreción de los sedimentos, cambios del nivel del mar, dragados, huracanes y la eutrofización, entre otros.

1.2. Requerimientos de las angiospermas marinas

El desarrollo de los pastos marinos, como todas las plantas, depende principalmente de un sustrato adecuado donde fijarse, la radiación solar, la temperatura y los nutrientes. El requerimiento de luz de estas plantas, para su crecimiento, está definido como el porcentaje de la irradiación incidente justo debajo de la superficie del agua, el cual oscila entre el 4% y el 29% con una media del 11% (Hemminga y Duarte, 2000). La profundidad límite que pueden alcanzar los pastos depende de la irradiación requerida por la especie para fijar suficiente carbono para compensar las pérdidas metabólicas. Se ha comprobado que la disminución de la luz provoca una reducción de la fotosíntesis, impidiendo la oxigenación de la zona radicular, con lo que aumenta el potencial redox en los sedimentos y su contenido del sulfuro de hidrógeno, que resulta tóxico para las plantas llegando a producirse la invasión del gas en sus tejidos. Este efecto se agudiza ante niveles altos de temperatura y salinidad. Las poblaciones de angiospermas podrán desarrollarse sólo si existe un sustrato adecuado, cuando existe espacio disponible suficiente. La mayoría de las especies crecen en sedimentos arenosos y fangosos, como es el caso de las caribeñas, aunque algunas pueden crecer sobre rocas.

La temperatura influye en la respiración, la tasa fotosintética y otros procesos metabólicos de las angiospermas; también define los límites geográficos de la distribución de las especies. *T. testudinum* tolera generalmente temperaturas entre 20°C y 36°C, con la tasa fotosintética máxima entre 28°C y 30°C. Buesa (1974) encontró que la respiración de *T. testudinum*, medida en botellas oscuras en el laboratorio, aumenta uniformemente desde 15°C hasta 35°C y comienza a disminuir hacia los 40°C. Por otra parte, en la costa norte del Golfo de México, las especies *T. testudinum*, *S. filiforme* pueden sobrevivir en ocasiones a temperaturas tan bajas como 2°C. La biomasa de las angiospermas marinas puede cambiar marcadamente en el ciclo anual, debido a las variaciones de la luz y la temperatura, con los máximos en verano (Duarte et al., 2006). Las especies de aguas tropicales y subtropicales tienen una tendencia a mostrar una variabilidad menos amplia que las de las zonas templadas, la cual decrece a medida que se acerca al Ecuador (Duarte et al., 2006).

1.3. Importancia de los pastos marinos

En el pasado, los pastos marinos fueron valorados por su uso directo con diversos fines. Este uso directo tiene una historia antigua que continúa hasta nuestros días, aunque a una escala menor (Phillips y Meñez, 1988; Hemminga y Duarte, 2000). Han sido empleados como alimento (por antiguos pobladores de la costa del Pacífico noroeste y al sudeste de Asia), como suplemento dietético por su contenido de minerales y como fuente de sal por pobladores de la Europa medieval. El hombre ha usado las angiospermas marinas como fuente de materia prima para la construcción de techos y paredes en zonas rurales, y diques en zonas costeras, así como para la elaboración de papel, empaques y otros enseres domésticos. Se han empleado en el

filtrado de aguas residuales, en el mejoramiento de los suelos y de zonas costeras, como complemento dietético para animales y como fertilizante natural (Zieman, 1975b; Kenworthy et al., 2006).

La apreciación actual de los pastos marinos concierne, no tanto al valor de uso directo, sino a los servicios que provee al funcionamiento de los sistemas costeros y a la humanidad, que percibe beneficios directos e indirectos. Los pastos marinos juegan un importante papel en la economía de los países con costa, proveyéndolos de numerosos recursos naturales y brindando servicios de incalculable valor. El valor de los pastos, ha cambiado en el tiempo y el lugar, y la primera aproximación del valor de los bienes y servicios que prestan ha sido estimada en el orden de US \$19,000 al año, tomando como referencia solamente su importancia en el reciclaje de nutrientes (Costanza et al., 1997). Algunas de las funciones más importantes de estas plantas han sido enumeradas por numerosos autores y resumidas por Borum et al. (2004) como sigue:

1. Promotores de la productividad y la diversidad biológica: Por la alta tasa de producción primaria de las angiospermas y de las algas asociadas, de modo que producen oxígeno y regulan el ciclo global del carbono. Sirven de zonas de cría para muchas especies; y como resultado de su productividad y de su complejidad estructural, los pastos marinos incrementan la diversidad de hábitats y de especies.
2. Mejoramiento de la calidad del medio marino: Amortiguan la energía del oleaje y retienen partículas suspendidas en el agua, mejorando su transparencia. Las angiospermas y algas asociadas absorben los nutrientes del agua y los sedimentos, actuando como filtros.
3. Protección de la zona costera: Las hojas y el sistema radicular de las angiospermas favorecen la estabilización de los sedimentos y reducen su re suspensión,

protegiendo a las costas contra la erosión y a los arrecifes coralinos contra la sedimentación excesiva. La acumulación de hojas en las playas disipa la energía de las olas y retienen los sedimentos. Son fuente de sedimentos producto de los esqueletos carbonatados de los organismos que viven en ellos.

4. Debido a que los pastos marinos están enraizados en el sustrato y producen retoños con racimos de hojas en la columna del agua, estabilizan su hábitat. Esto se presenta en dos formas: las hojas, por un lado, y las raíces y rizomas, por otro. Las hojas forman un deflector que reduce y retarda la velocidad de la corriente cerca de la interface o zona de contacto agua-sedimento, proceso que promueve la sedimentación e inhibe la re suspensión tanto de material orgánico como inorgánico. Las raíces y rizomas forman una compleja matriz, un entramado en el cual se aprieta el sedimento y se retarda la erosión.

1.4. Causas de la declinación de los pastos marinos

Los pastos marinos se afectan fácilmente por cambios climáticos medio-ambientales y no responden de manera lineal ante el aumento de los nutrientes, sino que responden de manera abrupta que dan resultados negativos y pérdidas de biomasa. Las pérdidas han sido registradas en diferentes partes del mundo, tanto por causas naturales como antrópico.

Las observaciones a escalas de tiempo largas en pastos marinos son realmente escasas, por ello, los efectos del cambio global no están bien documentados. Es difícil atribuir a los cambios climáticos las variaciones en la distribución espacial y en la densidad de angiospermas marinas. Existen diferentes criterios sobre el papel del hombre en estos cambios, y es muy frecuente la simultaneidad con otros fenómenos

medioambientales. Se han realizado algunas predicciones sobre la degradación de los pastos marinos relacionadas con el cambio global, como son el incremento de la temperatura superficial del mar, del nivel del mar (vinculado a la erosión de la zona costera), de la presión parcial del dióxido de carbono en el agua de mar, y de la radiación UV a consecuencia del deterioro de la capa de ozono.

1.5. Causas Naturales.

Entre las causas naturales que pueden impactar severamente los pastos marinos se encuentran eventos geológicos y meteorológicos, entre los cuales se documentan: terremotos y erupciones volcánicas, movimientos de la corteza terrestre, erosión debido al aumento de la energía en la zona costera por desastres naturales como tormentas o huracanes, cuyas olas pueden desenterrar las plantas, así como inundaciones que producen arrastre de agua dulce con gran carga de sedimentos y cambios bruscos de salinidad. La abundancia de los pastos marinos también es afectada por interacciones biológicas inter e intra específicas, tales como: la competencia por los recursos, ciclos naturales de desarrollo y envejecimiento de las plantas (Duarte et al., 1994), el herbivorismo, enfermedades (Frederiksen et al, 2004; Moore y Short, 2006) y la acción de organismos que alteran los sedimentos).

1.5.1. Causas de origen antrópico

Eutrofización: Este proceso ha sido ampliamente estudiado en todo el mundo, y se produce al incrementarse la descarga de nutrientes (principalmente nitrógeno y fósforo) por residuales de la actividad humana como albañales, industrias y fertilización agrícola. El incremento de nutrientes en la columna de agua favorece el desarrollo del

fitoplancton y de macroalgas oportunistas de crecimiento rápido que obstruyen el paso de la luz hasta las plantas.

Sedimentación: El incremento de asentamientos humanos en las costas ha provocado cambios en el uso de la tierra en todo el mundo, por lo que se realiza la deforestación para producciones agropecuarias o para la obtención de madera y carbón vegetal, lo que implica el aumento de la erosión y del transporte de sedimentos hasta el mar e impide que la luz llegue a las plantas o produce el enterramiento de los pastos.

Contaminación química: Diversas actividades humanas conducen a la contaminación de los mares por sustancias o elementos tóxicos para las plantas y los animales, como metales pesados, hidrocarburos y pesticidas.

Daños mecánicos: Los producidos por artes de pesca, anclas y la turbulencia generada por embarcaciones (en zonas turísticas de mucho tráfico de naves pequeñas) que han provocado la eliminación de pastos en áreas extensas.

Cambios hidrológicos: Acciones ingenieras en la zona costera, como construcciones, viaductos, dragados y diques, han producido cambios en la hidrodinámica de algunos cuerpos de agua, lo que ha provocado la muerte de grandes extensiones de pastos marinos en el mundo.

1.5.2 Fotosíntesis

Los árboles utilizan la radiación solar incidente para sintetizar compuestos orgánicos a partir del CO₂ atmosférico, agua y nutrientes del suelo o desde otros órganos de la planta, mediante el proceso de la fotosíntesis. Estos compuestos una vez sintetizados

se utilizan para mantener los propios tejidos de la planta, para mantener las reservas de carbohidratos o para formar nuevos tejidos y crecer.

La cantidad de carbono fijado en la fotosíntesis es controlada principalmente por la radiación incidente y la temperatura y es limitada por la disponibilidad de agua y de nutrientes. La temperatura controla directamente las tasas de producción bruta y respiración ya que la actividad de las enzimas implicadas en estos procesos depende de la temperatura. Además determina la tasa de fotosíntesis neta (el balance entre el carbono atmosférico fijado por las plantas, la fotosíntesis bruta, y el carbono retornado por las hojas durante el proceso de la respiración oscura).

De toda la radiación incidente sobre una hoja, sólo los fotones cuya longitud de onda está comprendida entre los 400 y los 700 nm resultan útiles para la fotosíntesis. El flujo de fotones fotosintéticos (PPF) es absorbido por las hojas, constituye la fuente de energía utilizada en la fotosíntesis y determina la tasa de asimilación del CO₂.

El cloroplasto es el orgánulo celular en el que tienen lugar las reacciones bioquímicas asociadas a la fotosíntesis aunque, desde un punto de vista práctico, la hoja es la escala fundamental a la que se mantiene la fotosíntesis como proceso integral. La estructura de la hoja resulta fundamental para soportar los conjuntos de cloroplastos que captan la luz. Además la hoja regula la difusión de CO₂ entre el aire exterior y las células del mesófilo a través de las estomas.

En el proceso de la fotosíntesis la energía de la luz absorbida por la planta se utiliza para producir materia orgánica mediante la reducción del CO₂ absorbido. La reacción de asimilación del CO₂ se puede resumir como:



El mecanismo completo de la fotosíntesis se compone de dos partes bien diferenciadas. Comienza con la fase luminosa. En la que se produce la síntesis de ATP o fosforilación a la vez que se genera poder reductor gracias a la formación de NADPH. Durante esta fase luminosa tiene lugar la fotólisis del agua que se descompone según la reacción:



La mayor parte de los pigmentos presentes en la hoja se organizan como una antena captadora de luz que transfiere la energía a un centro de reacción donde se inician las transformaciones químicas que conducen al almacenamiento de la energía captada en enlaces químicos. Dado que una molécula de clorofila puede captar sólo unos pocos fotones por segundo, si cada molécula de clorofila tuviera asociado su propio centro de reacción las enzimas que catalizan las reacciones que canalizan la energía de la luz permanecerían inactivas la mayor parte del tiempo.

Así pues, la energía captada por las moléculas de la antena es conducida hasta un centro de reacción constituido por una molécula de clorofila que libera un electrón. Esta transferencia de energía tiene lugar por resonancia siendo pues, un proceso puramente físico que no comporta reacción química alguna. El electrón una vez liberado inicia un recorrido a través de los transportadores en el que se produce la liberación de energía.

1.6. Ley de Lambert-Beer

La ley de Beer-Lambert es la base del estudio sobre el recorrido de la luz por la hidrosfera, aunque la ley es una ley general se aplica a las aguas como medio óptico. La ley de Lambert-Beer relaciona la intensidad de luz entrante en un medio con la intensidad saliente después de que en dicho medio se produzca absorción. La relación entre ambas intensidades puede expresarse a través la siguiente relación:

$$\frac{I_1}{I_0} = e^{\alpha lc} = e^{-A} \quad (3)$$

Donde

- $(I_1 \text{ y } I_0)$ son las intensidades de entrada y salida del medio respectivamente.
- l : se define como la longitud atravesada por la luz en el medio.
- c : es la concentración del absorbente en el medio.
- $\alpha = \frac{4\pi * k_\lambda}{\lambda}$ es el coeficiente de absorción.
- $A = -\alpha lc$ se define como la absorbancia y también cumple con la relación siguiente:

$$A = \log\left(\frac{I_1}{I_0}\right) \quad (4)$$

La ley explica que hay una relación exponencial entre la transmisión de luz a través de una sustancia y la concentración de la sustancia, así como también entre la transmisión y la longitud del cuerpo que la luz atraviesa. Si conocemos l y α , la concentración de la sustancia puede ser deducida a partir de la cantidad de luz transmitida.

Las unidades de c y α dependen del modo en que se exprese la concentración de la sustancia absorbente. Si la sustancia es líquida, se suele expresar como una fracción molar. Las unidades de α son la inversa de la longitud (por ejemplo cm^{-1}). En el caso de los gases, c puede ser expresada como densidad (la longitud al cubo, por ejemplo cm^{-3}), en cuyo caso α es una sección representativa de la absorción y tiene las unidades en longitud al cuadrado (cm^2 , por ejemplo). Si la concentración de c está expresada en moles por volumen, α es la absorbancia molar normalmente dada en mol cm^{-2} . El valor del coeficiente de absorción α varía según los materiales absorbentes y con la longitud de onda para cada material en particular. Se suele determinar

experimentalmente. La ley tiende a no ser válida para concentraciones muy elevadas, especialmente si el material dispersa mucho la luz. La relación de la ley entre concentración y absorción de luz está basada en el uso de espectroscopia para identificar sustancias. La ley de Lambert-Beer se puede trabajar en las aguas, lo que hay que tener en cuenta que aquí se tiene que saber el coeficiente de absorción del tipo de agua y la profundidad. Normalmente se define como coeficiente de atenuación del agua a la magnitud $K_d(\lambda, z)$.

$$\frac{E_d(\lambda, z)}{E_d(\lambda, z-1)} = e^{-k_d(\lambda, z)*z} \quad (5)$$

1.7. La transferencia de radiación y la intercepción de luz

Si ignoramos dispersión y asumimos que las hojas son cuerpos ópticamente negro, entonces la probabilidad de que un fotón sea transmitido a través de un dosel horizontalmente homogéneo compuesto de distribuidos al azar por hojas horizontales de espesor unidad se puede aproximar por la aplicación de la Ley de Lambert-Beer de transferencia de radiación. Matemáticamente, la transmitancia (T) se define como:

$$T = \frac{\Phi_t}{\Phi_i} = \exp\left(-\frac{L}{\cos\theta}\right) \quad (6)$$

Donde, Φ_t es el Flujo de transmisión a través del dosel, Φ_i representa el Flujo radiante de un haz que incide en la capa, L es el índice de área de la hoja por una sola cara. La población de las hojas está distribuida de forma aleatoria en la horizontal y θ es el ángulo cenital del haz incidente. Si la luz está directamente sobre la cabeza (es decir, perpendicular a una superficie horizontal), $\theta = 0$ y $\cos\theta = 1$. Inversamente, la absorbancia (A), o la probabilidad de que un fotón sea absorbido por el dosel es 1 menos la probabilidad de transmisión:

$$A = \frac{\Phi_a}{\Phi_i} = 1 - \frac{\Phi_t}{\Phi_i} \quad (7)$$

Pero además tenemos las relaciones siguientes:

$$A = \frac{\Phi_a}{\Phi_i}, B = \frac{\Phi_s}{\Phi_i} \quad (8)$$

$$T = \frac{\Phi_t}{\Phi_i} = \exp\left(-\frac{L}{\cos\theta}\right) \quad (9)$$

Donde se tiene normalizando:

$$A+B+T=1 \quad (10)$$

Se definen también coeficientes de absorción, reflexión y atenuación respectivamente:

$$a = \lim_{\Delta r \rightarrow 0} \frac{A}{\Delta r}, b = \lim_{\Delta r \rightarrow 0} \frac{B}{\Delta r}, \quad (11)$$

$$c \equiv a + b \quad (12)$$

Si $B=0$ entonces, $D \equiv \log_{10} \frac{\Phi_i}{\Phi_t}$, D: densidad óptica.

1.8. Irradiancia en la superficie

La radiación que llega a la superficie antes de penetrar en el océano se ve disminuida, una fracción de esta es reflejada, la cual viene dada por las ecuaciones de Fresnel:

$$R_S = \left[\frac{n_1 \cos\Phi_i - n_2 \cos\Phi_t}{n_1 \cos\Phi_i + n_2 \cos\Phi_t} \right]^2 \quad (13)$$

$$R_P = \left[\frac{n_1 \cos\Phi_t - n_2 \cos\Phi_i}{n_1 \cos\Phi_t + n_2 \cos\Phi_i} \right]^2 \quad (14)$$

Donde R_S y R_P son los coeficientes de reflexión para la luz polarizada en el sentido del campo eléctrico y perpendicularmente a este. Luego el coeficiente de reflexión para la luz no polarizada sería:

$$R = \frac{R_S + R_P}{2} \quad (15)$$

Lo cual representa la fracción de la luz incidente que es reflejada por la interface entre el océano y la atmósfera. Esta fracción por lo general se aproxima a un 7%. Luego de

penetrar en el océano la rapidez con que la luz del Sol es atenuada determina la profundidad del agua que es iluminada y calentada por esta. La atenuación ocurre debido a pigmentos y dispersión por moléculas y partículas. La atenuación depende de la longitud de onda. La atenuación por unidad de distancia es proporcional a la irradiancia de la luz:

$$\frac{dI}{dz} = -kI \quad (16)$$

Donde z es la distancia que recorre el rayo de luz, I es la irradiancia y k es el coeficiente de atenuación. Las aguas oceánicas fueron clasificadas en 1976 por Jerlov de acuerdo con el índice de atenuación.

CAPÍTULO: MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Arquitecturas y orientación de las hojas

La productividad primaria de las angiospermas está fuertemente ligada a la fotosíntesis, el proceso fotosintético depende de las cantidades de luz absorbidas por las plantas. Debido al hecho que la radiación de luz es captada por las hojas, existe una dependencia con el área foliar (L_s) que interviene en el proceso de absorción de absorción de fotones. Dicha área está compuesta por un solo lado del área del vástago, se define índice de área L al producto del área (L_s) por la densidad de hojas. También definimos l_p como el índice de área a la profundidad z como el producto del índice de área (L) por una función de biomasa para la profundidad z :

$$l_p(z) = L * B(z) \quad (17)$$

La biomasa relativa $B(z)$ ψ según Zimmerman 2003 se distribuye verticalmente como una función sigmoidea del porcentaje de biomasa en la base de la canopia, de la $h(z)$ por encima del fondo del mar, un punto intermedio (I) dentro la cubierta, y un factor de forma (s).

$$B(z) = \frac{\psi}{1 + \left[\frac{h(z)}{I}\right]^s} \quad (18)$$

En consecuencia, la absorción de luz y la reflexión por una determinada capa de dosel depende de la biomasa existente en las capas superiores e inferiores. Además la orientación de las hojas presenta una importancia debido a la variación de la superficie efectiva de contacto con el campo de luz incidente. La corrección del $l(z)$ al variar el ángulo de inclinación con el fondo requiere calcular el área de la hoja proyectada horizontalmente l_p es el área horizontal como una función del ángulo de inclinación.

$$l_p(z) = l(z) \sin \beta \quad (19)$$

El área foliar horizontal requiere otra corrección respecto a la componente angular descendente, esta corrección se corresponde con la división por el coseno del ángulo Zenit. Pero en este trabajo tomamos el promedio $\langle \cos \theta \rangle = \frac{1}{2} = \overline{\mu_d}$ debido a que se promedia desde cero a noventa grados.

Donde se refiere al ángulo Zenit (Fig.a).

2.2. Absorbancia y coeficientes de absorción y reflexión de las hojas.

Además de la geometría y la inclinación, la distribución de irradiancia dentro del dosel depende de las propiedades ópticas combinadas de las hojas de pasto marino y la columna de agua que lo rodea. Las atenuaciones no son iguales para todas las longitudes de onda, porque las plantas absorben algunas preferentemente algunas longitudes de onda. Las propiedades ópticas en función de las longitudes de onda se calculan a partir de espectros de absorción in vivo. La absorbancia de las hojas se calcula experimentalmente, pero en este trabajo se toma las calculadas por Zimmerman 2003. La absorbancia espectrofotométrica de la hoja $D(\lambda)$ y la reflectancia $R_L(\lambda)$ fueron medidas después de la eliminación de las epífitas (plantas que se adhieren a las hojas pero no son parasitarias), raspando suavemente en ambos lados de cada hoja con una hoja de afeitar. Las absorbancias limpias se convirtieron en absorbancias primas $A_{raw}(\lambda)$ según:

$$A_{raw}(\lambda) = 1 - 10^{-D(\lambda)} \quad (21)$$

Las absorbancias primas se corrigen por las pérdidas de reflectancia para obtener las absorbancias verdaderas de las hojas:

$$A_L(\lambda) = A_{raw}(\lambda) - R_L(\lambda) \quad (22)$$

Y transformar así los espectros de absorción, donde t_L es el espesor de la sección transversal de la hoja. También se define el coeficiente de atenuación de las hojas $[a_L(\lambda)]$ según la siguiente ecuación:

$$a_L(\lambda) = \frac{-\ln[1-A_L(\lambda)]}{t_L}$$

2.3 Recorrido óptico de flujos de Luz en la columna de agua

Cuando la luz penetra la columna de agua, comienza el proceso de atenuación por medio de la dispersión y absorción de luz por el agua y los componentes disueltos y en suspensión. Debido a la coexistencia de ambos fenómenos se puede analizar la irradiancia compuesta por dos flujos de luz, uno descendente y otro ascendente. Todo este recorrido y atenuación en la columna de agua es explicado por la ley de Lambert-Beer de manera satisfactoria, conociendo el coeficiente de atenuación del agua para cada longitud de onda de la radiación que penetra en dicho medio (agua). Al ponerse en contacto la radiación luminosa con los pastos marinos la ley de Lambert-Beer comienza a mostrar incoherencias con las mediciones reales. Es decir, no explica de manera correcta la atenuación porque comienza a ocurrir aparecer un sombreado por parte de las hojas sobre ellas mismas. Dicha sombreado incrementa la atenuación y por tanto limita la fotosíntesis para mayores profundidades.

Las hojas reflejan parte de la luz impidiendo su recorrido hacia profundidades mayores y absorben otras cantidades que utilizan en la fotosíntesis. Debido a estos procesos aparece la necesidad de modificar la ecuación que explica la atenuación de la luz en la columna de agua, introduciendo las dependencias al sombreado y absorción por las hojas de los pastos.

La atenuación por todo el recorrido óptico (agua-pasto) presenta dos componentes de atenuación, la misma atenuación según Lambert-Beer de la columna de agua y la absorción y reflexión de las hojas, ahora presentan dependencias tanto con las hojas como con la columna de agua. El sombreado de unas hojas sobre otras (reflexión de la luz por las hojas), la absorción de luz por el dosel y la atenuación $K_d(\lambda, z)$ del agua son los principales fenómenos que disminuyen la intensidad de luz respecto a la profundidad.

Para la realización de este trabajo se suponen algunas consideraciones para facilitar los cálculos y aterrizar el modelo a condiciones de posible entendimiento y valores prácticos. Teniendo en cuenta la forma de las hojas de *Thalassia Testudinum* observamos que son alargadas y finas, casi no presentan variaciones a lo largo de su longitud. Por esta razón podemos asumir un ancho fijo medio para las hojas. Esto provoca consecuencias en determinadas magnitudes, la biomasa relativa $[B(z)]$ pasa a ser homogénea para cualquier capa de estudio constante.

Modelo de división por capa.

Al estudiar las propiedades del recorrido óptico de la luz (agua-pasto) nos encontramos con limitantes que obligan a buscar recursos con el fin de mejorar la veracidad del estudio. El principal artificio de nuestro modelo es la división por capas horizontales de espesor (Δz) con el fin de estudiar la fotosíntesis por capa, esto nos asegura un enfoque menos perturbado de la realidad. Es decir, si aplicáramos las ecuaciones () para toda la canopia sería una sola capa, fuera equivalente a la aplicación de una integral para toda la canopia.

El desplazamiento de ambos flujos de luz a través de la canopia y las divisiones por capas se explica de manera visual en la Figura (b). Las propiedades de las absorbancias y atenuaciones para los flujos ascendentes y descendentes son iguales, los mismos factores influyen los dos en ambos flujos.

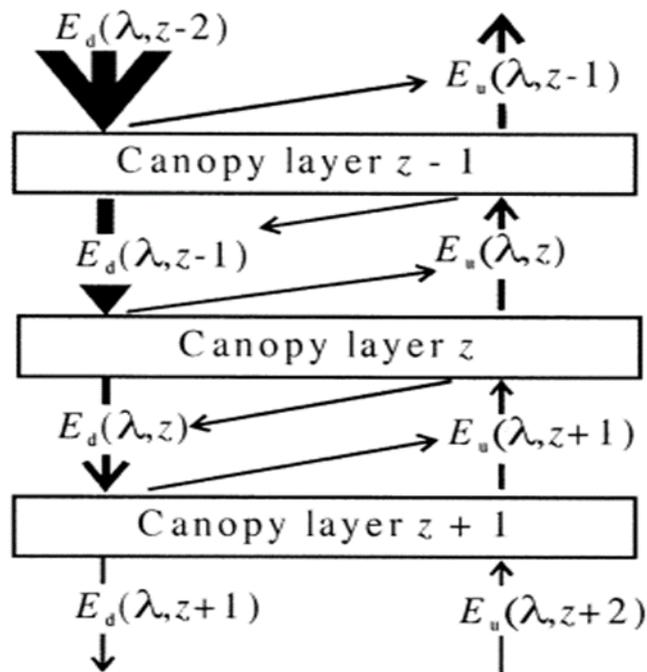


Figura (b)

Esquema demostrando el flujo descendente, ascendente y reflejancia encada nivel del dosel

2.3.1. Irradiancia del flujo descendente

La irradiancia para diferentes profundidades está relacionada con las atenuaciones de luz en las capas superiores e inferiores. Es una combinación de flujos llegados por ambas direcciones de transporte de radiación. que llega a la superficie para cada longitud de onda, de los coeficientes de atenuación de la columna de agua (agua-pasto). Cuando la luz llega a una capa, parte de ella se refleja y el resto es absorbido por las hojas. De la radiación absorbida en las hojas de la capa una porción es utilizada

en la fotosíntesis, el resto la atraviesa hacia las capas inferiores. El cálculo de la irradiancia que llega hasta la capa (z) desde la capa (z-1) es

$$E_d(\lambda, z) = E_d(\lambda, z - 1)[1 - R_d(\lambda, z)] * \exp \left[-a_L(\lambda)t_L \frac{l_p(z)}{\mu_d} - K_d(\lambda, z)\Delta z \right] \quad (24)$$

Dónde: $E_d(\lambda, z - 1)$ es la irradiancia descendiente que incide sobre la capa z.

$[1 - R_d(\lambda, z)]$: Es la porción de luz que atraviesa la capa en cuestión (z).

$$R_d(\lambda, z) = R_L(\lambda) * \frac{l_p(z)}{\mu_d} \quad \text{Depende del espectro reflejado} \quad (25)$$

La cantidad de luz transmitida a través la capa (z) es controlada por el término exponencial perdido

$$\left[-a_L(\lambda)t_L \frac{l_p(z)}{\mu_d} - K_d(\lambda, z)\Delta z \right] \quad (26)$$

La dispersión anisótropa en dosel de plantas puede ser expresada cuando la distribución de irradiancia en cada superficie de hoja se asume de forma isotrópica, sin direcciones preferentes (solo arriba y abajo). Aquí se toma el promedio del coseno para todo el periodo fotosintético.

$$\overline{\mu_d}(z) \rightarrow 0.5 \quad (27)$$

En cada capa una fracción de irradiancia transmitida era dispersada por la hoja proyectada horizontalmente

$$\overline{\mu_d}(z) = \overline{\mu_d}(z - 1) - \{ [\overline{\mu_d}(z - 1) - 0.5] l_p(z) \} \quad (28)$$

Dónde: $\overline{\mu_d}(z - 1)$ es el valor de $\overline{\mu_d}$ entrando la capa z

Asumimos también que la variación respecto a la profundidad del coeficiente de atenuación del agua es pequeña respecto a la variación en función de la longitud de onda.

$$K_d(\lambda, z) \approx K_d(\lambda) \quad (29)$$

2.3.2. Flujo de irradiancias en el fondo

En el caso del estudio de la irradiancias en el fondo oceánico hay que tener en cuenta las fracciones de área de biomasa y dosel presentes en el fondo, además el tipo de fondo (para poder calcular la cantidad de luz de refleja). El flujo que llega hasta el fondo cumple con las mismas ecuaciones planteadas anteriormente para, $E_d(\lambda, z)$ donde $z=b$ (b es la profundidad media del ecosistema). La diferencia radica en conocer la fracción de luz que asciende con relación a la irradiancia que nos llega desde la superficie. El fondo y el pasto no poseen iguales coeficientes de reflexión. Esto nos trae como consecuencia la formulación de un modelo que tome en cuenta ambas reflexiones.

$$E_u(\lambda, z) = E_d(\lambda, b) * R_t(\lambda) \quad (30)$$

Donde $R_t(\lambda)$ se define como el coeficiente de reflexión total:

$$R_t(\lambda) = \frac{\%}{100} R_L(\lambda) + \left(1 - \frac{\%}{100}\right) R_F(\lambda) \quad (31)$$

Y llegamos a una expresión para la irradiancia que sube desde el fondo $E_u(\lambda, z)$

$$E_u(\lambda, z) = E_d(\lambda, b) * \left[\frac{\%}{100} R_L(\lambda) + \left(1 - \frac{\%}{100}\right) R_F(\lambda) \right] \quad (32)$$

2.3.3. Irradiancia del flujo ascendente

El flujo ascendente cumple con las mismas condiciones que el flujo de radiación descendente. Por lo que el flujo ascendente que incidente sobre la capa (z) es obtenido por la adición de la irradiancia que desciende reflejada hacia arriba por la capa (z+1) a la irradiancia transmitida a través la capa (z+1).

La ecuación de obtención del flujo ascendente queda de la siguiente manera:

$$E_u(\lambda, z) = \{[E_d(\lambda, z) * R_d(\lambda, z + 1)] + E_u(\lambda, z + 1)\}[1 - R_u(\lambda, z)] * \exp \left[-a_L(\lambda) t_L \frac{l_p(z)}{\mu_u(z)} - K_u(\lambda, z) \Delta z \right] \quad (33)$$

La luz perdida por reflexión hacia arriba está calculada como:

$$[1 - R_u(\lambda, z)] \quad (34)$$

Dónde:

$R_u(\lambda, z) = R_L(\lambda) \frac{l_p(z)}{\mu_u} \frac{l_p(z)}{\mu_u}$ Representa una corrección geométrica para el plano de irradiancia hacia arriba.

La reflectancia fue asumida a ser Lamberían (igual las radiancias en todos los ángulos hemisféricas)

$\mu_u = 0.5$ como $E_u(\lambda, z)$ es propagada hacia arriba

2.4. Fotosíntesis en el dosel de los pastos marinos

Fotosíntesis en el Dosel ocurre mediante pigmentos fotosintéticos encontrado dentro las hojas del dosel (Aguirre-von-Wobeser 2000).

2.4.1 Utilidad de la luz en la fotosíntesis PUR (Z)

Mediante de las contribuciones a las atenuaciones de la columna de agua y dosel de las plantas, la irradiancia que llega a la capa (z) está cuantificada. La luz que esta utiliza en la fotosíntesis está en el rango del espectro visible 400-700nm. Para calcular toda la luz fotosintéticamente utilizable (PUR) hacemos una integración espectral en el rango de utilidad de la luz en la fotosíntesis, se define PUR (z) como:

$$PUR(z) = \sum_{\lambda} A_p(\lambda) l_p(z) \left[\frac{E_d(\lambda, z-1) * (1 - R_d(\lambda, z))}{\mu_d(z-1)} + \frac{E_u(\lambda, z+1) * (1 - R_u(\lambda, z))}{\mu_u(z+1)} \right] \quad (35)$$

Donde la absorbancia fotosintética $A_p(\lambda)$:

$$A_p(\lambda) = A_L(\lambda) - A_p(750) \quad (36)$$

Es mejor a trabajar en cantidades cuánticas. Después de convertir E_d y E_u de watts a unidades cuántica tenemos la siguiente:

$$quanta\ s^{-1} = Watts * \lambda * 5.03 \times 10^{15} \quad (37)$$

Conociendo el PUR para una capa específica (z) nos permite conocer la tasa de fotosíntesis instantánea de la dicha capa usando la siguiente expresión.

$$P(z) = l(z)P_{max} \left\{ 1 - \exp \left[-\frac{\phi_p PUR(z)}{P_{max}} \right] \right\} \quad (38)$$

P_{max} Representa la tasa de fotosíntesis para la luz saturada y ϕ_p es el rendimiento cuántico de la fotosíntesis.

Conociendo la fotosíntesis instantánea en la capa (z), es posible calcular la producción del dosel entero P_c , haciendo la sumatoria de $P(z)$ para toda la altura del dosel.

$$P_c = \sum_z P(z). \quad (39)$$

2.4.2 Tasas diarias de fotosíntesis

Para realizar el cálculo de las tasas diarias de fotosíntesis se utiliza una solución iterativa de la transferencia de radiación y las ecuaciones de la fotosíntesis, hay que conocer la cantidad que irradiancia que llega a la superficie del agua $E_d(\lambda, 0)$. Por otra parte, la producción integrada de todos los días se puede aproximar de la siguiente manera, si la variación diaria en $[E_d(\lambda, 0)]$ es sinusoidal:

$$P_d = T \sum_z l(z) P_{max} \left\{ 1 - \exp \left[-\frac{0.67 * \phi_p * PUR(z)}{P_{max}} \right] \right\} \quad (40)$$

T representa el periodo de exposición solar (periodo fotosintético), la constante 0.67 es medida experimentalmente (Zimmerman et al., 1996), el PUR (z) se refiere a la luz fotosintéticamente usable a las con el sol en el Zenit (en el centro, a los 90 grados).

2.4.3 Procedimiento para Conversión de Unidades de Rendimiento Cuántico

El modelo de fotosíntesis utilizado (Zimmerman 2005) es:

$$\frac{P_z}{P_{max}} = l(z) \left\{ 1 - \exp \left[- \frac{\phi_p * PUR(z)}{P_{max}} \right] \right\} \quad (41)$$

Según la revisión el rendimiento cuántico en plantas C3 es:

$$\phi_p = (0,052 \pm 0,003) \text{ mol C mol fotones} \quad (42)$$

Sin embargo, en nuestro modelo de fotosíntesis el rendimiento cuántico se reporta normalizado (dividido) por la tasa máxima de fotosíntesis (ecuación (38)), de manera que sus unidades resultan $m^2 \cdot s / \text{mol fotones}$, o sea, área de hoja formada por cada mol de fotones absorbido, durante cada segundo. La unidad de tiempo (el segundo) se cancelará con la que aparece en la irradiancia (ecuación (38)), ya que este se da en W/m^2 , o sea, $(J/m^2 \cdot s)$. De manera que lo que se debe hacer es convertir de mol de CO_2 fijado a área de hoja formada (m^2). Para ello asumamos que una hoja de *Thalassia* es un paralelepípedo con área A y diámetro $d=0,3mm$ (Guimaraes 2012)

El volumen de la hoja sería:

$$V=Ad \quad (43)$$

De donde

$$A = \frac{V}{d} \quad (44)$$

El volumen se puede escribir como el cociente entre la masa m de la hoja y su densidad

$$V = \frac{m}{\rho} \quad (45)$$

Donde f es el factor de transformación de CO_2 en biomasa foliar, n es la cantidad de CO_2 fijado y M la masa molar del CO_2 . Para la densidad de la hoja usamos la aproximación: $\rho = 0,8\rho_{agua}$

Entonces

$$A = F \cdot n \quad (46)$$

Donde F es el factor de conversión buscado

$$F = \frac{fM}{0,8\rho_{agua}d} \quad (47)$$

Y aplicando los datos

$$f = 0,5 M_{44.01} \times 10^{-3} \text{ Kg/mol}; \rho_{agua} = 10^3 \text{ kg/m}^3; d = 0,3 \times 10^{-3} \text{ m} \quad (48)$$

$$F = 0.092 \text{ m}^2 / \text{molCO}_2$$

Definiendo nuestro factor de fotosíntesis ϕ_{PN} normalizado como

$$\phi_{PN} = \frac{\phi_P}{P_{max}}$$

$$\phi_{PN} = (0,0064 \pm 0,0003) \text{ m}^2 \text{ s/mol fotones}$$

2.5 La respiración del Dosel

$$\text{Diariamente } P: \mathfrak{R} = \frac{P_d}{(\mathfrak{R}_{Leaf} + \mathfrak{R}_{Root} + \mathfrak{R}_{Rhizome})}$$

La tasa diaria $P: \mathfrak{R}$ da un índice total de producción en el dosel completo.

Cuando $P: \mathfrak{R} > 1$ hay acumulación de carbono y el crecimiento es posible bajo condiciones de luz suficiente. Pero si $P: \mathfrak{R} < 1$ la luz en el dosel es insuficiente. La necesidad diaria de carbono $(\mathfrak{R}_{Leaf} + \mathfrak{R}_{Root} + \mathfrak{R}_{Rhizome})$ para el consumo metabólico se calcula para tejidos que se encuentran tanto encima como bajo el suelo. El valor de $(\mathfrak{R}_{Leaf} + \mathfrak{R}_{Root} + \mathfrak{R}_{Rhizome})$ esta afectada por la relación de biomasa retoño-raíz. En el "eelgrass", el cual es similar a la *Thalassia testudinum* este valor está en el rango de 4 a 6.

CAPÍTULO 3: RESULTADOS y DISCUSIÓN

3.1. Irradiancia en la superficie del agua costera turbia (C9)

La radiación que llega a la superficie depende de varios factores:

- ✓ Ángulo de incidencia β
- ✓ Hora del día.
- ✓ Grado de nublado.

a. Irradiancia del flujo descendente en el dosel

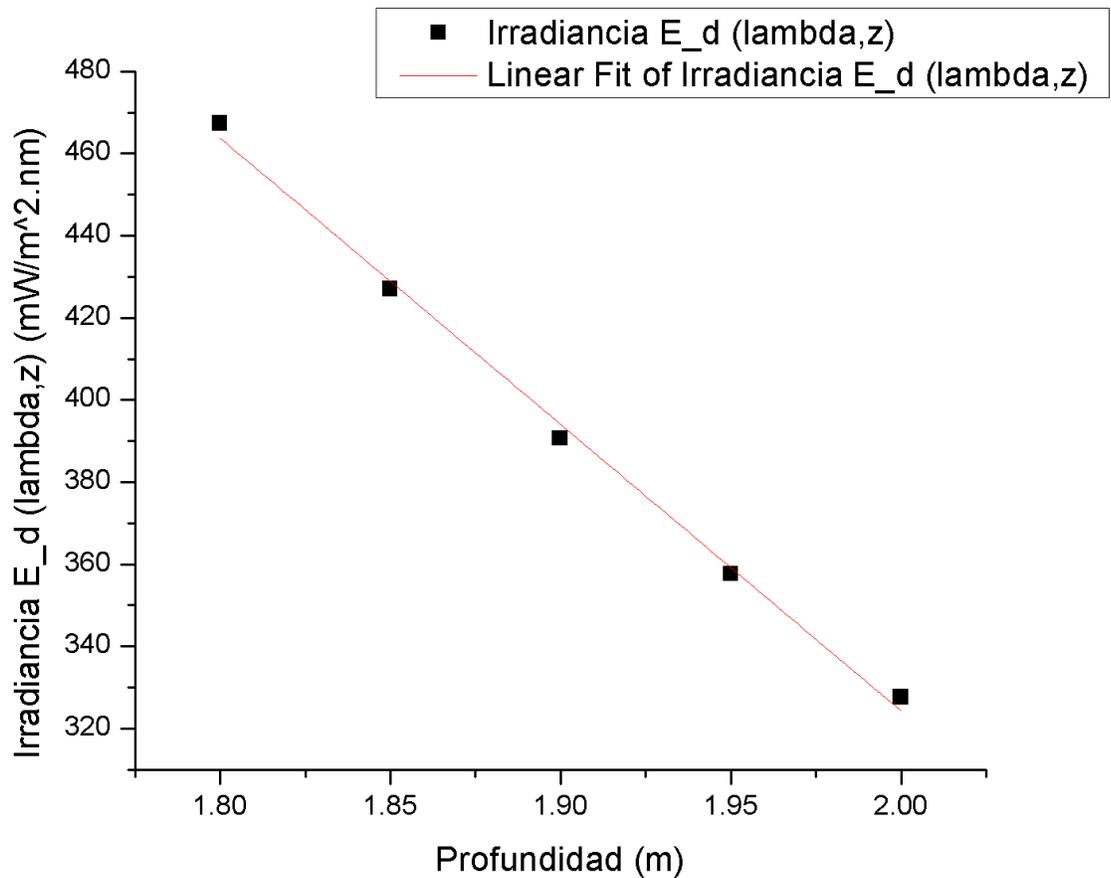


Figure 1. La irradiancia descendente promediada en el intervalo de longitudes de onda de 400nm a 700nm, contra la profundidad (z) del dosel..

A partir de la figura podemos ver que la relación del flujo descendente y la profundidad del dosel son linealmente dependiente. Es decir que cuando la luz penetra la canopia, se pierde intensidad debido a la sombra hecha producida por el dosel.

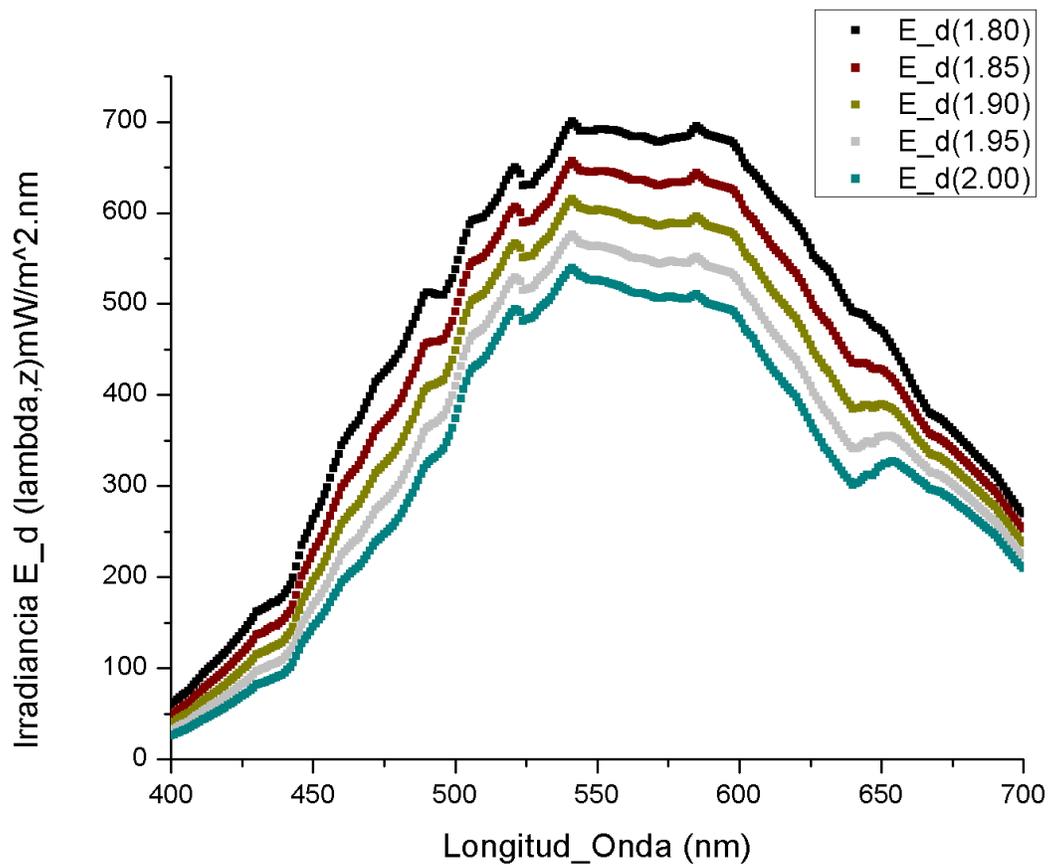


Figure 3. Irradiancia descendente en función de la longitud de onda, en el intervalo de 400nm a 700nm, para cinco valores de la profundidad (z) del dosel.

En la gráfica se puede ver que los máximos de intensidades están cerca de los 550 nm, y descienden a medida que nos acercamos a 400 y 700 nm.

b. Irradiancia del flujo ascendente en el dosel

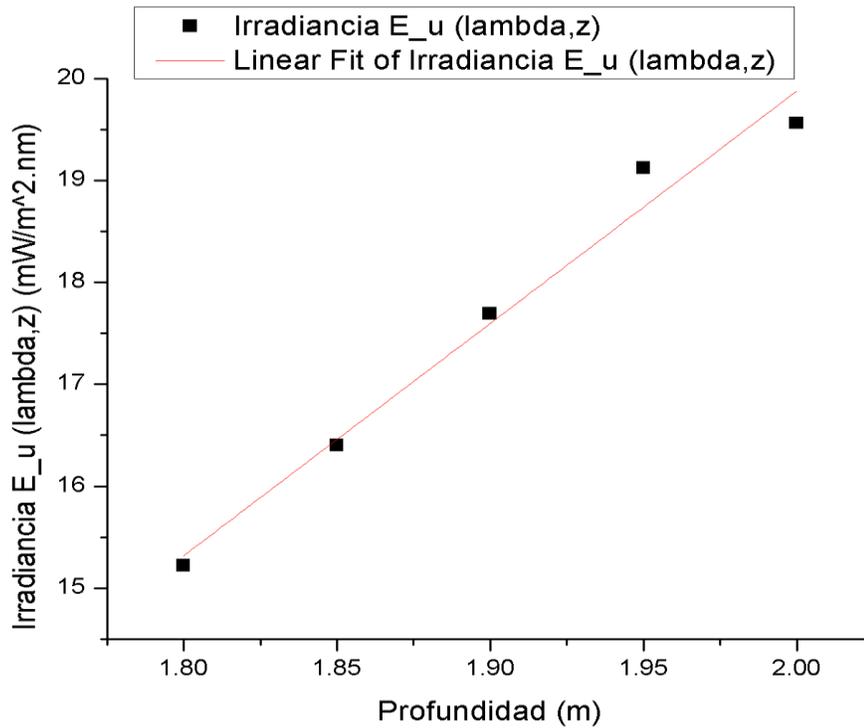


Figure 3. La irradiancia ascendente promediada en el intervalo de longitudes de onda de 400nm a 700nm, contra la profundidad (z) del dosel.

Similarmente a la irradiancia descendente, aparece también una relación lineal, pero para el flujo ascendente el sentido es el contrario, la radiación del flujo hacia arriba disminuye en la zona conopial sumergida en el agua de tipo (C9).

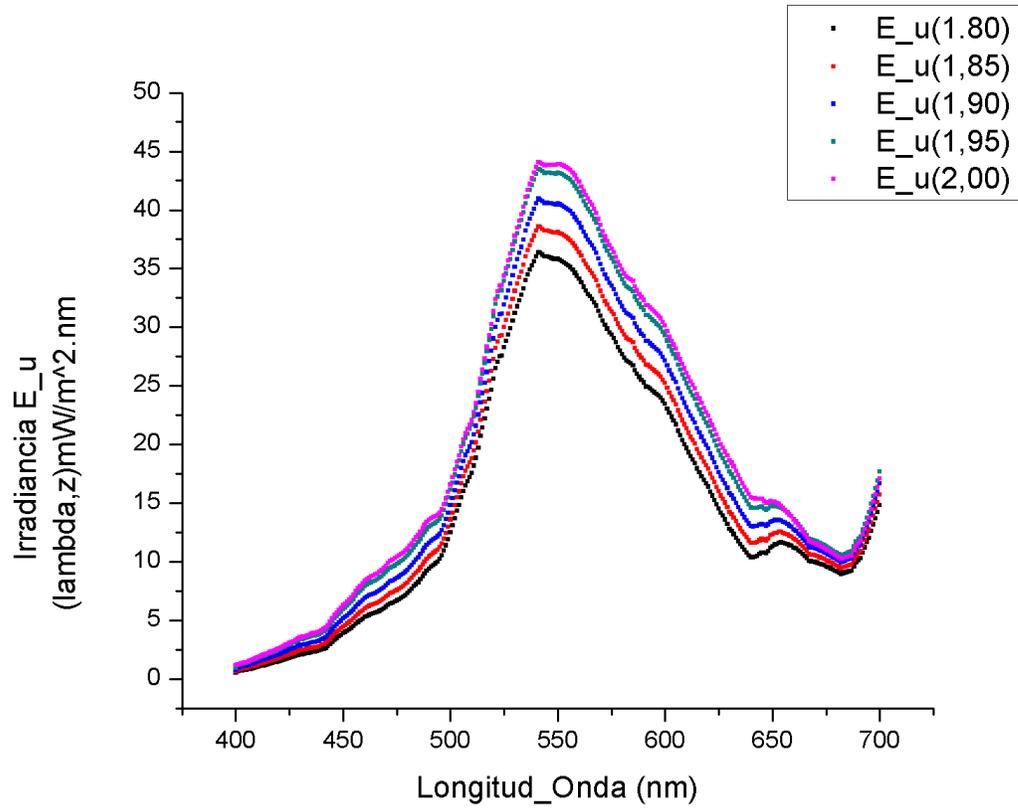


Figure 4. Irradiancia ascendente en función de la longitud de onda, en el intervalo de 400nm a 700nm, para cinco valores de la profundidad (z) del dosel.

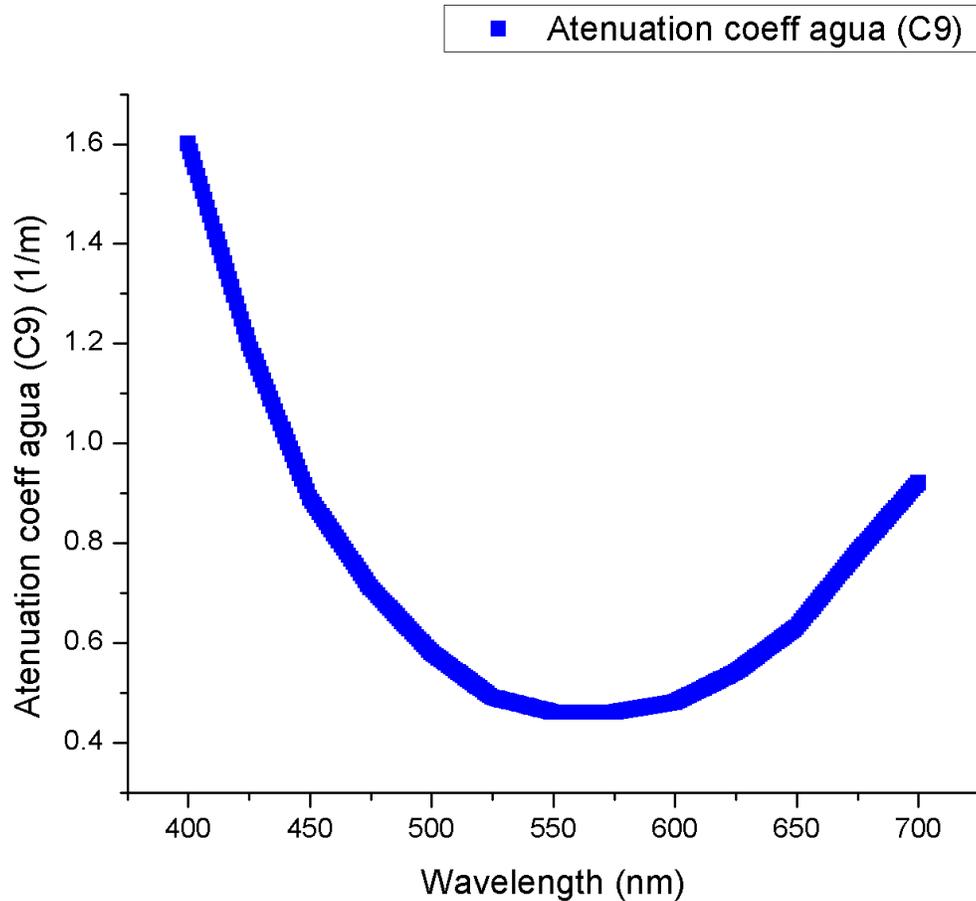


Figura 5: coeficiente de atenuación en agua costera turbia contra longitud de onda útil en fotosíntesis.

En la gráfica se analiza desde los 400 nm hasta los 750nm, similar a la que es útil en el proceso de fotosíntesis (400nm-700nm). En el rango de 550-575nm, la atenuación es un mínimo indicando que a estas longitudinales de onda más luz penetra el dosel y la columna de agua.

3.2 Calculo del $PUR(z)$ para diferentes profundidades en Agua Costera Turbia.

Utilizando la fórmula

$$PUR(z) = \sum_{\lambda} A_p(\lambda) l_p(z) \left[\frac{E_{d(\lambda, z-1)} * (1 - R_d(\lambda, z))}{\mu_d(z-1)} + \frac{E_{u(\lambda, z+1)} * (1 - R_u(\lambda, z))}{\mu_u(z+1)} \right]$$

Tabla 1. PUR promedio por longitudes de onda 400-700 nm contra la profundidad en el dosel para tipo de Agua costera turbia (C9) a longitud de onda 400nm

Profundidad (m)	PUR (agua C(9) (watt/m²*nm)
1.8	23174.41
1.85	21165.32
1.9	19474.63
1.95	17859.76
2	15038.60

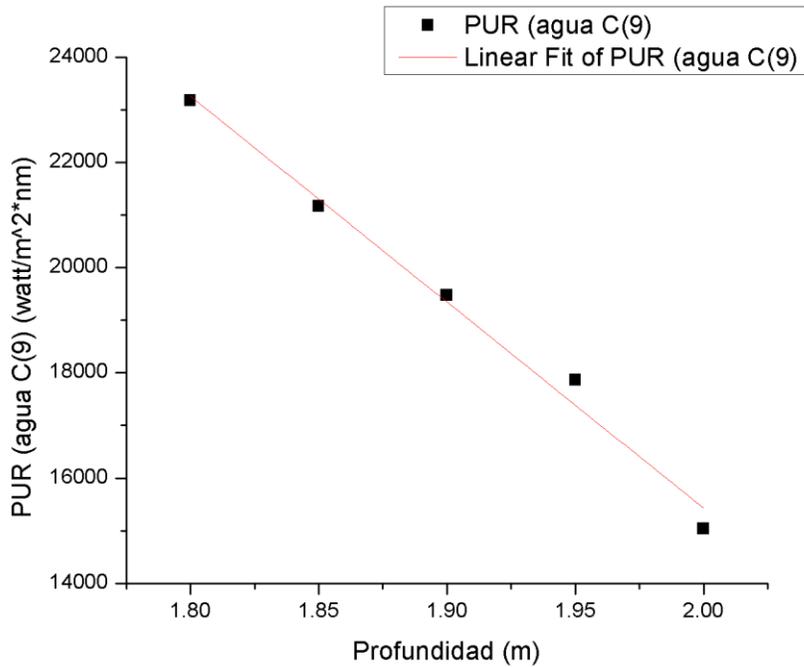


Figure 6. La gráfica demuestra que el PUR disminuye con la profundidad

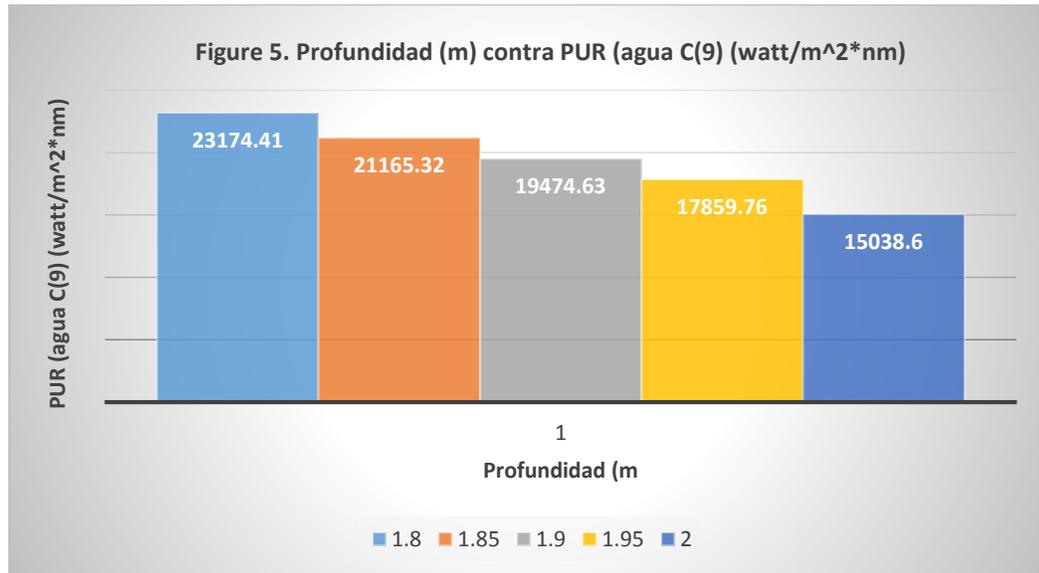


Figure 7. La mayor parte de la radiación útil fotosintética se encuentra en las primeras capas del dosel

3.3 Cálculo del porcentaje de luz utilizado en Fotosíntesis del total que llega a la superficie

Para realizar el cálculo del porcentaje de luz utilizada en la fotosíntesis realizamos una sumatoria de todas las irradiancias que llegan a la superficie, y comparamos con la sumatoria de irradiación que se invierte en el $PUR(z)$ para toda la altura del pasto.

$$E_{Total} = \sum_{\lambda=400}^{\lambda=700} E_d(\lambda, 0) = 508013.10$$

Ahora la luz utilizada para la fotosíntesis es igual a:

$$PUR_{Total} = \sum_{z=1}^{z=h_{max}/\Delta z} PUR(z)$$

Aquí el término de $h_{max}/\Delta z$ nos dice la cantidad de capas que hay en función de la altura máxima del pasto (h_{max}) y en ancho de las capas fijado por el investigador (Δz).

En nuestro caso nos queda:

$$PUR_{Total} = \sum_{z=1}^{z=5} PUR(z) = PUR(1.80) + PUR(1.85) + PUR(1.90) + PUR(1.95) + PUR(2.0)$$

$$PUR_{Total} = 96712.70$$

$$\%Total = \frac{96712.70 * 100}{508013.10} \approx 19.03\%$$

3.4 Cálculo de las tasas de Fotosíntesis medias para *Thalassia testudinum*

Para el cálculo de las tasas de fotosíntesis primero calculamos las tasas relativas a cada capa, después se realiza una integración en el tiempo fotosintético y para todas las capas.

$$P_i(z) = B(z) \{1 - \exp[-0.67 * 0.0064 * PUR(z)]\}$$

$$\text{Donde } B(z) = 0.2$$

Se toman los valores medios de una serie de medidas experimentales representativas de *T. testudinum* dada en la tabla 2.

Tabla 2. De los resultados del cálculo de valores de tasas relativas a cada capa con respecto a profundidad

Profundidad (m)	P_i (z)
1.8	0.2
1.85	0.2
1.9	0.2
1.95	0.2
2	0.2

Integrando por todo el período fotosintético se tiene

$$P_d = T \sum_z B(z) \{1 - \exp[-0.67 * \phi_p * PUR(z)]\}$$

Asumimos que el período fotosintético es aproximadamente 12 horas.

$$\phi_p = 0.0064 \text{ y } T = 12 \text{ horas}$$

Entonces para el tipo de agua costera turbia (C9)

$$P_d = 12$$

La respiración del Dosel

$$\text{Diariamente } P: \mathfrak{R} = \frac{P_d}{(\mathfrak{R}_{Leaf} + \mathfrak{R}_{Root} + \mathfrak{R}_{Rhizome})}$$

Donde cogimos $(\mathfrak{R}_{Leaf} + \mathfrak{R}_{Root} + \mathfrak{R}_{Rhizome})$ a 5

$$\text{Entonces en nuestro modelo } P: \mathfrak{R} = \frac{P_d}{(\mathfrak{R}_{Leaf} + \mathfrak{R}_{Root} + \mathfrak{R}_{Rhizome})} = 2$$

Según la teoría cuando el resultado está mayor que 1, indica que hay posibilidad de crecimiento porque hay una suficiencia de luz

DISCUSION

La profundidad y el grado de turbidez del agua son factores fundamentales para el estudio de la fotosíntesis en los pastos marinos, debido a que influye en la irradiancia de luz que penetra hacia el fondo. Es observable una diferencia entre los flujos ascendentes y descendentes para cada profundidad, y se encuentra una dependencia lineal. La irradiancia descendente disminuye con respecto a profundidad según los resultados y el gráfico Figure 1. Al estudiar el flujo ascendente hay que hacer una pausa para entender la atenuación por el fondo. En el fondo la atenuación está dividida por la fracción de biomasa y el fondo, también por los diferentes fondos con atenuaciones variadas.

Ambas irradiancias, descendente y ascendente, alcanzan un máximo en cierto rango de longitud de onda 550-575nm. Esto implica que a ciertas longitudes de onda la fotosíntesis ocurre más fácilmente.

Cuando calculamos la Luz fotosintéticamente utilizable (PUR) tenemos en cuenta solo el rango de longitudes de onda de 400nm -700nm, pero hay que tener en cuenta que hay algunas plantas que utilizan también el espectro de 700-750nm. El valor de Luz fotosintéticamente utilizable (PUR) tiene su comportamiento similar como irradiación y se disminuye en cada capa del dosel indicando que la actividad ecológica será más fuerte en niveles más altos de la canopia.

Tomando una referencia los estudios de la Luz o Radiación fotosintéticamente utilizable (PUR), el porcentaje de (PUR) que llega a la superficie en agua costera de tipo (C9) es considerablemente bajo. Generalmente en la mayoría de las angiospermas las tasas de fotosíntesis para dicho rango son muy bajas.

Aunque hay atenuación muy alta en agua costera de tipo (C9) en acuerdo con los cálculos, hay luz suficiente para el crecimiento de pastos marianos, lo cual indica un factor ecológica y geográficamente muy importante en el área costera de Guyana.

CONCLUSIONES

- El modelo bi-flujo (descendente-ascendente) de transporte radiactivo en praderas marinas permite calcular adecuadamente las irradiancias espectrales en los principales tipos ópticos de agua oceánica así como las tasas de fotosíntesis en las aguas costeras turbias tipo C9.
- Se observó que la irradiancia alcanza un máximo en cierto intervalo de longitudes de ondas, 550-575nm, lo cual implica que la absorción de luz será mayor y la fotosíntesis también será más favorable.
- Debido a la relación lineal entre la irradiancia en ambas direcciones y el PUR (z), es posible decir que en el presente modelo las cantidades de actividad ecológica y de actividad biológica, que dependen del campo de luz, están influidas por la profundidad del dosel.
- Es posible tener producción favorable de praderas marinas en aguas costeras turbias tipo C9.

RECOMENDACIONES

1. Mejorar el modelo de transporte radiativo incluyendo la variabilidad diaria y la estacionalidad en las irradiancias solares.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

1. Zimmerman, Richard C., Donald G. Kohrs, and Randall S. Alberte. "Top-Down Impact through a Bottom-up Mechanism: The Effect of Limpet Grazing on Growth, Productivity and Carbon Allocation of ≪l≫Zostera Marina L. (Eelgrass)." *Oecologia* 107, no. 4 (1996): 560-67.
2. Kirk JTO (1994) *Light and Photosynthesis in the Sea*, 2nd ed. Cambridge University Press.
3. Zimmerman R, C (2003) A biooptical model of irradiance distribution and photosynthesis in seagrass canopies, *Limnol. Oceanogr.*,48 (1, part 2), 2003, 568–585
4. *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation.*" 441-61: Springer Netherlands, 2006
5. Aguirre-von-Wobeser, Eneas, Felix L. Figueroa, and Alejandro Cabello-Pasini. "Effect of Uv Radiation on Photoinhibition of Marine Macrophytes in Culture Systems." *Journal of Applied Phycology* 12, no. 2 (2000): 159-68.
6. Banas, Damien, Patrick Grillas, Isabelle Auby, François Lescuyer, Eric Coulet, Jean-Claude Moreteau, and Bertrand Millet. "Short Time Scale Changes in Underwater Irradiance in a Wind-Exposed Lagoon (Vaccarès Lagoon, France): Efficiency of Infrequent Field Measurements of Water Turbidity or Weather Data to Predict Irradiance in the Water Column." *Hydrobiologia* 551, no. 1 (2005): 3-16.
7. Eldridge, Peter, James Kaldy, and Adrian Burd. "Stress Response Model for the Tropical Seagrass≪l≫Thalassia Testudinum : The Interactions of Light, Temperature, Sedimentation, and Geochemistry." *Estuaries and Coasts* 27, no. 6 (2004): 923-37.
8. Hale, J., T. Frazer, D. Tomasko, and M. Hall. "Changes in the Distribution of Seagrass Species Along Florida's Central Gulf Coast: Iverson and Bittaker Revisited." *Estuaries and Coasts* 27, no. 1 (2004): 36-43.
9. Lai, Chun-Ta, Gabriel Katul, David Ellsworth, and Ram Oren. "Modelling Vegetation-Atmosphere Co2 Exchange by a Coupled Eulerian-Lagrangian Approach." *Boundary-Layer Meteorology* 95, no. 1 (2000): 91-122.
10. Larkum, Anthony W. D., Robert J. Orth, Carlos M. Duarte, Michael A. Borowitzka, Paul S. Lavery, and Mike Keulen. "Epiphytes of Seagrasses

11. Larkum, Anthony W. D., Robert J. Orth, Carlos M. Duarte, Anthony Larkum, Edward Drew, and Peter Ralph. "Photosynthesis and Metabolism in Seagrasses at the Cellular Level"
12. Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation." 303-21: Springer Netherlands, 2006.
13. Zimmerman, Richard C, "Light and Photosynthesis in Seagrass Meadows"

ANEXOS

Anexo A

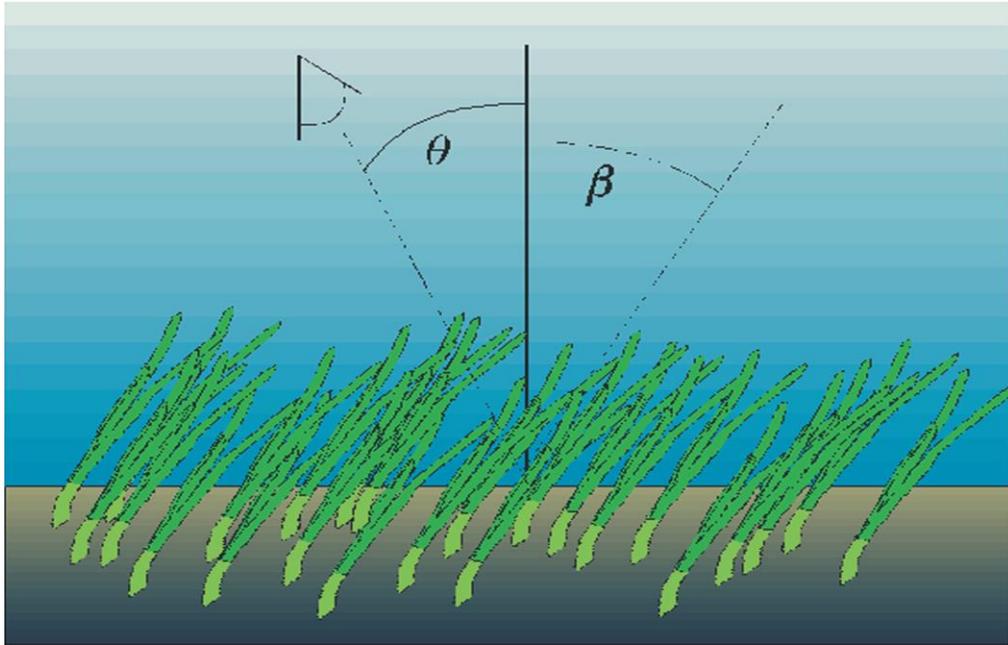
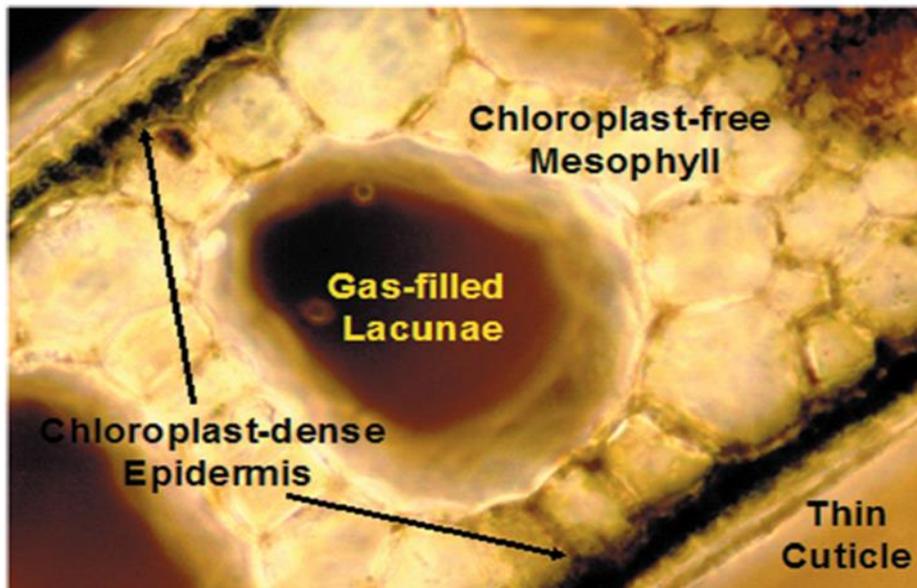


Fig.a Simplified angular relationships between the incident light field and the sea grass canopy. The angle of the incident light beam is indicated by the zenith angle θ . Leaf orientation is defined by the nadir bending angle β .



Photomicrograph of a cross section of a turtlegrass leaf showing two layers of chloroplast-dense epidermis, a chloroplast-free mesophyll and air-filled lacunae running parallel to the central axis of the leaf. Image provided by F. Dobbs.

Fig.C

Anexo B:

Aquí se refieren las tablas utilizadas en esta investigación.