



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
METABOLISMO COMUNITARIO PLANCTÓNICO EN UN EMBALSE TROPICAL
PROFUNDO CON ALTA VARIABILIDAD: EFECTOS DE LA DISPONIBILIDAD DE
NUTRIENTES, LA TEMPERATURA Y LA MEZCLA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS
(QUÍMICA ACUÁTICA)**

PRESENTA

M. en C. MAYRENE OBDULIA GUIMARAIS BERMEJO

TUTOR PRINCIPAL:

DR. MARTÍN MERINO IBARRA
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. ROCÍO J. ALCÁNTARA HERNÁNDEZ
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

DR. JAVIER ALCOCER DURAND
FES IZTACALA, UNAM

DR. MIROSLAV MACEK
FES IZTACALA, UNAM

DRA. GLORIA VILA CLARA FATJÓ
FES IZTACALA, UNAM

CD.MX., ENERO DE 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



**METABOLISMO COMUNITARIO PLANCTÓNICO EN UN EMBALSE TROPICAL
PROFUNDO CON ALTA VARIABILIDAD: EFECTOS DE LA DISPONIBILIDAD DE
NUTRIENTES, LA TEMPERATURA Y LA MEZCLA**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS
(QUÍMICA ACUÁTICA)**

PRESENTA

M. en C. MAYRENE OBDULIA GUIMARAIS BERMEJO

TUTOR PRINCIPAL:

DR. MARTÍN MERINO IBARRA
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. ROCÍO J. ALCÁNTARA HERNÁNDEZ
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

DR. JAVIER ALCOCER DURAND
FES IZTACALA, UNAM

DR. MIROSLAV MACEK
FES IZTACALA, UNAM

DRA. GLORIA VILA CLARA FATJÓ
FES IZTACALA, UNAM

MÉXICO, CD.MX., ENERO DE 2019

ÍNDICE

CONTENIDO	PÁGINA
RESUMEN	4
ÍNDICE DE TABLAS	5
ÍNDICE DE FIGURAS	7
LISTA DE ABREVIATURAS	10
I. INTRODUCCIÓN	12
II. ANTECEDENTES Y FUNDAMENTACIÓN	15
III.PREGUNTAS CIENTÍFICAS E HIPÓTESIS	19
IV.OBJETIVOS GENERAL Y ESPECÍFICOS	21
V. MATERIALES Y MÉTODOS	21
V.1. Área de estudio	21
V.2. Variables ambientales y clorofila <i>a</i>	23
V.3. Dinámica del oxígeno	24
V.3.1. Cálculos metabólicos	25
V.4. Análisis de datos	26
VI.RESULTADOS	29
VI.1. Características limnológicas	29
VI.1.1. Conductores Físicos	29
VI.1.2. Conductores Químicos	35
VI.1.3. Dinámica de los conductores ambientales	38
VI.1.4. Clorofila <i>a</i> y su relación con el metabolismo y los conductores ambientales	45
VI.2. Evolución de las tasas metabólicas y flujos de carbono	50
VI.2.1. Variación vertical de las tasas metabólicas ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-3}\text{h}^{-1}$)	50
VI.2.2. Variación de las tasas metabólicas por unidad de área ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$)	53
VI.2.3. Balance metabólico y flujos de carbono	56
VI.3. Relación tasas metabólicas y conductores ambientales	60
VII.DISCUSIÓN	79
VII.1. Características limnológicas	79
VII.1.1. Conductores ambientales	79
VII.1.2. Clorofila <i>a</i> y su relación con los conductores ambientales	85
VII.2. Tendencias espacio-temporales del metabolismo comunitario y papel del embalse en el ciclo de carbono	87
VII.3. Relación tasas metabólicas y conductores ambientales	91
VIII.CONCLUSIONES	96
IX. RECOMENDACIONES	100
X. LITERATURA CITADA	101
XI. ANEXOS	111

RESUMEN

Se evaluó la dinámica de las tasas de producción y respiración durante una escala de tiempo larga (2006-2015) en el reservorio tropical Valle de Bravo (VB), México, expuesto a marcadas fluctuaciones del nivel de agua, con el objetivo de identificar la variabilidad y tendencia del embalse en el ciclo global del carbono y su relación con conductores ambientales. El metabolismo comunitario planctónico fue determinado a través de la dinámica del oxígeno por medio de incubaciones de botellas claras y oscuras. La producción y respiración exhibieron un marcado gradiente vertical y las máximas tasas volumétricas se registraron entre la superficie y 1m de profundidad, reflejando una relación con la disponibilidad de luz. En la capa de producción, las tasas metabólicas mostraron heterogeneidad temporal, observándose los mayores cambios a escala intra - anual (estratificación-circulación). La producción primaria bruta osciló desde 0.15 hasta 1.26 $\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$, la respiración entre -0.13 a $-0.83 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ y la producción primaria neta desde -0.36 a $0.66 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$, con una profundidad media de 5.9 m durante la estratificación y de 6.8 en la circulación. La respiración debajo de la capa de producción tuvo un rango desde -0.23 a $-1.38 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ y fue producto de la mayor profundidad de mezcla, registrándose en estratificación hasta 10.1 m como promedio. La producción de carbono muestra un reservorio con una avanzada condición trófica y los altos registros de producción primaria bruta ($3.60 \text{ gC m}^{-2}\text{año}^{-1}$, media anual) lo ubican como un cuerpo de agua epicontinental hipertrófico. Cerca del 45 % de la producción anual promedio neta de carbono ($0.60 \text{ kg m}^{-2}\text{año}^{-1}$) fue exportada al hipolimnion y como promedio el 58 % fue reciclada en la columna de agua. En términos del total anual fijado en VB ($1.31 \text{ kgC m}^{-2}\text{año}^{-1}$) como promedio sólo el 19 % es secuestrado en los sedimentos. En general, la respiración promedio total del sistema ($6.89 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$) fue casi el doble de la producción bruta, por lo que el sistema tiene un comportamiento heterotrófico neto a lo largo de la década y significa en estado estable una liberación potencial neta de carbono a la atmósfera de $-3.29 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$. En VB existe un efecto multifactorial de los conductores ambientales sobre el metabolismo con una contribución pequeña, pero con muchas combinaciones posibles operando sobre cada tasa. El embalse, durante la estratificación, se hace más heterotrófico a medida que es más bajo el nivel de agua, y más autotrófico, a medida que aumenta la penetración de la luz. En circulación, se hace más autotrófico, ante aumentos de la disponibilidad de nitrógeno inorgánico disuelto y de la penetración de luz. El nivel del embalse, la profundidad de Secchi y la disponibilidad de nutrientes (NID) son conductores importantes del metabolismo en el reservorio, por lo que es necesario continuar con su seguimiento a través del monitoreo. Los parámetros físico - químicos permiten modelar más eficazmente el comportamiento de las tasas productivas durante el periodo de circulación que durante la estratificación, lo cual pudiera ser debido a la mezcla de procesos que tienen lugar y que resultan difíciles de aislar, como formación de ondas internas o seiches durante el período de estratificación. Estos resultados coinciden con recientes hallazgos sobre que los reservorios tropicales hipertróficos pueden ser altamente productivos y simultáneamente ser importantes fuentes de carbono a la atmósfera y reafirma la necesidad de estudiar el metabolismo comunitario planctónico en cuerpos acuáticos de pequeño y mediano tamaño a fin de ajustar los cálculos globales en términos de carbono, así como la importancia de incluir el nivel de agua debido a la intensificación de la heterotrofia cuando estos son reducidos.

ÍNDICE DE TABLAS

PÁGINA

Tabla 1. Conductores ambientales y clorofila a en Valle de Bravo; promedios durante la estratificación (E), circulación (C) y anualmente (A), entre el 2006–2015.	32
Tabla 2. Comportamiento de la profundidad de Secchi y el índice de fluctuación del nivel de agua (RLLF) entre el periodo de estratificación (n=65) y circulación (n=48).	33
Tabla 3. Comportamiento de los nutrientes ($\mu\text{mol L}^{-1}$) entre el periodo de estratificación (n=65) y circulación (n=48).	37
Tabla 4. Prueba de correlación, en estratificación (n=65) y en la capa de producción, entre el índice de fluctuación del nivel de agua (RLLF) y los conductores ambientales.	39
Tabla 5. Prueba de correlación, en circulación (n=48) y en la capa de producción, entre el índice de fluctuación del nivel de agua y los conductores ambientales.	43
Tabla 6. Prueba de correlación, en estratificación (n=65) y en la capa de producción, entre la clorofila a y los conductores ambientales. Las tasas metabólicas en $\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$.	45
Tabla 7. Prueba de correlación, en circulación (n=48) y en la capa de producción, entre la clorofila a y los conductores ambientales. Las tasas metabólicas en $\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$.	48
Tabla 8. Comportamiento de las tasas metabólicas entre los periodos de estratificación (n=65) y circulación (n=48), desde agosto 2006 a diciembre 2015 en Valle de Bravo.	55
Tabla 9. Promedios de las tasas metabólicas diarias en unidades de carbono ($\text{g C m}^{-2}\text{d}^{-1}$) en la capa de producción y en el ecosistema completo durante la estratificación (E), circulación (C) y anualmente (A) durante el periodo del 2006 al 2015.	58
Tabla 10. Fracción de producción (f-radio) que puede ser potencialmente exportada desde la capa de producción durante la estratificación (E), circulación (C) y anualmente (A), en el periodo del 2006 al 2015 en el embalse de Valle de Bravo.	60

Tabla 11. Prueba de correlación, en estratificación (n=65) y en la capa de producción, entre las tasas metabólicas y los conductores ambientales.	60
Tabla 12. Prueba de correlación, durante la estratificación (n=65), entre el cociente metabólico del embalse (en unidades de carbono) y los conductores ambientales (en toda la columna de agua).	63
Tabla 13. Prueba de correlación, en circulación (n=48) y en la capa de producción, entre las tasas metabólicas y los conductores ambientales.	65
Tabla 14. Prueba de correlación, durante la circulación (n=48), entre el cociente metabólico del embalse (en unidades de carbono) y los conductores ambientales (en toda la columna de agua).	69
Tabla 15. Prueba de correlación de la respiración y los conductores ambientales: (a) debajo de la capa de producción (RDCP) y (b) respiración total (RCP+RDCP). Mediciones de los conductores debajo de la capa de producción (DCP) y en toda la columna (TC).	70
Tabla 16. Compilación de datos de metabolismo en sistemas acuáticos tropicales. PPB, producción primaria bruta; R, respiración; PPN, producción primaria neta. Todas las unidades están en $\text{g C m}^{-2}\text{d}^{-1}$. Los sistemas fueron ordenados por orden creciente de PPB.	80
Tabla 17. Dominancia de suelos ricos en materia orgánica en la cuenca hidrográfica de Valle de Bravo.	89

ÍNDICE DE FIGURAS	PÁGINA
Figura 1. Ubicación del embalse de Valle de Bravo. El círculo central indica la estación de muestreo (E5).	22
Figura 2. Variación vertical y temporal de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) en el embalse de Valle de Bravo desde 2007 a 2015.	31
Figura 3. Fluctuaciones del nivel de agua en el embalse de Valle de Bravo desde el 2006 al 2015.	34
Figura 4. Variación del parámetro de estratificación (Φ , J m^{-3}) en el embalse de Valle de Bravo en el periodo de agosto de 2006 a diciembre 2015.	34
Figura 5. Variación vertical y temporal del oxígeno disuelto (OD, mg L^{-1}) en el embalse de Valle de Bravo desde 2007 a 2015.	36
Figura 6. Comportamiento durante la estratificación (n=65) de las concentraciones de nutrientes en función del nivel de agua: (a) PRS, (b) SiRS y (c) PT.	39
Figura 7. Comportamiento durante la estratificación (n=65) de la temperatura del agua en función del nivel de agua.	41
Figura 8. Comportamiento durante la estratificación (n=65) de la disponibilidad de luz en función del nivel de agua.	42
Figura 9. Comportamiento durante la estratificación (n=65) del parámetro de estratificación (Θ) en función del nivel de agua.	42
Figura 10. Comportamiento durante la circulación (n=48) de las concentraciones de sílice reactivo soluble (SiRS) en función del nivel de agua.	44
Figura 11. Comportamiento durante la circulación (n=48) del parámetro de estratificación (Θ) en función del nivel de agua.	44
Figura 12. Relación durante la estratificación (n=65) de la clorofila a : (a) SiRS; (b) PRS.	46
Figura 13. Relación durante la estratificación (n=65) de la clorofila a : (a) profundidad de Secchi; (b) parámetro de estratificación (Φ).	47

Figura 14. Relación durante la circulación (n=48) de la clorofila α : (a) NID; (b) profundidad de Secchi y (c) RLLF.	49
Figura 15. Variaciones verticales de las tasas metabólicas a lo largo de un ciclo anual dentro de la capa de producción en el embalse de Valle de Bravo: (a) producción primaria bruta (PPB); (b) respiración (R_{CP}) y (c) producción primaria neta (PPN).	52
Figura 16. Variaciones temporales en el embalse Valle de Bravo desde agosto 2006 a diciembre 2015: (a) producción primaria bruta (PPB); respiración (R_{CP}) y producción primaria neta (PPN) en la capa de producción; (b) respiración aerobia por debajo de la capa de producción (R_{DCP}). Barras de error indican el intervalo de confianza (IC), calculado a partir del ES propagado y df para $\alpha = 95 \%$.	54
Figura 17. Balance metabólico ecosistémico (PPB: R_{total} , cociente en unidades de carbono) en el embalse de Valle de Bravo desde noviembre de 2007 a diciembre 2015. Línea discontinúa roja denota tendencia.	59
Figura 18. Relación durante la estratificación (n=65) de la producción primaria bruta (PPB): (a) Índice de fluctuación del nivel de agua (RLLF) y (b) parámetro de estratificación (Φ).	62
Figura 19. Relación durante la estratificación (n=65) de la producción primaria neta (PPN) con el nitrógeno inorgánico disuelto (NID).	63
Figura 20. Relación durante la estratificación (n=65) del balance metabólico del embalse (en unidades de carbono): (a) índice de fluctuación del nivel de agua (RLLF) y (b) profundidad de Secchi.	64
Figura 21. Relación durante la circulación (n=48) de la producción primaria bruta (PPB): (a) concentraciones <i>in situ</i> de nitrógeno inorgánico disuelto (NID), (b) profundidad de Secchi y (c) parámetro de estratificación (Φ).	66
Figura 22. Relación durante la circulación (n=48) de la respiración en la capa de producción (R_{CP}) con la profundidad de Secchi.	68
Figura 23. Relación durante la circulación (n=48) de la producción primaria neta (PPN) con las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (NID).	68

Figura 24. Relación durante la circulación (n=48) del balance metabólico del embalse (en unidades de carbono): (a) profundidad de Secchi y (b) concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (NID).	69
Figura 25. Esquema de las relaciones significativas entre los conductores ambientales y las tasas metabólicas en Valle de Bravo, durante 2006-2015: (a) estratificación; (b) circulación. Los valores porcentuales indican la disminución o aumento de la tasa con respecto a su valor promedio.	72
Figura 26. Esquema de las relaciones significativas entre los conductores ambientales y el cociente metabólico PPB:Rtotal (en unidades de carbono) en Valle de Bravo durante 2006-2015: (a) estratificación; (b) circulación. Los valores porcentuales indican la disminución o aumento del indicador con respecto a su valor promedio.	73
Figura 27. Distribución entre la PPB estimada y observada (muestra de aprendizaje).	75
Figura 28. Comparación entre los valores de PPB observados con los estimados por el modelo de predicción.	76
Figura 29. Distribución entre la PPN estimada y observada (muestra de aprendizaje).	77
Figura 30. Comparación entre los valores de PPN observados con los estimados por el modelo de predicción.	78

LISTA DE ABREVIATURAS

PPB	Producción primaria bruta
R _{CP}	Respiración en la capa de producción
R _{DCP}	Respiración debajo de la capa de producción
R _{total}	Respiración en toda la columna de agua
PPN	Producción primaria neta
PPB:R _{total}	Balance metabólico
VB	Valle de Bravo
E	Periodo de estratificación
C	Periodo de circulación
A	Anualmente
CP	Capa de Producción
DCP	Debajo de la capa de producción
TCA	Toda la columna de agua
Z _{CP}	Profundidad de la capa de producción
Z _{mez}	Profundidad de la capa de mezcla
Φ	Parámetro de estratificación
RLLF	Índice relativo de fluctuación del nivel de agua
OD	Oxígeno disuelto
SiRS	Sílice reactivo soluble
NID	Nitrógeno inorgánico disuelto
PRS	Fósforo reactivo soluble
PT	Fósforo total
NT	Nitrógeno total
COD	Carbono orgánico disuelto
Temp	Temperatura

p	nivel de significancia (usualmente en estudios ecológicos < 0.05)
ES	Error estándar
<i>gf</i>	Grados de libertad
n	Número de observaciones
IC	Intervalos de confianza

I. INTRODUCCIÓN

La introducción al estudio del metabolismo comunitario en los sistemas acuáticos (Odum 1956) constituyó un parteaguas en la ecología acuática, debido a que permite obtener estimaciones e información integradas de todo el ecosistema o partes del mismo, en términos de tasas de producción y consumo de materia orgánica (Odum, 1971). Los estudios en lagos han estado motivados fundamentalmente por la eutrofización y otros problemas de contaminación (Downing, 2014), por lo que las tasas metabólicas a escalas ecosistémicas son métricas fundamentales (Hoellein *et al.*, 2013), por cuanto se ven reflejados directamente los problemas de enriquecimiento y son muy útiles para evaluar la respuesta de los ecosistemas acuáticos y los complejos cambios que traen a la biosfera (Staeher *et al.*, 2012).

Se ha cuantificado que del 50 al 85 % del oxígeno que respiramos proviene de la producción primaria del océano, mientras que aún no se tienen datos globales del suministro por parte de los lagos (Downing, 2014). Si se tiene en cuenta el mayor enriquecimiento de nutrientes de estas aguas con respecto a las marinas, no sería nada despreciable su contribución tanto al balance del oxígeno global como al del carbono (Lewis, 2011; Downing, 2014). Las mayores estimas en los flujos de oxígeno y carbono han quedado para los grandes lagos por el porcentaje que representan. Sin embargo, recientemente se ha dado mayor importancia al papel de los lagos medianos y pequeños en esos cálculos globales, debido a lo nada despreciables flujos de carbono (Cole *et al.*, 2007; Alin y Johnson, 2007; Tranvik *et al.*, 2009; Lewis, 2011; Raymond *et al.*, 2013; Downing, 2014), que ilustran la controversia existente sobre su magnitud.

Una de las principales causas de la incertidumbre en los balances regionales y globales, es la escasez de estudios de flujos de carbono y metabolismo comunitario en lagos y reservorios tropicales (St. Louis *et al.*, 2000; Cole *et al.*, 2007; Tranvik *et al.*, 2009; Staeher *et al.*, 2012; Sarmiento, 2012; Raymond *et al.*, 2013; Alcocer *et al.*, 2014; Almeida *et al.*,

2016). Duarte y Prairie (2005) apuntaron que la mayoría de los ríos y lagos de oligo a mesotróficos son fuentes de carbono, aspecto confirmado por Hoellein *et al.* (2013), quienes encontraron que el 61 % de los lagos, en su mayoría templados, fueron heterotróficos. Adicionalmente, estudios recientes muestran que en los ecosistemas acuáticos eutróficos tropicales su respiración puede sobrepasar su producción primaria y ser emisores importantes de carbono a la atmósfera (Gupta *et al.*, 2008; Almeida *et al.*, 2016 y Räsänen *et al.*, 2018). En esta misma línea, Raymond *et al.* (2013) plantearon que los sistemas tropicales son *hotspots* emisores de carbono, que representan el 34 % de las emisiones globales de aguas continentales y que los reservorios tropicales, emiten de 3 a 5 veces más CH₄ y CO₂ que los sistemas acuáticos no tropicales (Barros *et al.*, 2011). Sin embargo, la escasez de datos de sistemas tropicales es crítica para un completo entendimiento del rol de la eutrofización y los flujos de carbono en sistemas acuáticos de aguas cálidas (Almeida *et al.*, 2016).

El cambio climático, afectado por estos flujos de carbono, es un proceso que afecta a los cuerpos de agua y su papel en los ciclos globales (Kosten *et al.*, 2010). Para abordar sus efectos y predecir mejor las tendencias futuras, es necesario un monitoreo a largo plazo que permita evaluar la variabilidad metabólica a nivel local y a niveles regionales (Staeher *et al.*, 2010; Sarmiento, 2012; Solomon *et al.*, 2013; Agusti *et al.*, 2017). El balance metabólico de un sistema es el resultado de múltiples procesos que afectan a la fotosíntesis y a la respiración, tales como la disponibilidad de nutrientes y de luz, la temperatura, la herbivoría, procesos de mezcla, entre otros y que son llamados conductores ambientales (en inglés “drivers”). La forma en que estos procesos influyen sobre la productividad de los lagos y embalses ha sido un tema al que se han dirigido importantes esfuerzos desde tiempo atrás (*e.g.* Brylinsky y Mann 1973; Horne *et al.*, 1975). Si bien se ha ganado comprensión en este sentido, aún no se han logrado dilucidar plenamente la importancia relativa de los conductores ambientales sobre las variaciones metabólicas (Coloso *et al.*, 2011; Staeher, 2012; Solomon *et al.*, 2013).

El monitoreo integral del ecosistema a una de escala de tiempo larga puede ayudar a identificar las variaciones relacionadas con los conductores ambientales (Solomon *et al.*, 2013) y así poder entender la alta variabilidad metabólica en los diferentes sistemas (Coloso *et al.*, 2011), con el fin de trazar adecuadas acciones de manejo para mitigar los diferentes efectos sobre los ecosistemas acuáticos epicontinentales. Entre estos conductores ambientales, los físicos han sido los menos estudiados, debido en parte a la complejidad para aislarlos de entre otros efectos simultáneos de los múltiples conductores que operan (Hoellein *et al.*, 2013, Coloso *et al.*, 2011, Hararuk *et al.*, 2018).

Las fluctuaciones del nivel de agua (en inglés WLF) ha sido señalado como uno de los conductores con impactos sobre la estructura planctónica y el funcionamiento del ecosistema (Gerald y Boavida, 2005; Wantzen *et al.*, 2008; Mac Donagh *et al.*, 2009; Zohary y Ostrovsky 2011, Kolding y van Zwieten, 2012, Valeriano-Riveros *et al.*, 2014). Una de las consecuencias de las variaciones del nivel de agua es la estimulación de eventos de mezclas de frontera y arrastre hipolimnético (Ramírez- Zierold *et al.*, 2015). Sin embargo, la mayoría de las investigaciones sobre el impacto de excesivas fluctuaciones del nivel de agua ha quedado en lagos bajos y humedales (Leira y Cantonati 2008) y más escasamente abordado en los trópicos (Zohary y Ostrovsky 2011). La respuesta de los ecosistemas acuáticos a las fluctuaciones del nivel de agua, particularmente los profundos, es un campo poco estudiado y de importancia crucial para la gestión de los recursos hídricos, donde los limnólogos tendrán un papel de liderazgo en el futuro cercano (Zohary y Ostrovsky, 2011).

Este proyecto de tesis está dirigido a evaluar la dinámica de las tasas de producción y respiración durante una escala de tiempo larga (2006-2015) en un reservorio tropical eutrófico expuesto a marcadas fluctuaciones del nivel de agua, con el objetivo de identificar la variabilidad y tendencia de su metabolismo comunitario y el rol de conductores físicos (nivel de agua, temperatura y transparencia) y químicos (cargas de

nutrimentos y concentraciones *in situ*). Este trabajo, contribuye a aumentar el conocimiento del papel de este tipo de sistema en el ciclo del carbono, aporta datos de sistemas tropicales para las cuantificaciones de flujos de carbono a escala nacional, regional y global, y proporciona elementos para mejorar la eficiencia con la que se gestionan los sistemas acuáticos epicontinentales.

II. ANTECEDENTES Y FUNDAMENTACIÓN

El embalse de Valle de Bravo, ubicado en la región central de México, se comporta como un lago monomítico cálido (Monroy, 2004; Merino-Ibarra *et al.*, 2008) que permanece estratificado desde marzo hasta octubre y circula durante los meses de invierno (~noviembre-febrero). Durante el periodo de estratificación el hipolimnion es anóxico, mientras que toda la columna de agua permanece subsaturada (60%) durante la mezcla (Merino-Ibarra *et al.*, 2008), producto a su condición eutrófica, la cual se ha mantenido desde que fue reportada por Olvera-Viascán *et al.* (1998). Debido a su importancia como fuente de agua para la Cuenca de México y a su valor como sitio turístico, en 2001 se inició un amplio programa de investigación multidisciplinaria y monitoreo del sistema que continúa hasta la fecha (Ramírez-Zierold *et al.*, 2013).

La falta de control sobre las descargas de desechos domésticos, agrícolas y piscícolas en su cuenca ha generado que el embalse de VB esté expuesto a grandes fluctuaciones de la carga de nutrientes que recibe, llegando a alcanzar hasta 116.8 t P año⁻¹ y 557.1 t N año⁻¹ (Ramírez-Zierold *et al.*, 2010). Como resultado, las concentraciones de nutrimentos en el reservorio se han mantenido altas desde el 2002 (Merino-Ibarra *et al.*, 2008; Valdespino-Castillo *et al.*, 2014), durante el 2002 al 2015 el nitrógeno inorgánico disuelto (NID) y el fósforo reactivo soluble (PRS) registraron promedios de 21.1 µM y 0.71 µM, respectivamente (Barjau-Aguilar, 2018). Estas concentraciones están por encima del umbral definido para el desarrollo del fitoplancton (Reynolds, 1999; 2006) y no ha sido encontrada evidencia de limitación de nutrientes para la producción primaria en este

sistema acuático (Merino-Ibarra *et al.*, 2008; Valdespino-Castillo *et al.*, 2014; Valeriano-Riveros *et al.*, 2014). Las altas concentraciones de clorofila *a* (130 – 177 mg m⁻²) y baja profundidad de Secchi (1.2 – 2.5 m) (Valdespino-Castillo *et al.*, 2014) apoyan los hallazgos anteriores.

Asociadas al ciclo anual de estratificación-circulación del embalse VB, también se presentan variaciones considerables de temperatura, en el rango de 17 °C a 24 °C (Merino-Ibarra *et al.*, 2008; Ramírez-Zierold *et al.*, 2010). La marcada homogeneidad vertical que mantiene el embalse durante el período de circulación, de noviembre a febrero, indica una elevada intensidad y frecuencia de los procesos de mezcla vertical en este período (Monroy, 2004; Merino-Ibarra *et al.*, 2008).

Parte de la energía necesaria para dicha mezcla vertical la suministra el viento, que en VB tiene un marcado régimen diurno. Entre el mediodía y el atardecer (~12 a 19 h) el viento sopla a lo largo del embalse con gran intensidad (velocidad media de 7.4 m/s y ráfagas de hasta 16.5 m/s). En la noche y la mañana (~19 a 12 h) el viento sopla en la dirección inversa con mucha menos intensidad (1.7 m/s en promedio; Monroy, 2004; Merino-Ibarra *et al.*, 2008). Asociado a este patrón, Merino *et al.* (2003) identificaron fuertes oscilaciones verticales de la termoclina de hasta 7 m (esta profundidad llega hasta el hipolimnion), con velocidades de (~1 m/h) en los extremos del embalse, indicativas de la formación de ondas internas o seiches durante el período de estratificación.

Se ha demostrado (Ostrovsky *et al.*, 1996) que las ondas internas impulsan procesos de mezcla en las fronteras (“*boundary mixing*” en inglés) en sistemas similares a VB (en términos de tamaño, profundidad y regímenes térmicos y de viento), como el Lago Kinneret (Israel). Por ello, se ha postulado (Monroy, 2004; Merino-Ibarra *et al.*, 2008) que en VB ocurren este tipo de procesos de mezcla parcial durante la estratificación. Las evidencias indirectas de la ocurrencia de estos procesos incluyen: 1) el aumento de la temperatura hipolimnética (Merino-Ibarra *et al.*, 2008; Valeriano-Riveros *et al.*, 2014) y

2) la observación de pequeños incrementos de corta duración en la concentración de oxígeno por debajo de la termoclina (Valdespino-Castillo *et al.*, 2014), que contrastan con la total anoxia que caracteriza el hipolimnion de VB (Ramírez-Zierold *et al.*, 2010).

Adicionalmente, a partir de 2006 se han registrado importantes variaciones en el nivel de agua en VB, llegando a reducirse hasta en 8 m en 2008-2009 (Valeriano-Riveros *et al.*, 2014) y en 2013 (Ramírez-Zierold *et al.*, 2013). Se ha propuesto que estas reducciones del nivel intensifican la interacción de las ondas con el fondo del embalse (considérese que su profundidad media a plena capacidad es de 21 m y la de la termoclina de entre 8 y 12 m) lo cual incrementaría significativamente la frecuencia e intensidad de eventos de mezcla parcial asociados (Ramírez-Zierold *et al.*, 2015).

La comunidad planctónica del reservorio muestra cambios en su abundancia y composición, sobre todo relacionado con los periodos de estratificación y circulación. Durante la estratificación, el fitoplancton es generalmente dominado por cianobacterias, mientras durante la circulación son las diatomeas las más abundantes (Ramírez-García *et al.*, 2002; Valeriano-Riveros, 2007 y Cruz y Cruz, 2007). La comunidad de zooplancton es dominada por especies de pequeño tamaño, particularmente rotíferos, como una consecuencia de la dominancia de cianobacterias (Nandini *et al.*, 2008), aunque cladóceros y copépodos también están presentes. Se han observado picos en la biomasa de cladóceros en algunos momentos de la circulación cuando las diatomeas fueron dominantes (Ramírez-García *et al.*, 2002).

También se han documentado cambios importantes en la composición del plancton ante reducciones del nivel del agua (Jiménez-Contreras *et al.*, 2009; Valeriano-Riveros *et al.*, 2014). Con base en ello, inclusive se ha postulado la posibilidad de evitar los florecimientos de cianobacterias en el embalse mediante la manipulación del nivel (Valdespino-Castillo, 2008; Valdespino-Castillo *et al.*, 2014; Valeriano-Riveros *et al.*, 2014).

Un primer análisis del metabolismo comunitario de VB fue llevado a cabo durante un ciclo anual (2006-2007; Valdespino-Castillo, 2008), encontrándose diferencias en las tasas metabólicas entre la estratificación y la circulación. Los autores encontraron una disminución marcada de la producción bruta y la producción neta, con respecto a la estratificación, y postularon el hecho de una posible herbivoría debido al aumento, para el mismo momento, de la biomasa de cladóceros. Por otro lado, abordaron que las fluctuaciones del nivel de agua afectaban las tasas metabólicas, particularmente la respiración, presumiblemente debido a su intensificación por la mezcla. Adicionalmente, concluyeron que el efecto de la mezcla enmascaraba el conocido efecto de la temperatura sobre la respiración, cuando los ciclos de estratificación-circulación eran analizados en su conjunto.

Las tasas de enterramiento de carbono han sido evaluadas usando registros sedimentarios y métodos radiométricos (Carnero-Bravo *et al.*, 2014). Los autores encontraron que el flujo de carbono a los sedimentos se incrementó significativamente después de 1991, elevándose desde un valor promedio previo de $174 \text{ g C m}^{-2}\text{a}^{-1}$ a $250 \text{ g C m}^{-2}\text{a}^{-1}$, entre 1993 y 2005.

En su conjunto, los resultados de los estudios precedentes refuerzan el planteamiento de este trabajo de tesis en cuanto a la amplitud de condiciones que presentan en VB los conductores seleccionados, que puede resumirse en: (1) variabilidad en las concentraciones y las cargas de nutrientes, (2) procesos de mezcla vertical, tanto integrales (durante la circulación) como parciales durante la estratificación, los cuales varían con los cambios del nivel del embalse, (3) cambios en la composición fitoplanctónica y zooplanctónica asociadas a fluctuaciones del nivel de agua, (4) variaciones térmicas intra e interanuales amplias y (5) variaciones metabólicas importantes, tanto entre los periodos de circulación y de estratificación, como al interior de los mismos.

Los estudios en el embalse VB, aunque abarcan una gran variedad de aspectos, han estado fragmentados en el tiempo. Una integración temporal y multifactorial que incorpore las amplias variaciones de todos estos conductores y procesos pueden cosechar el amplio esfuerzo, profundizando en la comprensión de las interacciones de los procesos involucrados y aportar nuevo y trascendente conocimiento. En particular, sería muy relevante la aportación sobre los efectos de la mezcla en los balances productivos y su incidencia en el ciclo del carbono, dado que es un tema aún pendiente de resolver.

Otro aspecto que da fortaleza al estudio es la posibilidad de analizar las relaciones entre los cambios metabólicos y los conductores a diferentes escalas (en la profundidad, integrada, mensual, por periodo y anual), que incluyen el análisis tanto en valores normalizados por el volumen como por el área, enfoques que representan diferentes aspectos de los sistemas (Horne *et al.*, 1975), lo que dará más posibilidades de identificar relaciones significativas.

Por otro lado, el conocimiento que se pretende generar también tiene un potencial de aplicación importante a nivel local y regional. La mayor comprensión de los efectos de los cambios a los que se somete el embalse, así como la posibilidad de utilizarla de manera predictiva, pueden ser elementos de utilidad para el manejo del lago, que permitan mejorar la calidad de sus aguas y evitar riesgos a la salud con un importante ahorro de recursos y tiempo. A nivel nacional y regional, donde el deterioro de la calidad de los lagos y presas tropicales avanza a tasas mucho mayores que la comprensión de los procesos que en ellos operan, los resultados de esta tesis podrían tener una aplicación relevante.

III. PREGUNTAS CIENTÍFICAS E HIPÓTESIS

La complejidad de las interacciones posibles entre el metabolismo y los conductores de interés, que a su vez son difíciles de abarcar con un solo parámetro o indicador, determina una gran diversidad de preguntas posibles. Algunas de las más evidentes en este momento son ¿Cómo varía el metabolismo comunitario planctónico temporalmente en

las diferentes escalas?, ¿Cuál es la importancia relativa de cada uno de los conductores ambientales sobre el metabolismo comunitario planctónico?, ¿Cómo es el balance metabólico del embalse y cuáles condiciones y conductores lo determinan? El proyecto implica diversas hipótesis, algunas que guardan relación con las preguntas posibles, y otras que están implícitas en el diseño del proyecto.

Hipótesis implícitas en el planteamiento:

1. En VB tienen lugar procesos de mezcla parcial durante la estratificación, como se ha postulado en los estudios antecedentes, y la intensidad de estos procesos varía en función del nivel del embalse, por lo que el espacio observacional disponible (2006-2015) incluye un rango amplio de dicha variación.
2. En su conjunto, las variaciones de conductores y metabolismo incluidas en dicho espacio permitirán identificar relaciones cuantitativas entre conductores ambientales y variables comunitarias, que permitirán hacer predicciones y profundizar en la comprensión de los procesos involucrados.

Hipótesis sobre las preguntas:

3. Durante la estratificación, será mayor el efecto de la disponibilidad de nutrientes, de la temperatura y/o de los procesos de mezcla parciales. La importancia relativa del efecto de estos últimos se incrementará conforme disminuya el nivel.
4. La carga de nutrientes al embalse será mejor indicador de los efectos de la disponibilidad de nutrientes que las concentraciones *in situ*.
5. Los indicadores del balance metabólico, como PPN y PPB:Rtotal, y por tanto la captura de carbono del embalse se reducirán al incrementarse los procesos de mezcla, en particular durante el período de circulación, pero también durante la estratificación cuando el nivel sea bajo.

IV. OBJETIVOS

Objetivo general:

Evaluar el metabolismo comunitario planctónico en el embalse tropical de Valle de Bravo en el periodo 2006-2015, e identificar sus relaciones con la disponibilidad de nutrientes, la temperatura y los procesos de mezcla.

Objetivos específicos:

1. Evaluar la producción primaria bruta (PPB), la respiración (R) y la producción primaria neta (PPN) en VB y sus variaciones durante dicho periodo.
2. Evaluar el balance metabólico y la captura de carbono del embalse.
3. Evaluar cuantitativamente las relaciones entre los indicadores de disponibilidad de nutrientes, temperatura y procesos de mezcla, y los indicadores del metabolismo comunitario (PPB, R, PPN, entre otros).
4. Modelar o esquematizar los efectos de los conductores ambientales sobre el metabolismo.

V. MATERIALES Y MÉTODOS

V.1. Área de estudio

Valle de Bravo es un reservorio tropical localizado al Oeste de la ciudad de Toluca y a una altitud de 1830 msnm (Fig.1). El área es de 18.55 km², con una longitud superficial máxima de 6.9 km, una profundidad promedio de 21.1 (máximo 38.6 m) y una capacidad máxima de almacenamiento de 391×10^6 m³ (Merino-Ibarra *et al.*, 2008). Constituye el mayor embalse del Sistema Cutzamala (compuesto de 7 reservorios), el cual suministra más del 30 % del agua al área metropolitana de la Ciudad de México (Ramírez-Zierold *et al.*, 2010).

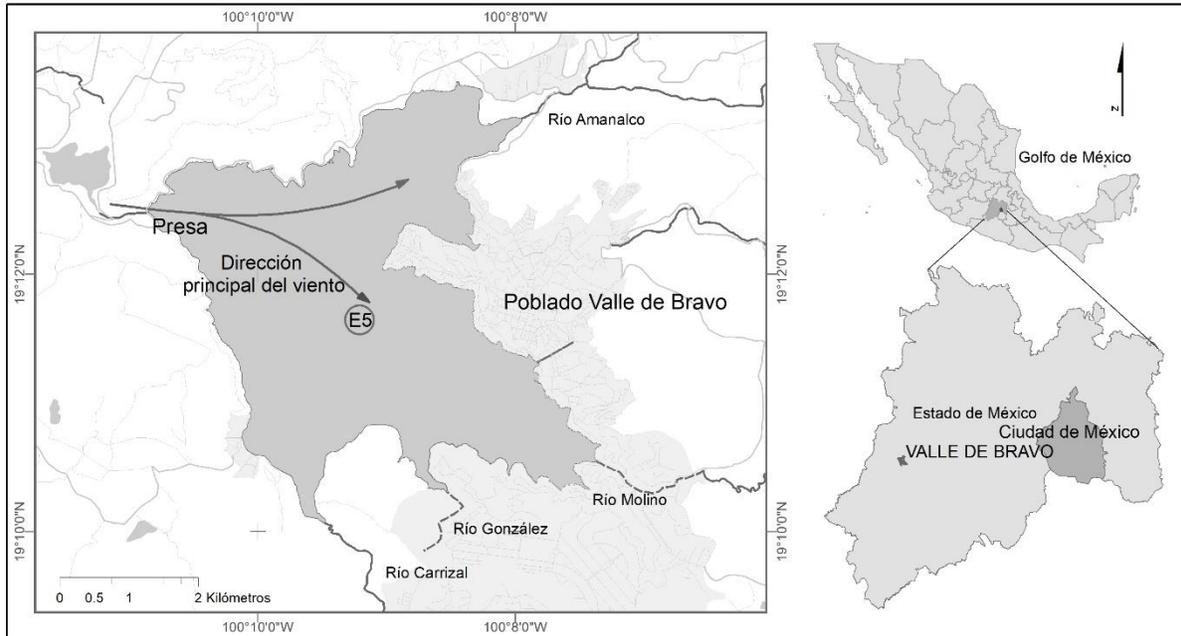


Figura 1. Ubicación del embalse de Valle de Bravo. El círculo central indica la estación de muestreo (E5).

Fisiográficamente la cuenca está conformada por lomeríos y mesetas; el suelo dominante es de tipo acrisol órtico y andosol húmico de textura media, con un lecho rocoso entre 10 y 50 cm de profundidad. La vegetación consiste en bosques de pino-encino, vegetación secundaria y agricultura de temporal (Olvera-Viascán, 1992).

El clima es templado subhúmedo y semicálido con una pronunciada estación seca (oct-may) y una estación húmeda (jun-sep). La precipitación media anual es 836 mm y una evaporación media anual de 1620 mm (García, 2004; Ramírez-Zierold *et al.*, 2010). Las entradas más importantes de agua son a través de la lluvia y por los ríos Amanalco, Molino, González, Tizates y Carrizal (Fig. 1). Las salidas de agua son la evaporación y la extracción de agua por la cortina, está última acción es variable, llegándose a registrar hasta 12 m por debajo de la capacidad máxima del reservorio (Valeriano-Riveros *et al.*, 2014). El embalse presenta un particular régimen de viento fuerte diurno (12:00 a 18:00 h) de dirección Noreste-Sureste (de la cabeza hacia las colas del embalse) y de intensidad

promedio de 7.4 m s^{-1} , con rachas de hasta 15 m s^{-1} (Merino *et al.*, 2003; Merino-Ibarra *et al.*, 2008).

V.2. Variables ambientales y clorofila *a*

Los muestreos e incubaciones se llevaron a cabo mensualmente desde desde julio/2006 hasta diciembre/2015. Los parámetros ambientales fueron determinados antes y después de las incubaciones de oxígeno y luego promediados. La temperatura, concentraciones de oxígeno disuelto y su saturación, fueron determinados a intervalos de 1 m de profundidad en toda la columna por medio de una sonda multiparamétrica (Yellow Springs Instruments modelo 6600). La profundidad de Secchi fue medida con el disco estándar de Secchi.

Para las determinaciones de nutrientes, N y P totales y fracciones, así como clorofila *a*, se colectó agua a diferentes profundidades (1, 2, 4, 6, 8, 12, 20 y hasta 24 m, cuando el nivel del agua en el embalse lo permitió) utilizando una botella tipo Niskin. Para las cargas de nutrientes se colectó agua en fuentes próximas al reservorio (ríos y salidas de aguas residuales) y el flujo de agua se determinó midiendo la sección transversal del afluente y la velocidad usando una boya de deriva. Las muestras para su posterior procesamiento fueron filtradas, fijadas o mantenidas a temperaturas específicas y luz adecuadas para evitar alteraciones, según lo especificado por Grasshoff *et al.* (1993) y Valderrama (1981).

Las concentraciones de clorofila *a* se determinaron a partir de las muestras de superficie, 1m y la integración de los niveles correspondientes al epilimnion e hipolimnion, siguiendo lo especificado por Valdespino-Castillo (2008). Las muestras de clorofila *a* fueron filtradas con membranas de nitrocelulosa de $0.45 \mu\text{m}$ (Millipore™), extraídas con acetona al 90 % y determinadas mediante un espectrofotómetro y siguiendo las ecuaciones de Jeffrey y Humpfrey (1975).

Las concentraciones de nutrientes (SiRS) se determinaron mediante analizador de flujo segmentado (Skalar modelo SanPlus), siguiendo a Grasshoff *et al.* (1983). El NT y PT, así como sus fracciones, según Valderrama (1981). Los datos de cargas y concentraciones *in situ de* nutrimentos fueron obtenidas de la base de datos del laboratorio de Biogeoquímica Acuática.

V.3. Dinámica del oxígeno

La evolución del oxígeno se cuantificó mediante incubaciones *in situ* de botellas claras y oscuras (Wetzel y Likens 1991 y Valdespino-Castillo *et al.*, 2014). Los muestreos se realizaron en una estación central (Fig.1), respaldada por la verificación de la homogeneidad horizontal existente en la capa mezclada del reservorio (Nandini *et al.*, 2008) debido al intenso viento diurno (Merino-Ibarra *et al.*, 2008). Las botellas fueron incubadas en un lapso de entre 4 y 6 h (horas-luz) a las profundidades de 0, 1, 2, 4, 8, 12, 20 y 24 m, y lo más cercano al fondo como fuera posible, dependiendo de la profundidad del embalse en el momento del muestreo.

En cada profundidad nueve botellas fueron llenadas (tres para la determinación de oxígeno inicial, tres para la incubación con luz y tres para la incubación oscura). Durante los muestreos se tuvo extrema precaución para evitar burbujeos o contactos prolongados con la atmósfera y así minimizar afectaciones externas en las concentraciones de oxígeno durante la colecta y manipulación de las muestras, como lo recomiendan Valdespino-Castillo *et al.* (2014). Posteriormente las muestras fueron fijadas con sulfato manganoso y yoduro alcalino hasta su posterior procesamiento. La concentración de oxígeno disuelto en cada botella fue determinada en el laboratorio, por triplicado para cada muestra, según el método de Winkler (Wright, 1983) para minimizar y evaluar el error (Valdespino-Castillo *et al.*, 2014).

V.3.1. Cálculos metabólicos

La producción primaria bruta (PPB), producción primaria neta (PPN) y respiración comunitaria (R) fueron calculadas usando las tasas de cambio en las botellas luminosas y oscuras, respectivamente, siguiendo a Wetzel y Likens (1991) y utilizando las siguientes ecuaciones:

$$R = O_0 - O_i \quad PN = O_c - O_i \quad \text{y} \quad PB = PN - R = [O_c - O_i] - [O_0 - O_i] = O_c - O_0$$

donde: O_i : concentración de oxígeno inicial,

O_0 : concentración de oxígeno tras la incubación oscura,

O_c : concentración de oxígeno tras la incubación clara.

Posteriormente fueron divididas las diferencias entre las concentraciones de oxígeno inicial y final por el tiempo de incubación específica para cada grupo de botellas. Siguiendo a Valeriano-Riveros *et al.* (2014), la profundidad de la capa de producción (Z_{CP} ; asumiendo el límite donde la PPB=0) fueron calculadas por medio de correlaciones usando la profundidad de Secchi. Se obtuvieron dos correlaciones (estratificación y circulación), en el caso de la estratificación se obtuvo un coeficiente de 4.149 ($n=26$, $R^2=0.85$) y en circulación 3.295 ($n=29$, $R^2=0.90$). Ambos coeficientes fueron multiplicados por la profundidad de Secchi para obtener la Z_{CP} en aquellos meses en que no era fácilmente identificable el límite de esta capa (PPB=0) debido fundamentalmente a que no coincidía con una profundidad muestreada.

Para obtener las tasas por unidad de área, las tasas volumétricas fueron integradas en la capa de producción. Para esto, las tasas a cada profundidad muestreada fueron multiplicadas por el espesor de la capa de agua que representaba. El mismo procedimiento fue usado para integrar las tasas respiratorias por debajo de la capa de producción, las cuales fueron desde la Z_{CP} hasta la última profundidad incubada. Ambas

respiraciones (R_{CP} y R_{DCP}) fueron sumadas para obtener la respiración total del sistema ($R_{total}=R_{CP}+R_{DCP}$) en toda la columna de agua.

Para calcular las tasas a escala diaria, la producción horaria fue multiplicada por el fotoperiodo correspondiente para cada mes de muestreo a esta latitud. En el caso de la respiración diaria, la respiración durante la noche en la capa de producción fue calculada multiplicando las horas noches por la tasa de respiración oscura, conservativamente estimada como el 10 % de la PPB según lo propuesto por Geider y Osborne (1989). Por debajo de la capa de producción, la respiración diaria fue asumida constante y, por tanto, estimada multiplicando R_{DCP} por 24 horas. La proporción PPB: R_{total} (en unidades de carbono) fue usada para evaluar el balance metabólico del ecosistema en su conjunto.

Las tasas de oxígeno fueron convertidas a tasas de carbono usando el teórico y ampliamente usado valor de conversión $PQ = 1.3$ y $RQ = 1.0$ (Gazeau et al., 2005). La proporción NPP/GPP (f ; *sensu* Falkowski et al., 2003), fue considerada para evaluar la fracción de producción en forma de biomasa que puede ser potencialmente exportable desde la capa de producción hacia profundidades inferiores. Para determinar el porcentaje de producción primaria que se recicla en la columna de agua, se utilizaron las mediciones promedio de enterramiento de carbono del reservorio ($250 \text{ g C m}^{-2}\text{año}^{-1}$), desarrolladas por Carnero-Bravo et al. (2014).

V.4. Análisis de datos

Los diagramas de contorno se construyeron en Surfer 11.0.642 (Golden Software, Inc.). Se utilizó el algoritmo Kriging a través del método de variograma lineal predeterminado del software. Para los diagramas de temperatura y oxígeno (figuras 2 y 5) se utilizó una malla de 2632×108 para obtener un espaciamiento de puntos de aproximadamente 1 mes en el eje horizontal y de 1.1 m en el eje vertical. Los contornos de variación vertical de las tasas metabólicas (Figura 10) se obtuvieron usando promedios mensuales desde la

superficie hasta 4 m, para un año promedio, utilizando una elipse de búsqueda de 4 meses y 2 m, respectivamente.

Las diferencias estadísticas, de las tasas metabólicas y parámetros ambientales, entre cada periodo fueron comprobadas por medio de una t-Student. La relación entre las tasas metabólicas y los conductores ambientales se realizaron mediante pruebas de correlación y la significancia estadística fue comprobada por medio del valor de p. La significancia de la tendencia de datos se verificó a partir, de un análisis de series temporales con la prueba de tendencia de Mann-Kendall para un α de 0.05. La obtención del modelo matemático que describe el comportamiento de las tasas productivas fue por medio de un análisis de regresión lineal múltiple para una $p < 0.05$. A todos los datos se le realizaron pruebas de normalidad para comprobar la homogeneidad de varianza y su distribución normal (Anexo 1).

Fluctuaciones del nivel de agua

El índice relativo de fluctuación del nivel de agua (RLLF, en sus siglas en inglés) fue calculado según la ecuación (1), propuesta por Kolding y van Zwieten (2012). Se calculó el RLLF tanto por periodo (estratificación-circulación), como anual, con el objetivo de identificar la escala de tiempo que ejerce mayor influencia o permite explicar mejor la variabilidad del metabolismo planctónico en VB.

$$\text{RLLF} = \text{amplitud o variación del nivel del lago} / \text{profundidad media} * 100 \quad (1)$$

Parámetro de estratificación

Un indicador integrado de la intensidad potencial de los procesos de mezcla es el parámetro de estabilidad (Coloso *et al.* 2011), el cual se calculó con el algoritmo propuesto por Simpson *et al.* (1977):

$$\Phi = \frac{1}{h} \int_{-h}^0 (\rho - \bar{\rho}) g z dz$$

$$\bar{\rho} = \frac{1}{h} \int_{-h}^0 \rho dz$$

donde:

ρ = densidad en cada microcapa considerada

$\bar{\rho}$ = densidad promedio en la capa

g = aceleración debida a la gravedad

h = profundidad de la capa considerada

El parámetro de estabilidad puede utilizarse para representar las variaciones en el potencial de los procesos de mezcla a todo lo largo del año, dado que en particular deberá ser muy diferente entre los períodos de estratificación y de circulación, permitiendo la incorporación cuantitativa al análisis estadístico de estas dos condiciones extremas en términos de la mezcla.

Propagación del error

El cálculo de la propagación del error se realizó siguiendo la teoría clásica de propagación del error (Ku, 1966). Para obtener los intervalos de confianza (CI) de cada variable, primeramente, se calculó el error estándar (SE) de la media, el que fue convertido directamente a intervalos de confianza multiplicando el ES por el valor de t de acuerdo con el *alpha* deseado y los grados de libertad de cada variable (Lehrter y Cebrian, 2010).

Debido a que los cálculos de las tasas metabólicas incluyen sumas, productos y cocientes, se usaron las ecuaciones propuestas por Lehrter y Cebrian (2010), donde el SE propagado es una función de dos o más variables (i.e., $W = f(\bar{U}, \bar{V})$). Para la suma se utilizó la ecuación (2) y para calcular el error propagado resultante de productos y cocientes la ecuación (3):

$$SE_W = \sqrt{(aSE_{\bar{U}})^2 + (bSE_{\bar{V}})^2} \quad (2)$$

$$SE_W = W \sqrt{\left(\frac{SE_{\bar{U}}}{\bar{U}}\right)^2 + \left(\frac{SE_{\bar{V}}}{\bar{V}}\right)^2} \quad (3)$$

Estas ecuaciones asumen que las medias implicadas en el cálculo siguen una distribución normal, lo cual fue comprobado con los datos. Para obtener los grados de libertad (*df*) propagados de las tasas metabólicas se aplicó la ecuación (4) adaptada por Lehrter y Cebrian (2010), a partir de la fórmula Welch-Satterwhaite (Ku, 1966).

$$df_w = \frac{SE_w^4}{\sum_{i=1}^j \frac{c_i^4 SE_{\bar{w}_i}^4}{df_{\bar{w}_i}}} \quad (4)$$

VI.RESULTADOS

VI.1. Características limnológicas

VI.1.1. Conductores Físicos

La temperatura en VB a lo largo del 2006-2015 osciló entre 17.7 y 23.9 °C. En el periodo de estratificación se obtuvieron promedios de 22.3 °C y de 19.9 °C en la circulación (Fig. 2). El gradiente en la termoclina fue $\leq 0.4 \text{ °C m}^{-1}$. La temperatura media epilimnética estuvo siempre por encima de los 22.5 °C durante el verano (jun-sep, estratificación bien establecida). Las temperaturas más bajas (17.3–19.0 °C) se encontraron en enero y febrero durante la circulación. Las temperaturas mínimas variaron considerablemente entre los años muestreados, alcanzando mínimos durante la circulación de 2010-2011 (media 18.8 °C) y máximos en la circulación de 2013-2014 (media 20.1 °C) (Tabla 1).

La profundidad de Secchi (m) mostró diferencias significativas entre ambos periodos ($p < 0.01$) y varió generalmente desde ~ 1 m durante la estratificación a ~ 2 m durante la circulación (Tabla 1 y 2). Durante la estratificación se registraron valores de Secchi máximos de 2.6 m, en cambio en la circulación se llegó a alcanzar los 6.3 m, registrado en diciembre del 2010.

El nivel de agua alcanzó los valores más bajos en la estratificación del 2009 (12 m) y del 2013 (11 m) (Fig. 3). El RLLF, a lo largo de los 10 años, alcanzó los menores registros

durante los meses de estratificación, llegando como promedio hasta un 28 % por debajo de su capacidad, con máximos de 57 %, en cambio durante los meses de circulación lo más bajo que alcanzó el nivel fue del 35 %. El RLLF fue diferente estadísticamente entre ambos periodos ($p = 0.0002$) (Tabla 2).

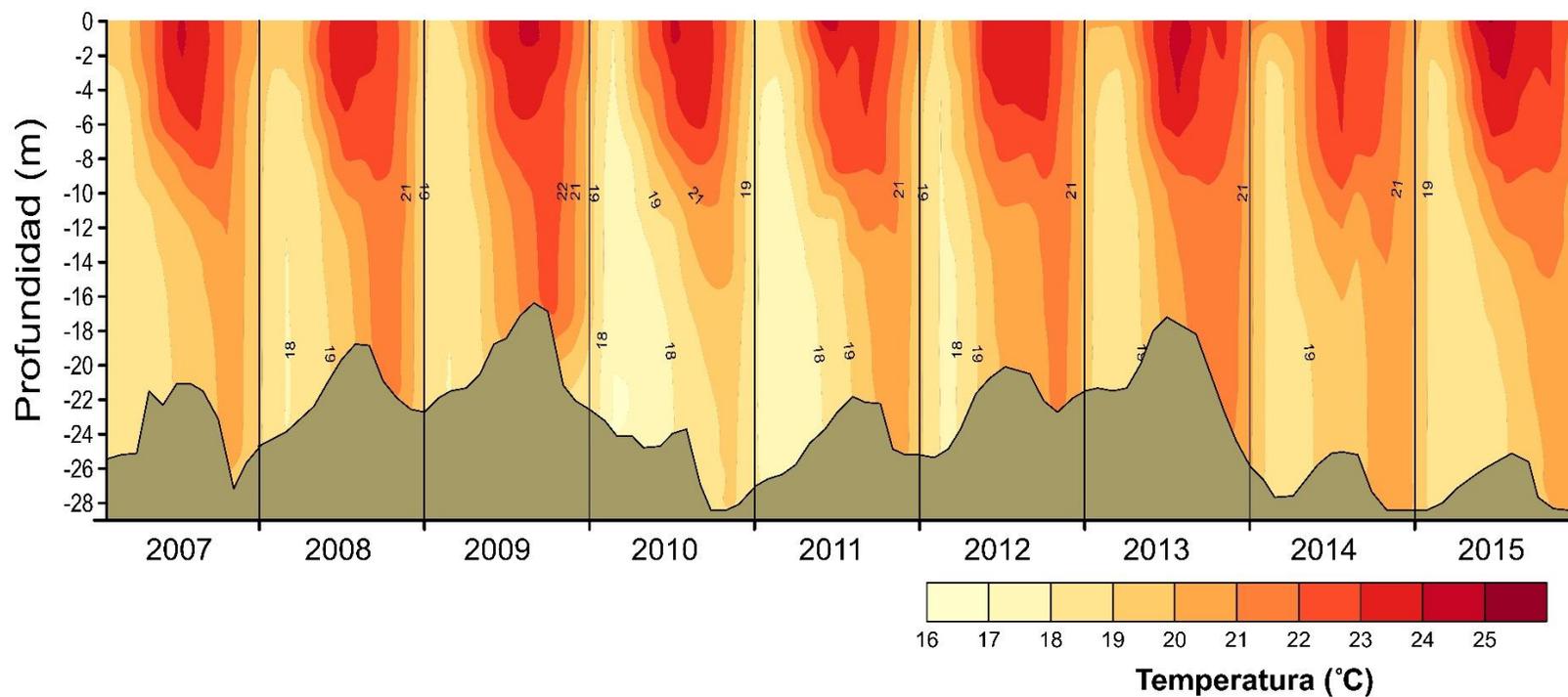


Figura 2. Variación vertical y temporal de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) en el embalse de Valle de Bravo desde 2007 a 2015. El sombreado inferior representa el fondo del embalse.

Tabla 1. Conductores ambientales y clorofila α en Valle de Bravo; promedios durante la estratificación (E), circulación (C) y anualmente (A), entre el 2006–2015.

Años	Periodo		Temperatura (°C)			Profundidad de Secchi (m)			Clorofila α ($\mu\text{g L}^{-1}$)			RLLF		
	E	C	E	C	A	S	C	A	E	C	A	E	C	A
2006	ago-sep	oct 2006-mar 2007	21.9	19.6	21.2	1.2	1.6	1.4	15.3	12.0	13.0	29.5	15.1	30.9
2007	abr-sep	oct 2007-mar 2008	21.2	19.3	20.4	1.4	2.4	1.9	13.1	16.3	13.0	28.2	16.1	22.1
2008	abr-sep	oct 2008-mar 2009	21.2	20.0	20.5	1.4	2.4	1.9	8.4	13.2	11.5	36.6	30.9	32.2
2009	abr-sep	oct 2009-feb 2010	21.9	19.7	20.9	1.2	1.9	1.5	21.5	15.0	19.1	49.7	28.0	40.8
2010	mar-sep	oct 2010-feb 2011	20.1	18.8	19.5	1.3	2.5	1.9	10.3	3.5	8.9	17.5	5.7	13.4
2011	mar-oct	nov 2011-feb 2012	20.7	19.1	20.1	1.4	1.9	1.6	9.0	7.0	8.1	23.8	16.3	19.6
2012	mar-sep	oct 2012-mar 2013	21.2	19.5	20.5	1.4	2.0	1.7	15.1	13.8	13.0	34.3	31.8	30.4
2013	abr-oct	nov 2013-mar 2014	21.6	20.1	20.7	1.5	2.0	1.8	8.1	9.5	10.0	43.2	9.7	37.1
2014	abr-sep	oct 2014-feb 2015	21.2	19.8	20.5	1.6	2.4	2.0	8.3	6.4	8.8	12.8	0.6	7.7
2015	mar-nov	–	21.2	–	20.7	1.7	–	1.7	12.4	–	10.4	8.9	–	6.8

Tabla 2. Comportamiento de la profundidad de Secchi y el índice de fluctuación del nivel de agua (RLLF) entre los periodos de estratificación (n=65) y circulación (n=48).

Variable	Promedio ± ES, min-máx	t-valor (p)
Profundidad de Secchi (m) (E)	1.4 ± 0.04, 0.7-2.6	-5.37 (0.000000)*
Profundidad de Secchi (m) (C)	2.1 ± 0.1, 0.9-6.3	
RLLF (E)	28.2 ± 1.85, 0.0-56.9	3.84 (0.0002)*
RLLF (C)	18.3 ± 1.6, 0.0-34.9	

Período de estratificación (E); período de circulación (C); error estándar (ES). *diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$.

El parámetro de estratificación fue usado para obtener información sobre la estabilidad de la columna de agua y la energía necesaria para mezclarla. Los valores mínimos correspondieron con los periodos de circulación (2.24 J m^{-3} , promedio) y los mayores registros con los de estratificación (8.84 J m^{-3} promedio). Sin embargo, fue posible detectar valores bajos en la estratificación de 2009 y 2013, y se alcanzaron registros máximos en septiembre de 2010, siendo dos veces superior a la media de la estratificación. En circulación se registró un valor máximo (10.4 J m^{-3}) en octubre de 2010 (Fig. 4).

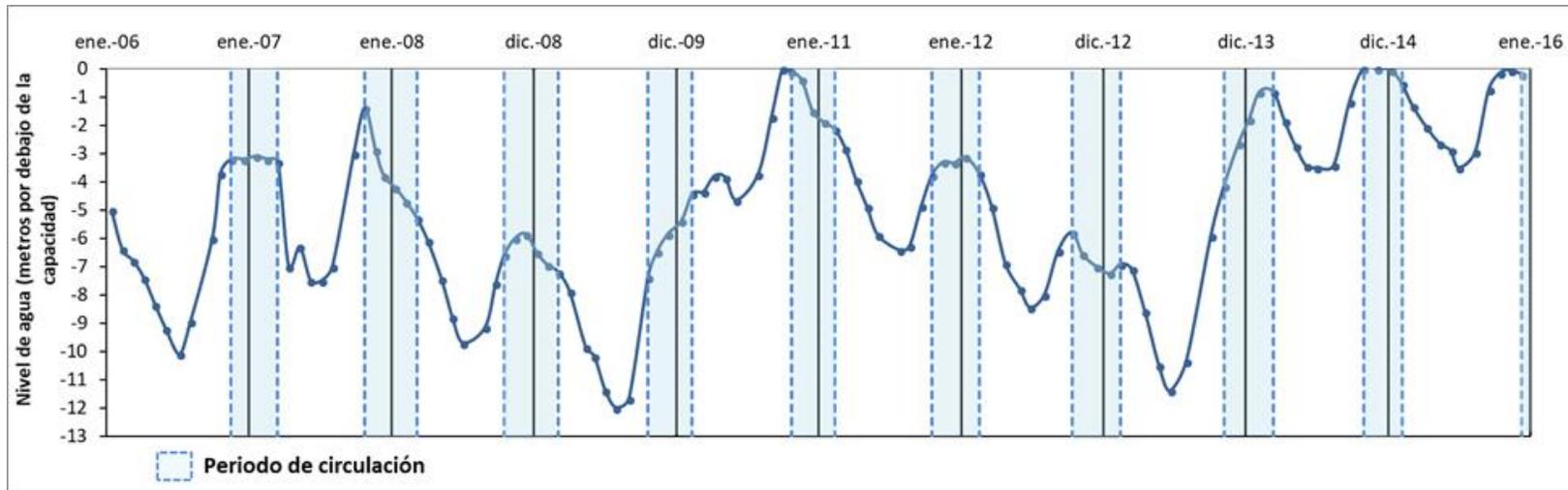


Figura 3. Fluctuaciones del nivel de agua en el embalse de Valle de Bravo desde el 2006 al 2015.

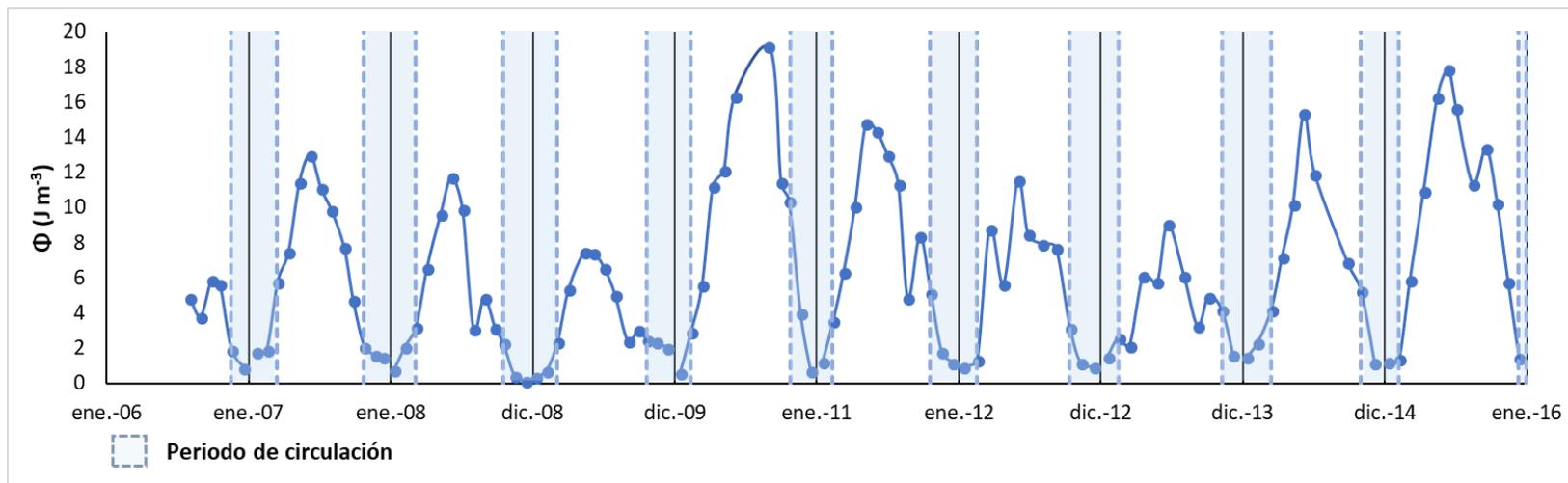


Figura 4. Variación del parámetro de estratificación (Φ , $J m^{-3}$) en el embalse de Valle de Bravo en el periodo de agosto de 2006 a diciembre 2015.

VI.1.2. Conductores Químicos

La distribución vertical de oxígeno encontrada entre 2006-2015 delinea con precisión el comportamiento monomítico de VB (Fig. 5). Durante la estratificación, las concentraciones de oxígeno disuelto estuvieron cercanas a la saturación ($\sim 8 \text{ mg L}^{-1}$) desde la superficie hasta $\sim 6 \text{ m}$ y declinaron abruptamente hasta $\sim 10 \text{ m}$, profundidad por debajo de la cual se encontró un hipolimnion anóxico. En cambio, durante la circulación las concentraciones de oxígeno fueron homogéneas en toda la columna de agua, pero permanecieron por debajo de la saturación (50-80 %). Debido al agudo contraste entre estratificación y circulación, se usó la oxiclina, en particular la isolínea de un 1 mg L^{-1} , como un proxy funcional de la profundidad de mezcla (Z_{mez}), siguiendo a Catalan y Rondón (2016). La Z_{mez} en VB osciló en un rango entre 8 y 13 m durante el periodo de estratificación y profundizó hasta el fondo del reservorio en los periodos de circulación (Fig. 5).

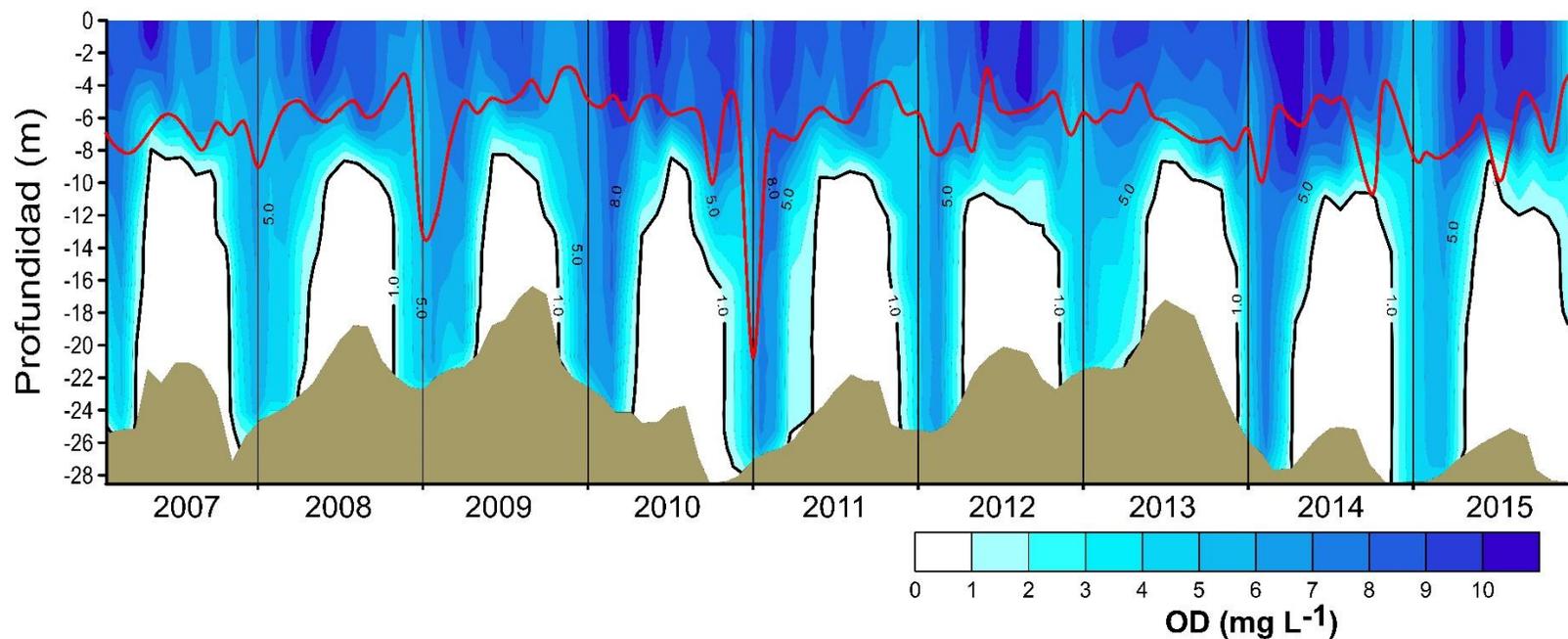


Figura 5. Variación vertical y temporal del oxígeno disuelto (OD, mg L^{-1}) en el embalse de Valle de Bravo desde 2007 a 2015. La línea roja representa la profundidad de la capa de producción (Z_{CP}) y la línea de contorno negra la profundidad de la capa de mezcla (Z_{mez}) identificada por la isolínea de oxígeno de 1 mg L^{-1} . El sombreado inferior representa el fondo del embalse.

Las concentraciones de SiRS ($\mu\text{mol L}^{-1}$) mostraron variación significativa entre los periodos de estratificación y circulación (Tabla 3). El SiRS fue diferente en la capa de producción entre ambos periodos ($p=0.00009$) y los mayores registros ocurrieron durante la circulación con un valor medio de 315.8 ± 21.6 y mínimos superiores (7.7 veces mayores) a los de la estratificación. En toda la columna mostró comportamiento similar, encontrándose los mayores registros durante la circulación, con media de 332.6 ± 21 y valores mínimos de 135.9 y máximos de 763.5 (Tabla 3).

Por su parte, el NT y PT exhibieron un comportamiento más homogéneo en ambos periodos, desplegando medias similares tanto en la capa de producción como en toda la columna y entre ambos periodos (Tabla 3).

Tabla 3. Comportamiento de los nutrientes ($\mu\text{mol L}^{-1}$) entre el periodo de estratificación ($n=65$) y circulación ($n=48$).

Variable	Promedio \pm ES, min-máx	t-valor (p)
NT (CP, E)	66.5 ± 3.8 , 16.4-163.1	-0.56 (0.58)
NT (CP, C)	69.7 ± 3.9 , 13.1-139.1	
NT (TCA, E)	71 ± 3.3 , 28.5-161.3	-0.22 (0.44)
NT (TCA, C)	72.1 ± 3.5 , 72.1-143.2	
PT (CP, E)	3.6 ± 0.2 , 0.7-8.2	-0.74 (0.42)
PT (CP, C)	3.8 ± 0.2 , 1.3-11.4	
PT (TCA, E)	3.8 ± 0.2 , 0.9-8.3	-0.39 (0.70)
PT (TCA, C)	3.9 ± 0.2 , 1.6-9.2	
NID (CP, E)	5.4 ± 0.6, 1.4-24.5	-7.04 (0.000000)*
NID (CP, C)	15 ± 1.4, 2.7-37.3	
NID (TCA, E)	17.7 ± 1.1, 6.7-50.9	-2.37 (0.019)*
NID (TCA, C)	21.6 ± 1.3, 7.6-50	
PRS (CP, E)	0.7 ± 0.1 , 0.1-2.7	-0.37 (0.71)
PRS (CP, C)	0.7 ± 0.1 , 0.1-2.3	
PRS (TCA, E)	0.8 ± 0.1 , 0.1-3.1	-0.12 (0.9)
PRS (TCA, C)	0.8 ± 0.1 , 0.1-2.5	
NT:PT (CP, E)	23.7 ± 2.4 , 3.8-103.9	0.67 (0.5)
NT:PT (CP, C)	21.6 ± 1.8 , 2.9-60.5	
SiRS ($\mu\text{mol L}^{-1}$) (CP, E)	208.0 ± 16.2, 16-562.2	-4.06 (0.00009)*
SiRS ($\mu\text{mol L}^{-1}$) (CP, C)	315.8 ± 21.6, 124.8-827.1	

Variable	Promedio \pm ES, min-máx	t-valor (p)
SiRS ($\mu\text{mol L}^{-1}$) (TCA, E)	262.2.1 \pm 15.5, 76.8-533.5	-2.76 (0.0068)*
SiRS ($\mu\text{mol L}^{-1}$) (TCA, C)	332.6 \pm 21, 135.9-763.5	

Período de estratificación (E); período de circulación (C); capa de producción (CP); toda la columna de agua (TCA); error estándar (ES). *diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$.

De los nutrientes inorgánicos, fue el NID el que se comportó diferente entre ambos periodos tanto en la capa de producción como en toda la columna (Tabla 3), exhibiendo valores bajos ($1.4 \mu\text{mol L}^{-1}$) durante la estratificación. La fracción inorgánica osciló del 8 al 21 % del NT registrado en la capa de producción, mientras el PRS constituyó el 19 % del PT.

La revisión de la proporción NT:PT indicó valores promedios similares y superiores a 20 tanto en estratificación como en circulación, por lo que no hubo diferencias estadísticas significativas entre ambos periodos a lo largo del periodo de estudio (Tabla 3).

Las cargas alóctonas de NT (Ton) y PT (Ton) se comportaron durante la estratificación con valores promedios de 38.06 (NT) y 5.41 (PT) y rangos de 6.07 a 221.53 y 0.69 a 17.85, respectivamente. En circulación las medias fueron de 25.80 (NT) y 4.37 (PT) con rangos de 6.53 a 59.93 y 0.82 a 11.12, respectivamente.

VI.1.3. Dinámica de los conductores ambientales

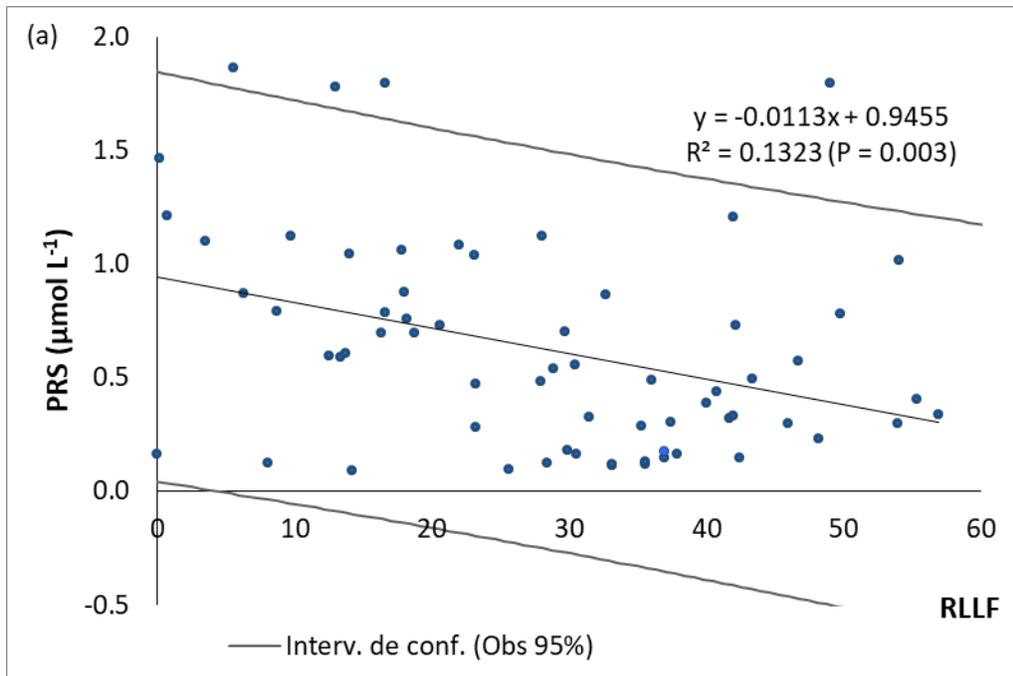
La variabilidad de los conductores ambientales puede ser explicada a partir del índice de fluctuación del nivel de agua. En estratificación, el RLLF mostró correlaciones significativas con los nutrientes (PT, SiRS y PRS), así como con la Temp, la profundidad de Secchi y con la capacidad potencial de las aguas para mezclarse (Φ) (Tabla 4).

Tabla 4. Prueba de correlación, en estratificación (n=65) y en la capa de producción, entre el índice de fluctuación del nivel de agua (RLLF) y los conductores ambientales.

Variables	RLLF	
	Valores-p	R ²
PT (μmol L ⁻¹)	0.009	0.104
NT (μmol L ⁻¹)	0.101	0.042
SiRS (μmol L ⁻¹)	< 0.0001	0.304
PRS (μmol L ⁻¹)	0.003	0.132
NID (μmol L ⁻¹)	0.646	0.003
Θ (J m ⁻³)	0.000	0.181
Temp (°C)	0.028	0.074
Secchi (m)	0.001	0.170

Los valores en negrita son diferentes de 0 con un nivel de significación alfa=0.05

Durante el periodo de estratificación, a medida que disminuyó el nivel de agua del embalse, disminuyeron las concentraciones de PRS y SiRS, mientras la disponibilidad de PT aumentó (Fig. 6 a, b y c).



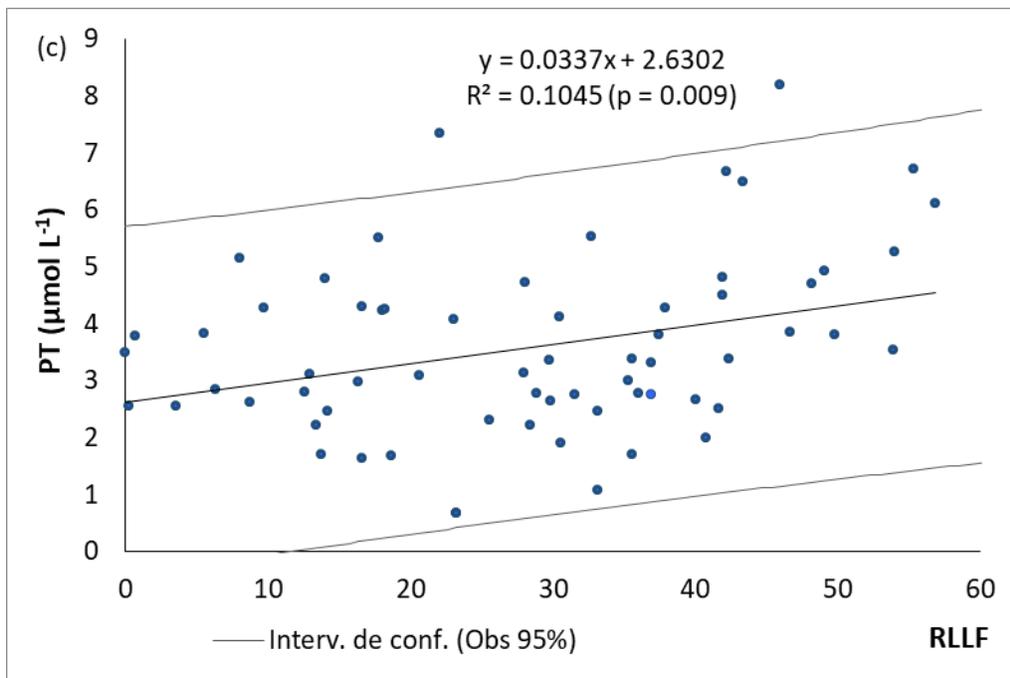
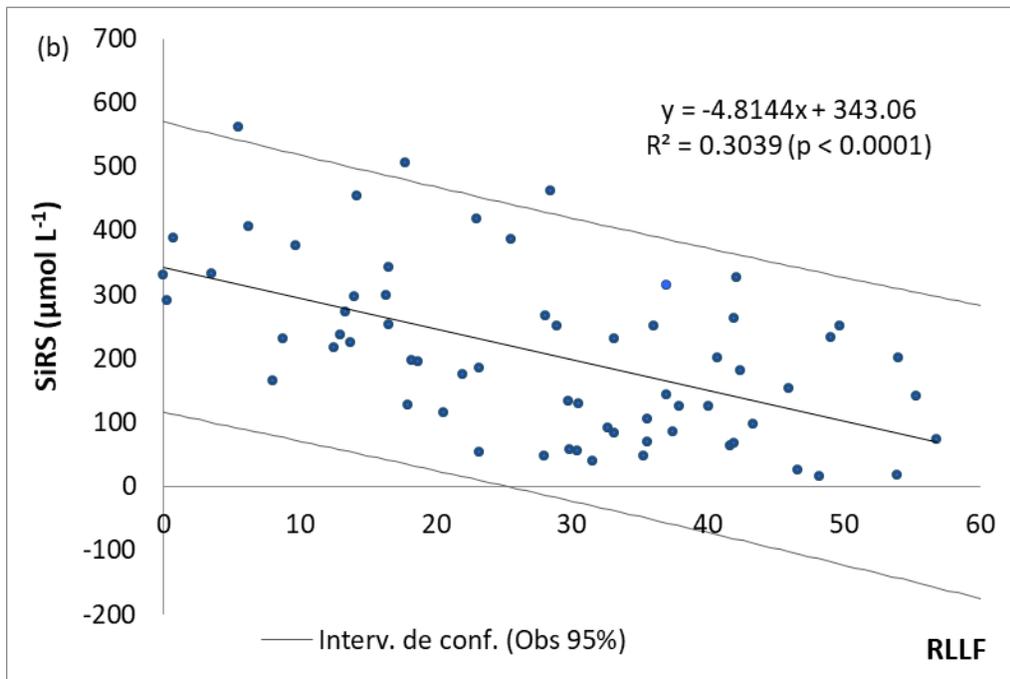


Figura 6. Comportamiento durante la estratificación (n=65) de las concentraciones de nutrientes en función del nivel de agua: (a) PRS, (b) SiRS y (c) PT.

Por otra parte, ante descensos del nivel de agua la temperatura fue mayor (Fig. 7) y menores las profundidades de Secchi (Fig. 8), así como del parámetro de estratificación (Fig. 9).

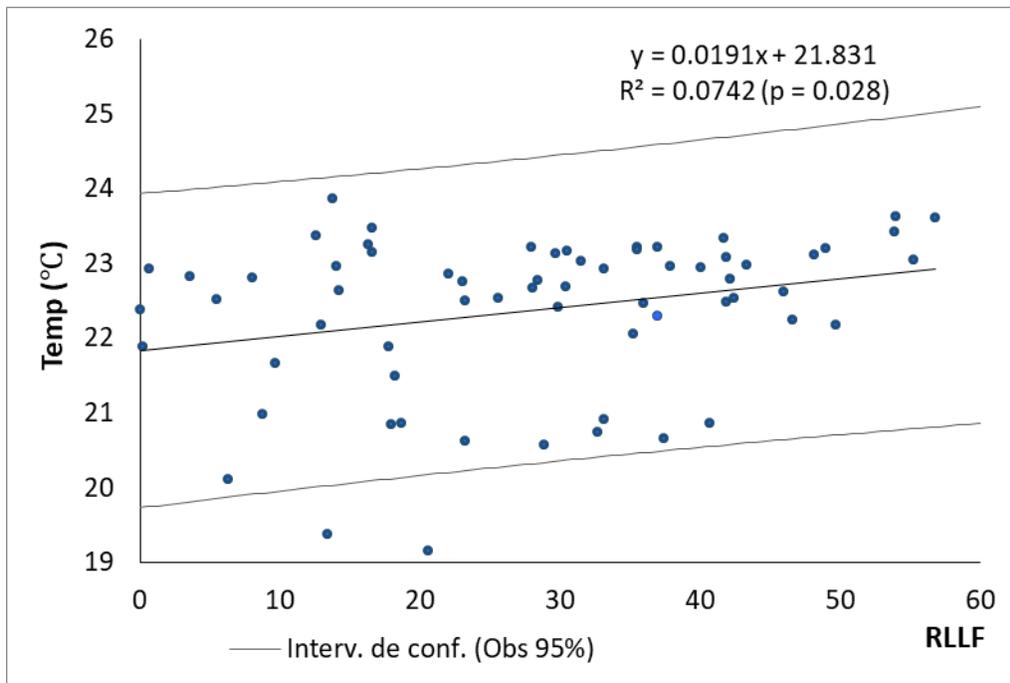


Figura 7. Comportamiento durante la estratificación (n=65) de la temperatura del agua en función del nivel de agua.

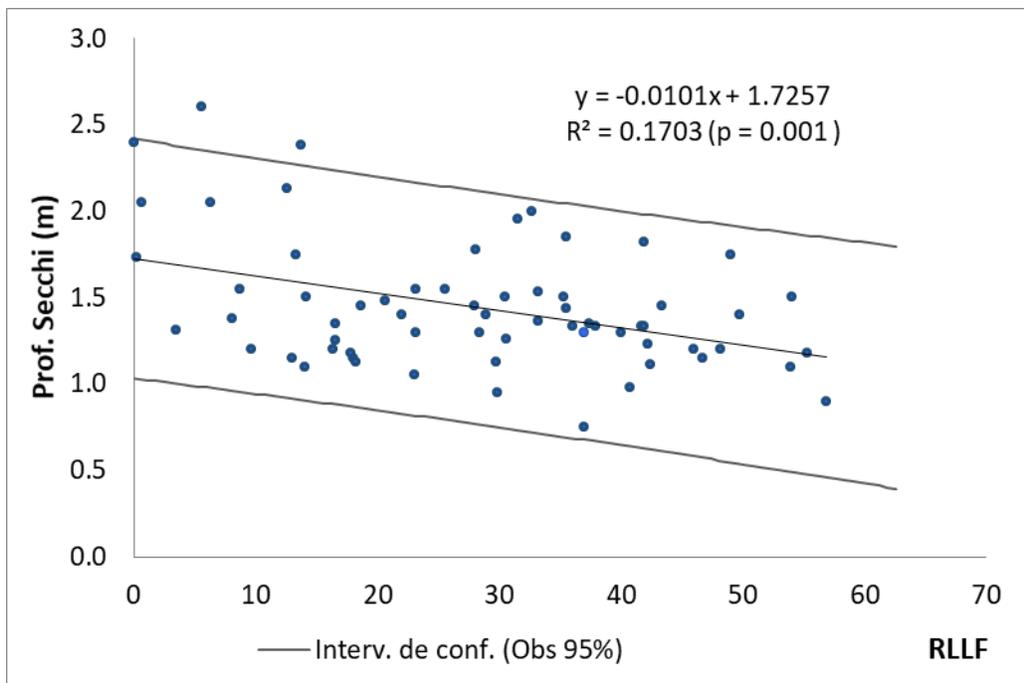


Figura 8. Comportamiento durante la estratificación (n=65) de la disponibilidad de luz en función del nivel de agua.

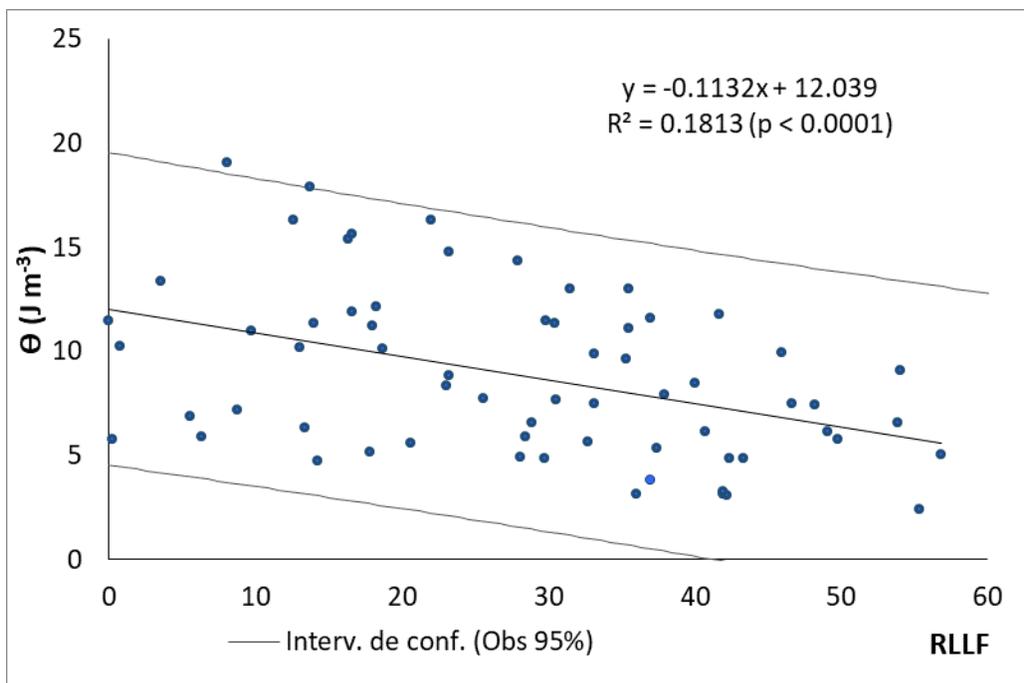


Figura 9. Comportamiento durante la estratificación (n=65) del parámetro de estratificación (θ) en función del nivel de agua.

En circulación, el RLLF mostró correlaciones significativas con las concentraciones de SiRS y con el parámetro de estratificación (Φ) (Tabla 5). El nivel de agua mantuvo un comportamiento similar al de la estratificación, manteniendo una relación negativa tanto con las concentraciones de SiRS como con el parámetro de estratificación (Fig. 10 y 11).

Tabla 5. Prueba de correlación, en circulación (n=48) y en la capa de producción, entre el índice de fluctuación del nivel de agua y los conductores ambientales.

Variables	RLLF	
	Valores-p	R ²
PT ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.139	0.048
NT ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.905	0.000
SiRS ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.002	0.196
PRS ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.983	0.000
NID ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.339	0.020
Θ (J m^{-3})	0.036	0.094
Temp ($^{\circ}\text{C}$)	0.802	0.001
Secchi (m)	0.178	0.040

Los valores en negrita son diferentes de 0 con un nivel de significación alfa=0.05

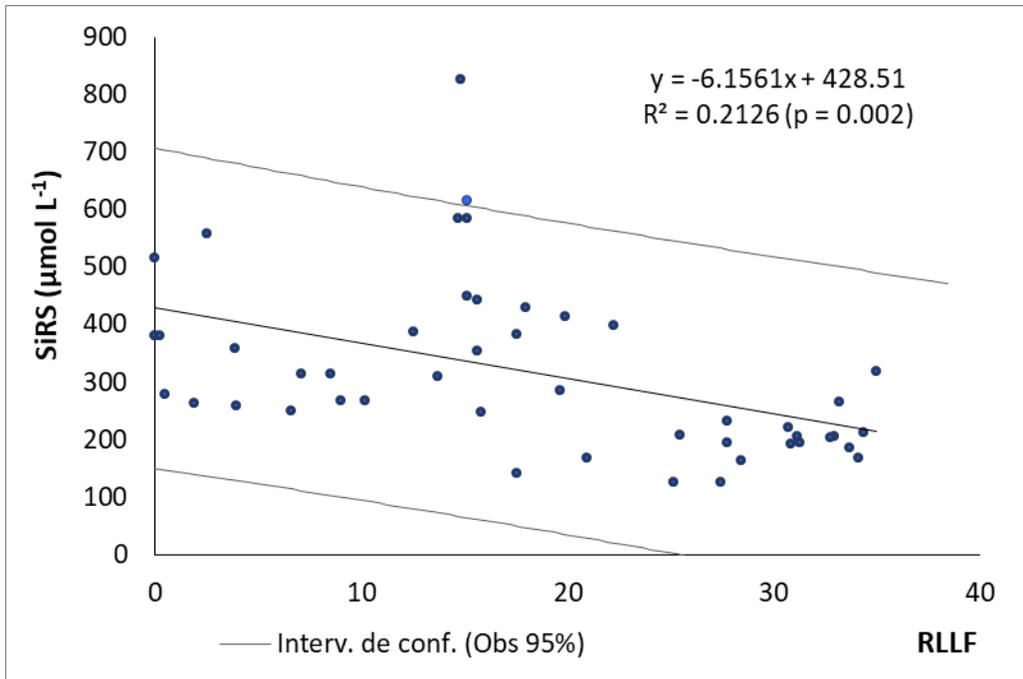


Figura 10. Comportamiento durante la circulación (n=48) de las concentraciones de sílice reactivo soluble (SiRS) en función del nivel de agua.

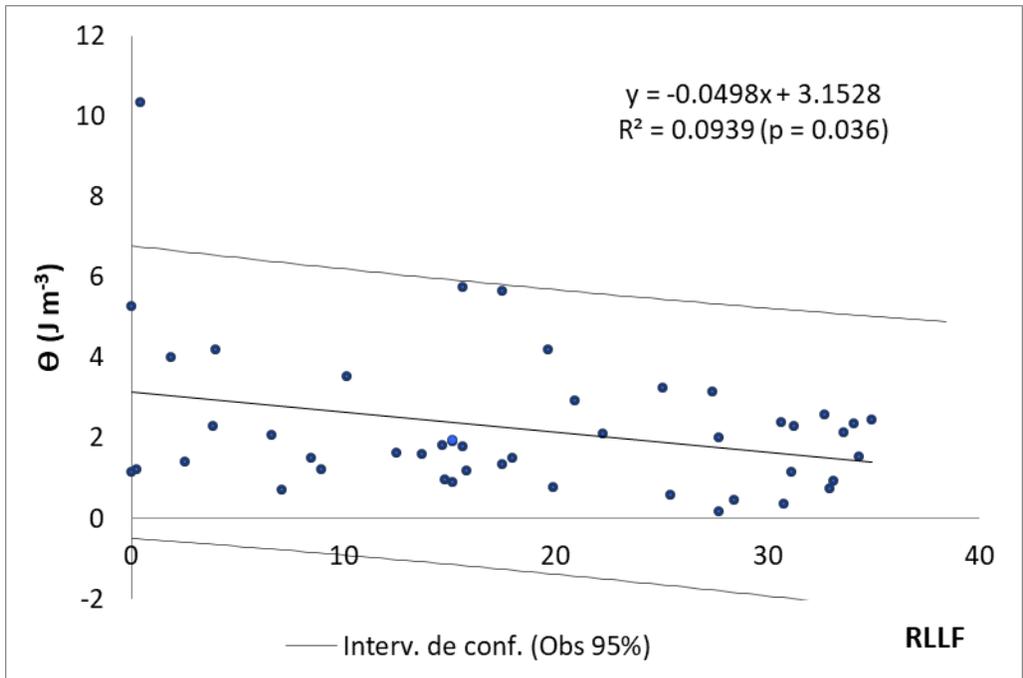


Figura 11. Comportamiento durante la circulación (n=48) del parámetro de estratificación (θ) en función del nivel de agua.

VI.1.4. Clorofila α y su relación con los conductores ambientales

Durante el periodo de estratificación, la clorofila α ($\mu\text{g L}^{-1}$) tuvo una media, para la capa de producción, de 12.0 ± 0.8 y osciló entre 0.6 y 29.9. En la circulación, la media fue similar a la estratificación, 11.2 ± 1.03 con rangos de 1.9 a 30.3. No existieron diferencias significativas entre las concentraciones de clorofila α para ambos periodos ($p=0.51$) a lo largo del periodo de estudio (agosto 2006 – diciembre 2015).

Durante la estratificación y en la capa de producción, la clorofila α mostró correlaciones significativas con la concentración de SiRS y PRS, con la profundidad de Secchi y con el RLLF (Tabla 6). La relación entre clorofila α y los nutrientes fue inversa (Fig. 12 a y b). Por otra parte, a medida que aumentaba la disponibilidad de luz disminuyó logarítmicamente la concentración de clorofila α , por medio de una correlación altamente significativa (Fig. 13 a). Además, se encontró una relación positiva y significativa entre la clorofila α y el RLLF, observándose que a medida que fue menor el nivel del embalse (mayor el RLLF) aumentó la cantidad de clorofila α (Fig. 13 b).

Tabla 6. Prueba de correlación, en estratificación ($n=65$) y en la capa de producción, entre la clorofila α y los conductores ambientales. Las tasas metabólicas en $\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$.

Variables	Clorofila α ($\mu\text{g L}^{-1}$)	
	Valores-p	R ²
PT (Ton)	0.079	0.048
NT (Ton)	0.260	0.020
PT ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.437	0.010
NT ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.729	0.002
SiRS ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.036	0.068
PRS ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.007	0.108
NID ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.941	0.000
Θ (J m^{-3})	0.840	0.001
RLLF	0.038	0.067
Temp ($^{\circ}\text{C}$)	0.802	0.001
Secchi (m)	< 0.0001	0.283
PPB	0.506	0.007
R	0.090	0.045

Variables	Clorofila α ($\mu\text{g L}^{-1}$)	
	Valores-p	R ²
PPN	0.582	0.005

Los valores en negrita son diferentes de 0 con un nivel de significación alfa=0.05

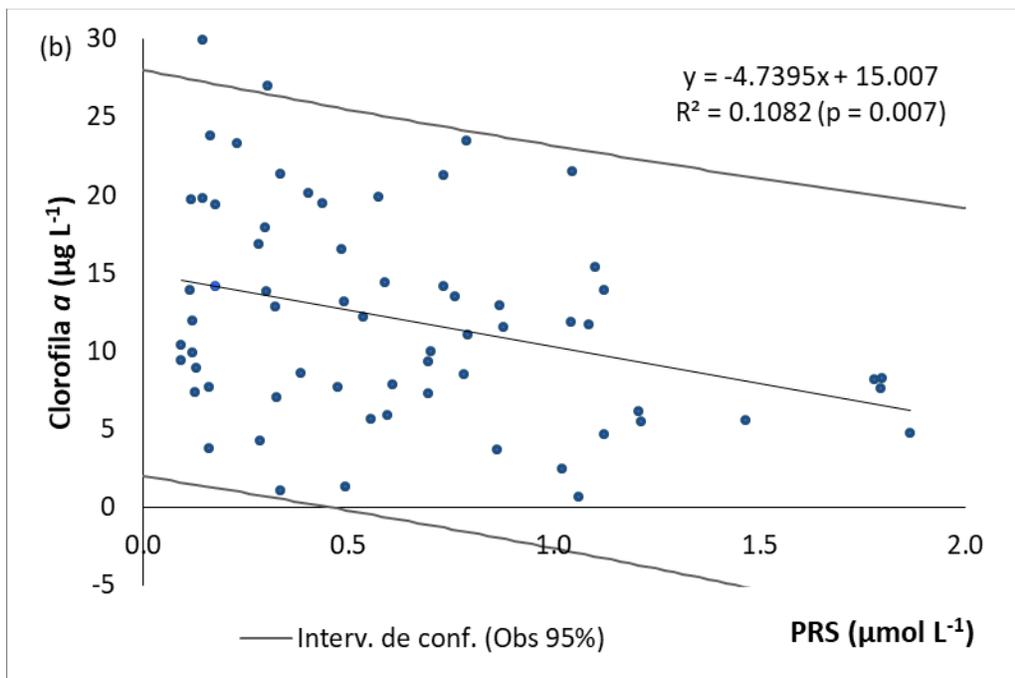
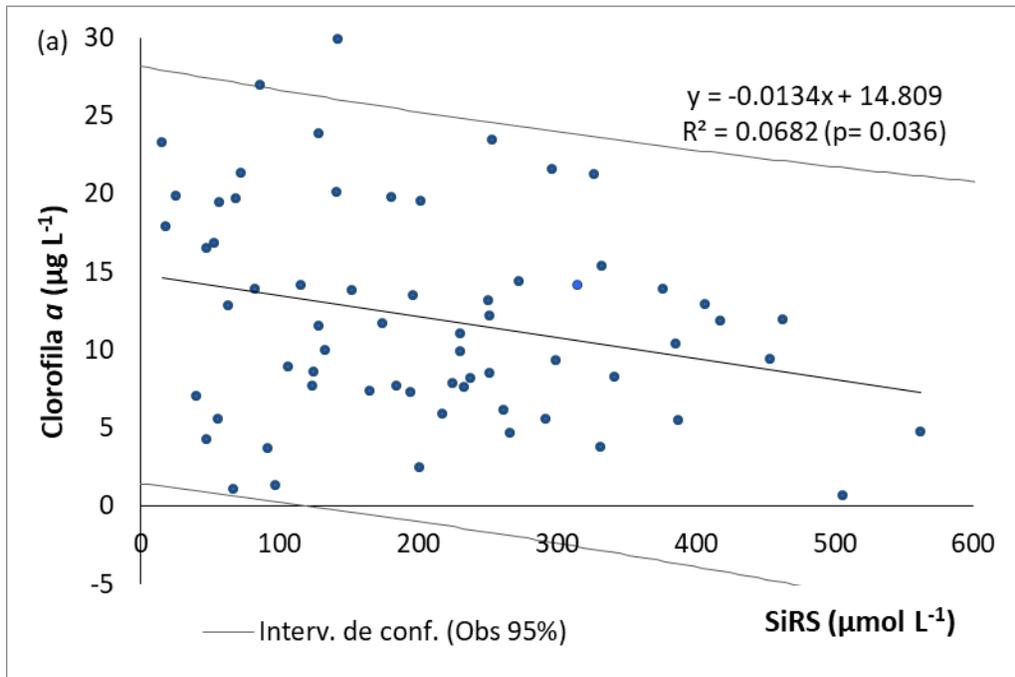


Figura 12. Relación durante la estratificación (n=65) de la clorofila α : (a) SiRS; (b) PRS.

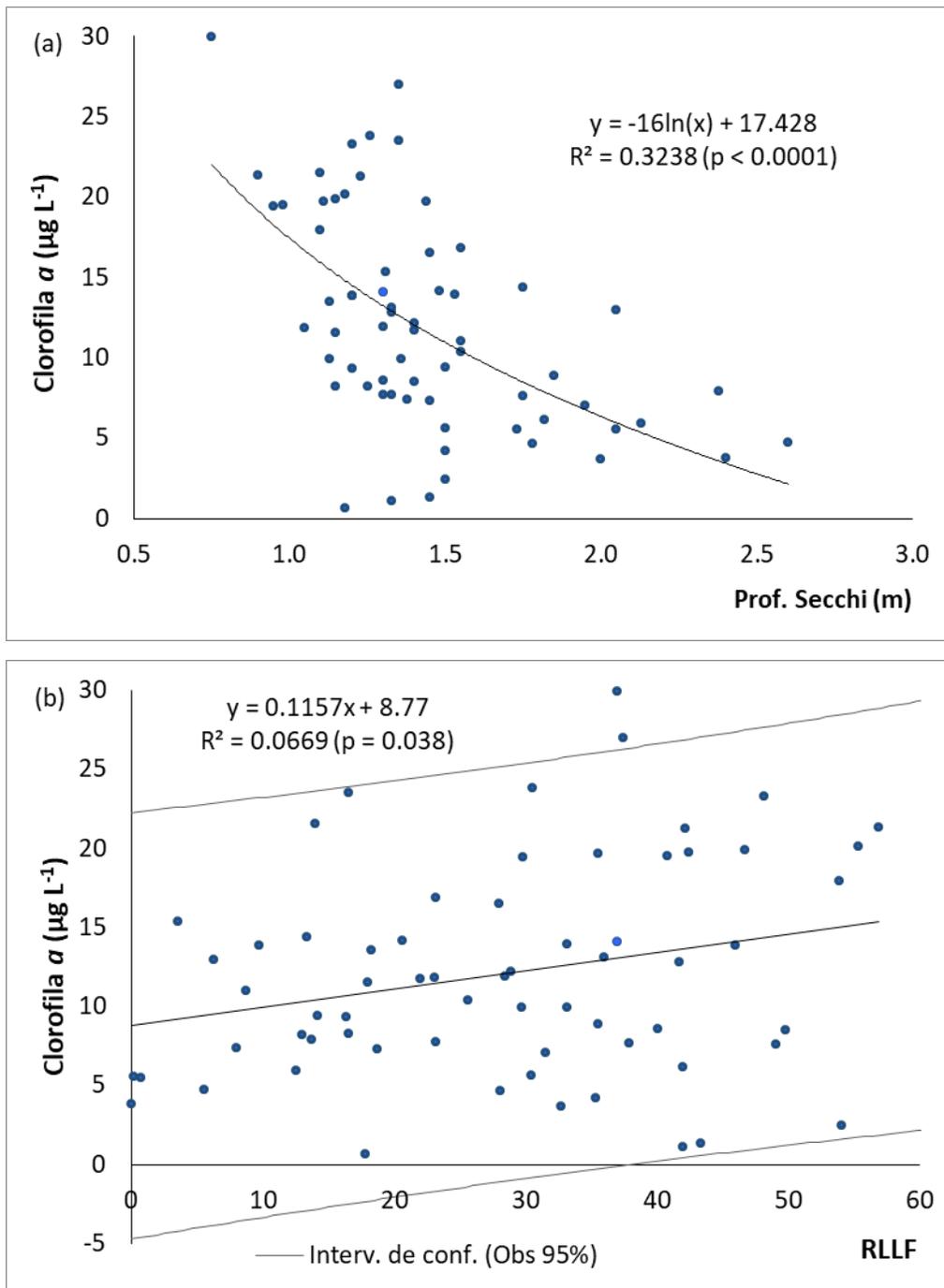


Figura 13. Relación durante la estratificación ($n=65$) de la clorofila a : (a) profundidad de Secchi; (b) parámetro de estratificación (Φ).

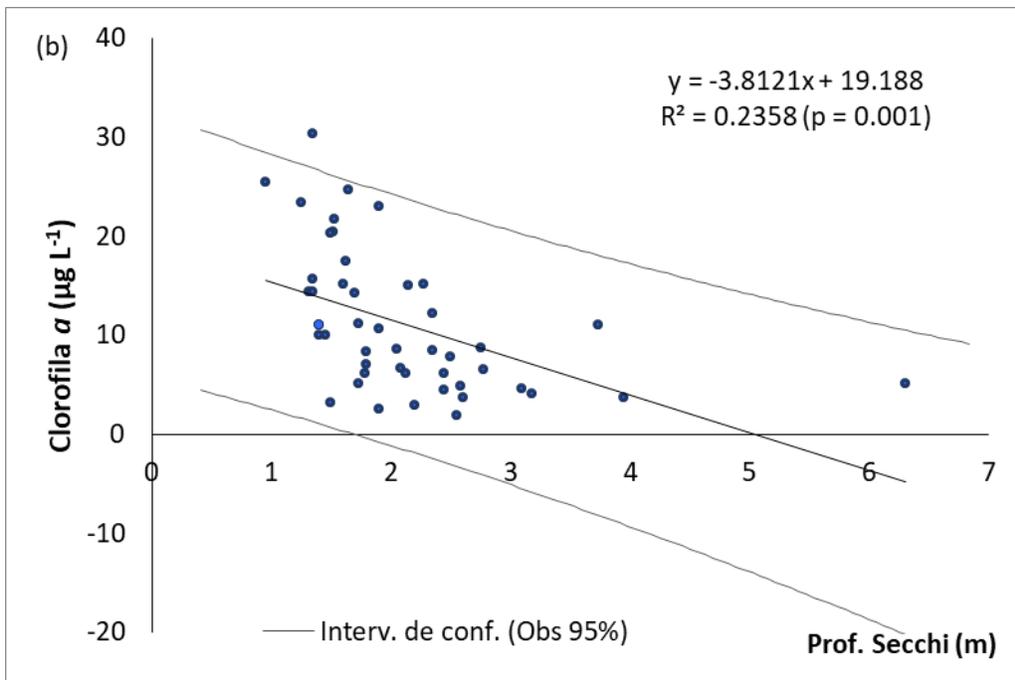
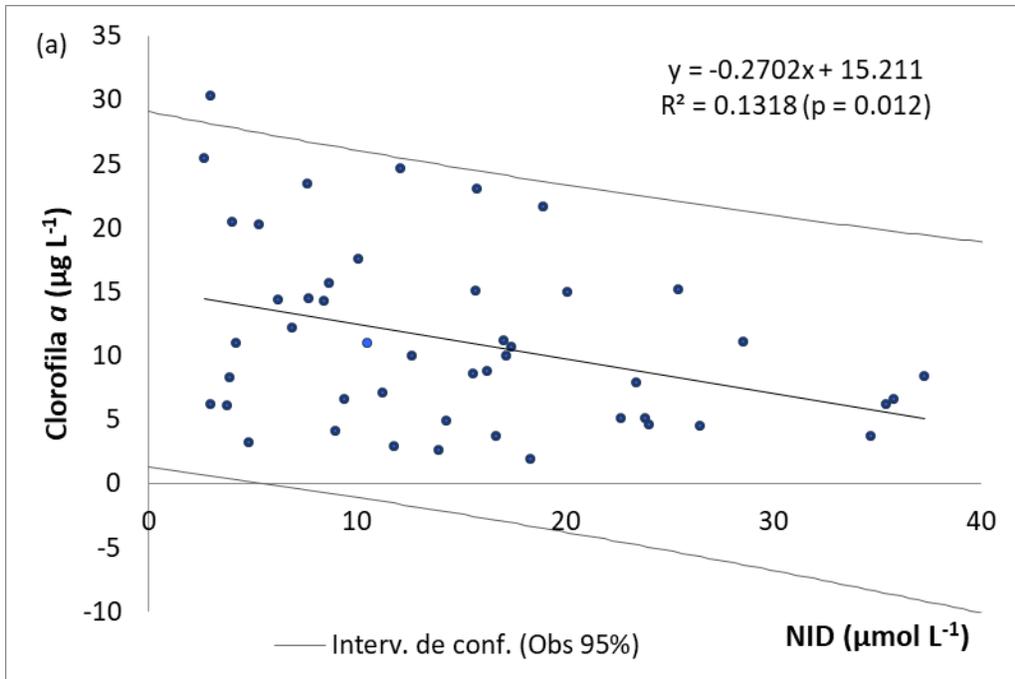
Durante la circulación, la clorofila a correlacionó significativamente con el NID en la capa de producción, con la profundidad de Secchi y con el RLLF (Tabla 7). La correlación entre clorofila a y el NID fue negativa (Fig. 14 a). Del mismo modo que en la estratificación la

clorofila *a* tuvo una alta e inversa relación con la profundidad de Secchi (Fig. 14 b) y también se encontró una relación positiva y significativa con el RLLF ($p=0.001$) (Fig. 14 c).

Tabla 7. Prueba de correlación, en circulación ($n=48$) y en la capa de producción, entre la clorofila *a* y los conductores ambientales. Las tasas metabólicas en $\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$.

Variables	Clorofila <i>a</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	
	Valores-p	R ²
PT (Ton)	0.454	0.013
NT (Ton)	0.972	0.000
P total	0.961	0.000
N total	0.876	0.001
SiRS	0.140	0.048
PRS	0.923	0.000
NID	0.012	0.132
Θ (J m^{-3})	0.510	0.010
RLLF	0.001	0.213
Temp	0.094	0.061
Secchi	0.001	0.236
PPB	0.792	0.002
R	0.737	0.003
PPN (m^2/h)	0.536	0.009

Los valores en negrita son diferentes de 0 con un nivel de significación $\alpha=0.05$



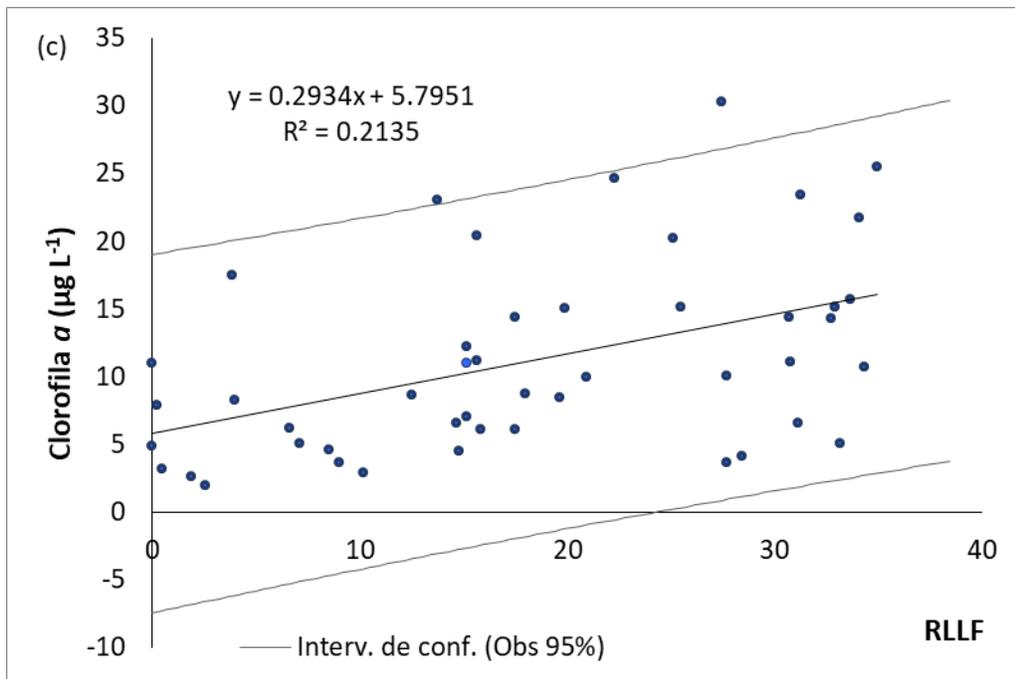


Figura 14. Relación durante la circulación (n=48) de la clorofila a : (a) NID; (b) profundidad de Secchi y (c) RLLF.

La correlación entre la clorofila a y las tasas productivas, en ambos periodos, fue muy baja y estadísticamente no significativa ($p > 0.07$).

VI.2. Evolución de las tasas metabólicas y flujos de carbono

VI.2.1. Variación vertical de las tasas metabólicas ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-3}\text{h}^{-1}$)

Las tasas metabólicas exhibieron un marcado gradiente vertical. La figura 10 resume este gradiente y sus variaciones anuales a través de los promedios mensuales a cada profundidad desde 2006-2015. Las tasas productivas promedio (PPN y PPB) fueron máximas alrededor de 1 m de profundidad ($0.09\text{-}0.14 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-3}\text{h}^{-1}$ -PPN, y $0.15\text{-}0.20 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-3}\text{h}^{-1}$ -PPB) y disminuyeron rápidamente por debajo de esta profundidad. Las máximas tasas se obtuvieron durante los meses de estratificación desde abril hasta julio y mostraron un segundo máximo alrededor del comienzo de la circulación entre septiembre y noviembre. Durante los meses intermedios del periodo de circulación (diciembre a enero) los

máximos fueron más pequeños y menos evidentes, de la misma forma que el gradiente vertical.

La más alta variabilidad de producción fue observada en la superficie (Fig. 11) con rangos promedios entre 0.06 y 0.14 $\text{gO}_2 \text{ m}^{-3}\text{h}^{-1}$ para la PPN, y desde 0.11 a 0.19 $\text{gO}_2 \text{ m}^{-3}\text{h}^{-1}$ para la PPB. La respiración también exhibió un gradiente vertical y fue máximo alrededor de $-0.06 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-3}\text{h}^{-1}$ (Fig. 15 b) desde la superficie hasta 1m.

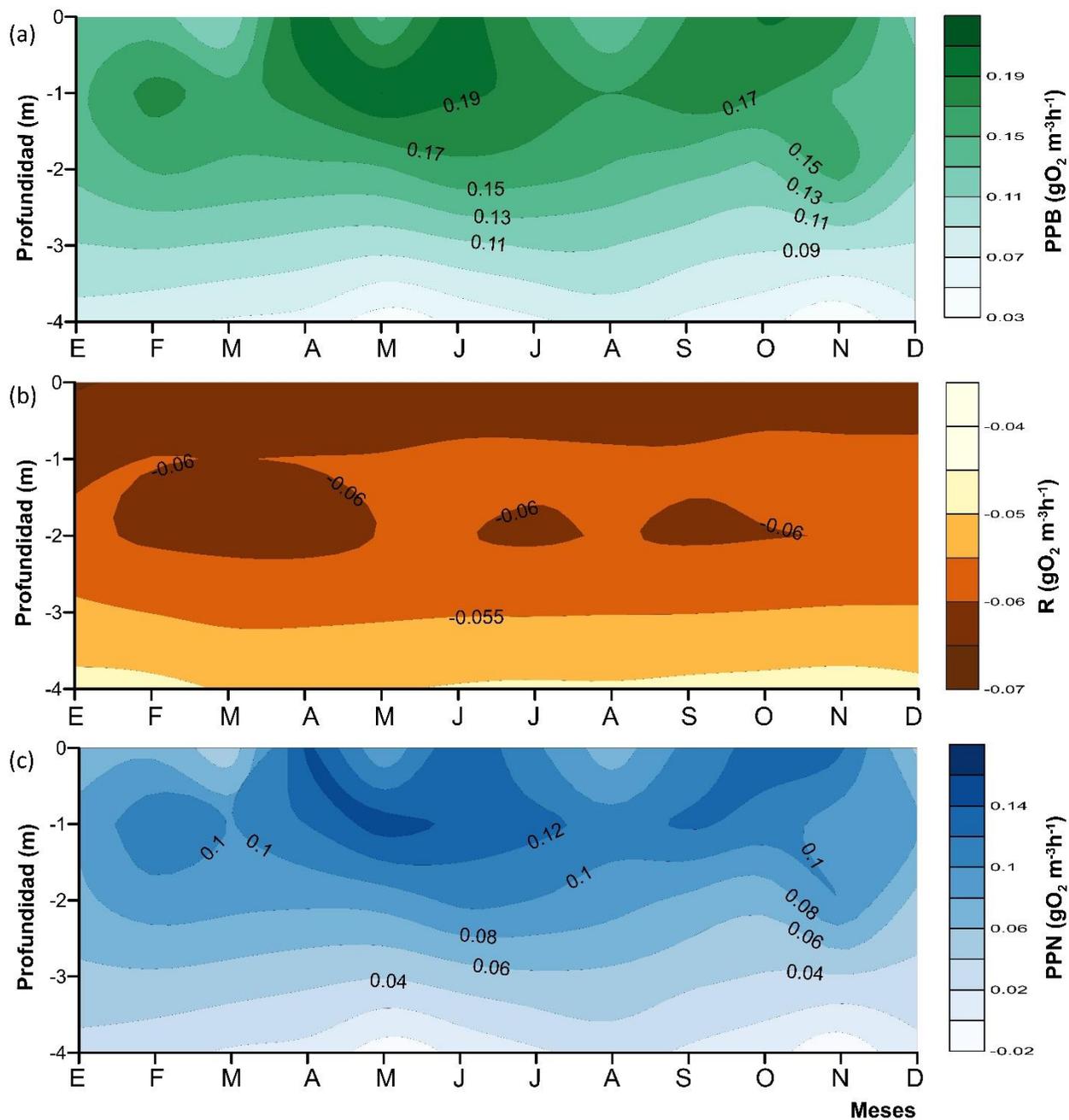


Figura 15. Variaciones verticales de las tasas metabólicas a lo largo de un ciclo anual dentro de la capa de producción en el embalse de Valle de Bravo: (a) producción primaria bruta (PPB); (b) respiración (R_{cp}) y (c) producción primaria neta (PPN). *Nota: la figura fue construida a partir de los promedios mensuales desde 2007 al 2015.*

VI.2.2. Variación de las tasas metabólicas por unidad de área ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$)

La producción y consumo de oxígeno en la capa de producción mostró heterogeneidad temporal con los mayores cambios en la escala intra-anual (estratificación-circulación) (Fig. 16). Como tendencia, a lo largo de la década, mostraron una ligera pero significativa tendencia hacia el incremento la PPB y la PPN (0.02 año^{-1} ; Test Mann-Kendall, $p < 0.01$), mientras la R_{CP} mostró una relativa estabilidad ($2.7 \times 10^{-3} \text{ año}^{-1}$; Test Mann-Kendall, $p = 0.6$). La profundidad de la capa de producción tuvo un rango a lo largo de todo el periodo entre 3 y 21 m (Fig. 5) con una moda estadística de 8 m, mientras que, como promedio en estratificación, fue de 5.9 m y 6.8 m en circulación. Las tasas horarias de PPB oscilaron desde 0.15 ± 0.10 hasta $1.26 \pm 0.53 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$, el consumo de oxígeno desde -0.13 ± 0.06 hasta $-0.83 \pm 0.06 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ y la PPN entre -0.36 ± 0.14 y $0.66 \pm 0.28 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ (Fig. 16).

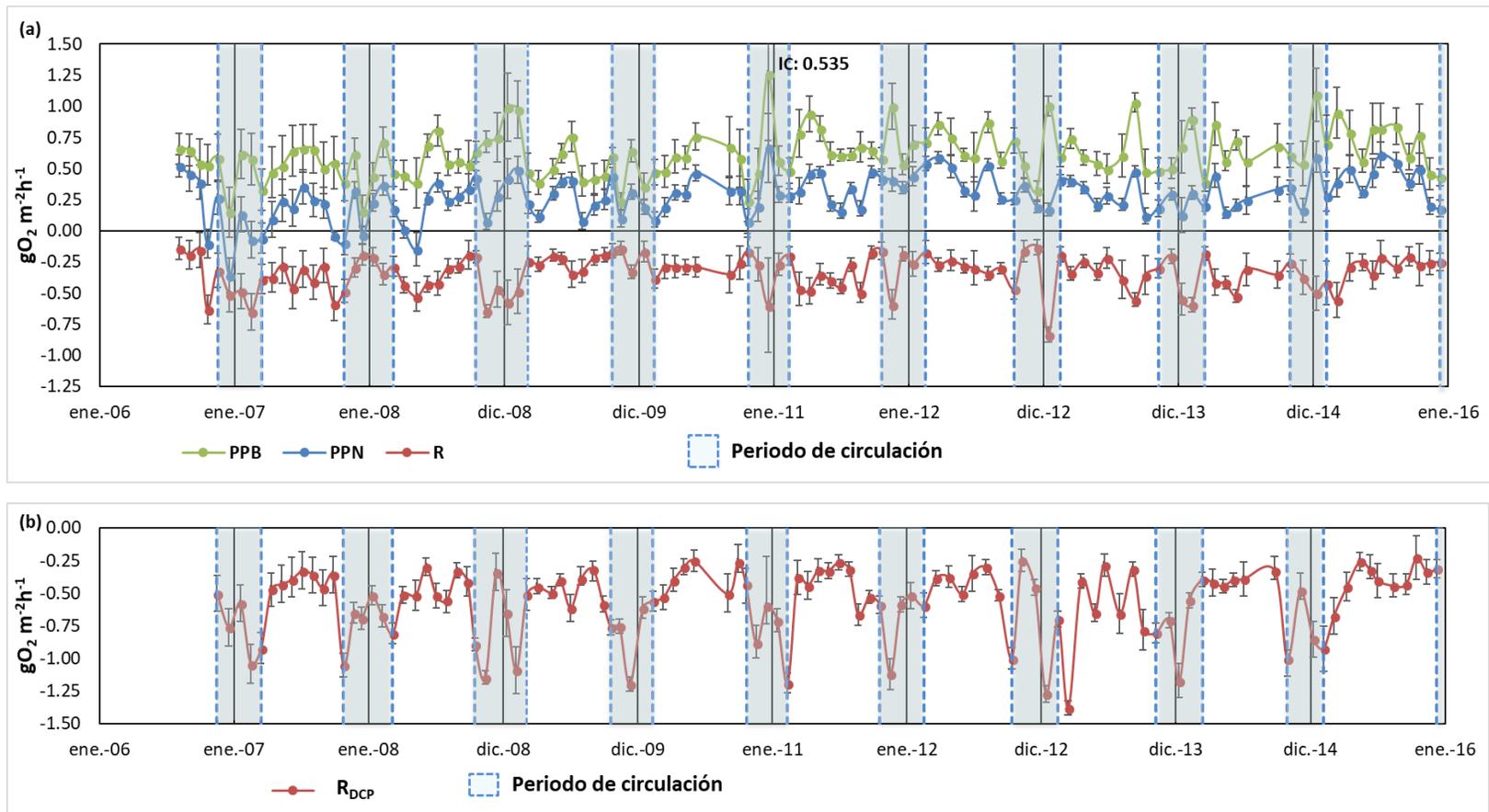


Figura 16. Variaciones temporales en el embalse Valle de Bravo desde agosto 2006 a diciembre 2015: (a) producción primaria bruta (PPB); respiración (R_{CP}) y producción primaria neta (PPN) en la capa de producción; (b) respiración aerobia por debajo de la capa de producción (R_{DCP}). Barras de error indican el intervalo de confianza (IC), calculado a partir del ES propagado y df para $\alpha = 95 \%$.

El consumo de oxígeno por debajo de la capa de producción tuvo un rango desde -0.23 ± 0.17 hasta $-1.38 \pm 0.06 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ y como tendencia a largo plazo mostró estabilidad ($1.1 \times 10^{-2} \text{ año}^{-1}$; Test Mann-Kendall, $p=0.1$). La R_{DCP} durante la estratificación fue similar a las tasas desplegadas en la capa de producción y los más altos registros ocurrieron durante el periodo de circulación (Fig. 16 b), cuando fueron integradas las tasas desde la Z_{CP} hasta el fondo del reservorio. Cuando la respiración de ambas capas fue considerada, la R_{total} de toda la columna varió desde -0.41 ± -0.09 hasta $-2.11 \pm -0.06 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ y los más altos valores se obtuvieron de igual manera durante el periodo de circulación.

En general, las tasas metabólicas mostraron diferencias significativas entre la estratificación y la circulación. La R_{total} fue altamente significativa ($p < 0.01$) y mayor durante la circulación que durante el periodo de estratificación. La R_{DCP} también fue altamente significativa ($p < 0.01$) y mayor en la circulación que en estratificación, mientras la R_{CP} no fue estadísticamente diferente entre ambos periodos ($p=0.20$). En cambio, las tasas productivas mostraron el comportamiento opuesto, la PPN fue diferente entre ambos periodos ($p=0.04$) y mayor durante la estratificación. La PPB, aunque ligeramente mayor en la estratificación, no llegó a ser estadísticamente diferente entre periodos ($p=0.33$) (Tabla 8).

Tabla 8. Comportamiento de las tasas metabólicas entre los periodos de estratificación ($n=65$) y circulación ($n=48$), desde agosto 2006 a diciembre 2015 en Valle de Bravo.

Variable	Promedio \pm ES, min-máx	t-valor (p)
PPB ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$) (E)	0.63 ± 0.02 , 0.38-1.03	0.97 (0.33)
PPB ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$) (C)	0.60 ± 0.03 , 0.15-1.26	
R_{CP} ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$) (E)	0.32 ± 0.01 , 0.14-0.58	1.27 (0.20)
R_{CP} ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$) (C)	0.36 ± 0.02 , 0.13-0.83	
PPN ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$) (E)	0.31 ± 0.02, -0.14-0.61	2.11 (0.036)*
PPN ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$) (C)	0.24 ± 0.03, -0.36-0.66	
R_{DCP} ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$) (E)	0.42 ± 0.01, 0.23-0.78	8.85 (0.000000)*
R_{DCP} ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$) (C)	0.77 ± 0.04, 0.25-1.38	

Variable	Promedio \pm ES, min-máx	t-valor (p)
Rtotal (gO₂ m⁻²h⁻¹) (E)	0.73 \pm 0.02, 0.13-1.23	6.79 (0.000000)*
Rtotal (gO₂ m⁻²h⁻¹) (C)	1.11 \pm 0.06, 0.41-2.10	

Período de estratificación (E); período de circulación (C); producción primaria bruta (PPB); respiración en la capa de producción (RCP); producción primaria neta (PPN); respiración debajo de la capa de producción (RDCP); Rtotal (RCP+RDCP); error estándar (ES). *diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$.

VI.2.3. Balance metabólico y flujos de carbono

Para evaluar el balance metabólico del reservorio y los flujos de carbono, fueron consideradas las tasas diarias (integradas a 24 h) (Tabla 5). Aunque con una capa de producción mayormente autotrófica, a excepción del 2006, cuando fue considerada la Rtotal (Tabla 9), el sistema mostró un comportamiento netamente heterotrófico a todo lo largo del periodo de estudio. La proporción PPB:Rtotal (en unidades de C) tuvo un rango entre 0.07 a 0.93 y promedio de 0.52 para todo el periodo del 2006-2015 (Fig. 17). El balance metabólico a lo largo de la década analizada mostró una ligera pero significativa tendencia hacia el incremento (más cercano a 1), con una tasa de cambio de 0.02 año⁻¹ (Test Mann-Kendall, $p < 0.01$).

En términos de flujos de carbono, la PPB mostró que VB es un sistema muy productivo, con promedio anual de fijación de C de 3.60 gC m⁻²d⁻¹ durante los 10 años muestreados (Tabla 9). La PPN promedio fue de 1.64 gC m⁻²d⁻¹, lo que significó un potencial de exportación de biomasa ($f = PPN/PPB$) desde la capa de producción hacia profundidades inferiores del 45 % como promedio (Tabla 10), siendo más alta durante el periodo de estratificación (48 %) que durante la circulación (40 %). En una escala anual, la PPN osciló entre 258 a 892 g C m⁻²año⁻¹ y promedio de 599 g C m⁻²año⁻¹, para una eficiencia de reciclamiento estimada en la columna de agua que como promedio fue del 58 % de la PPN, con un rango entre el 3% al 72 % durante los años del 2006 al 2015. En términos del total anual fijado en VB (1314 g C m⁻²año⁻¹) significaría que como promedio sólo el 19 % es secuestrado en los sedimentos y la mayor parte es remineralizada en la columna de

agua. En general, la respiración total del sistema fue mayor que la PPB y la PPN, con un promedio de $6.89 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$, lo que significaría en estado estable una liberación potencial neta de carbono a la atmósfera de $-3.29 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$ como promedio durante 2006-2015.

Tabla 9. Promedios de las tasas metabólicas diarias en unidades de carbono ($\text{g C m}^{-2}\text{d}^{-1}$) en la capa de producción y en el ecosistema completo durante la estratificación (E), circulación (C) y anualmente (A) durante el periodo del 2006 al 2015.

Año	Capa de Producción									Ecosistema Completo					
	PPB			R _{CP}			PPN			R _{Total} ²			Metabolismo Neto		
	E	C	A	E	C	A	E	C	A	E	C	A	E	C	A
2006 ¹	3.57	2.46	3.04	-1.63	-2.56	-1.82	1.94	-0.1	1.22	–	-9.05	–	–	-6.59	–
2007	3.54	2.55	3.04	-2.37	-1.66	-2.33	1.17	0.88	0.71	-5.67	-8.09	-7.38	-2.12	-5.55	-4.34
2008	3.54	4.4	3.47	-2.31	-2.56	-2.15	1.22	1.84	1.31	-6.05	-9.79	-7.12	-2.51	-5.38	-3.66
2009	3.16	2.51	3.35	-1.58	-1.27	-1.65	1.59	1.23	1.69	-5.6	-8.2	-7.22	-2.43	-5.7	-3.87
2010	3.73	3.23	3.4	-1.78	-1.61	-1.74	1.95	1.62	1.65	-5	-8.39	-5.97	-1.27	-5.16	-2.57
2011	4.4	3.83	4.03	-2.38	-1.48	-2.05	2.02	2.34	1.98	-5.78	-7.62	-7.03	-1.38	-3.79	-3.01
2012	4.32	3.45	3.84	-1.77	-1.93	-1.56	2.56	1.51	2.28	-5.31	-8.42	-5.79	-0.99	-4.97	-1.95
2013	3.86	3.2	3.72	-2.09	-1.99	-2.07	1.77	1.22	1.64	-7.65	-8.35	-8.4	-3.79	-5.15	-4.69
2014	4.21	3.98	3.81	-2.5	-2.1	-2.32	1.7	1.89	1.49	-5.78	-9.31	-7.1	-1.57	-5.33	-3.29
2015	4.42	–	4.31	-1.79	–	-1.87	2.63	–	2.44	-5.24	–	-5.99	-0.82	–	-1.68
Media	3.88	3.29	3.6	-2.06	-1.83	-1.97	1.86	1.38	1.64	-5.79	-8.58	-6.89	-1.91	-5.29	-3.29

¹ muestreos comenzaron en agosto del 2006; ²(R_{total}=R_{CP}+R_{DCP}); los meses que abarcan los periodos aparecen en tablas 1 y 6. Producción primaria bruta (PPB); respiración en la capa de producción (RCP); producción primaria neta (PPN); respiración aerobia en la columna de agua completa (R_{total}). Metabolismo neto calculado como PPB+R_{total}. Los flujos positivos indican asimilación de CO₂ en biomasa y los negativos liberación desde la columna de agua.

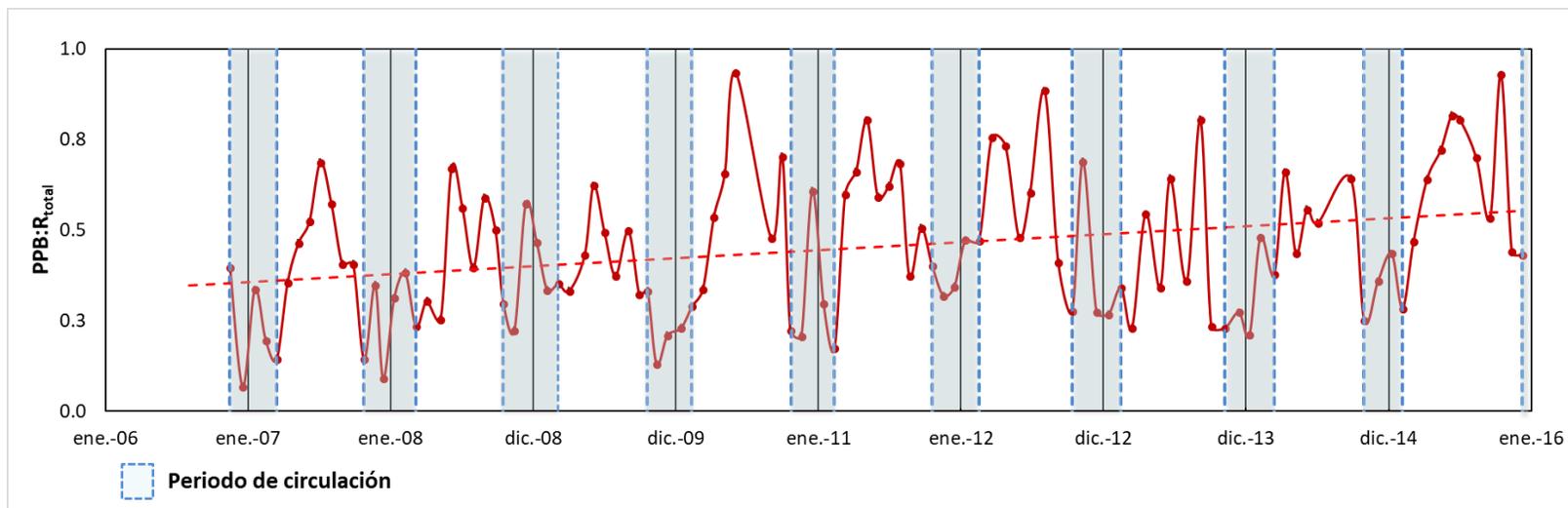


Figura 17. Balance metabólico ecosistémico (PPB:R_{total}, cociente en unidades de carbono) en el embalse de Valle de Bravo desde noviembre de 2007 a diciembre 2015. Línea discontinúa roja denota tendencia.

Tabla 10. Fracción de producción (f-radio) que puede ser potencialmente exportada desde la capa de producción durante la estratificación (E), circulación (C) y anualmente (A), en el periodo del 2006 al 2015 en el embalse de Valle de Bravo.

Año	Periodo		f-radio		
	Estratificación	Circulación	E	C	A
2006	ago-sep	oct 2006-mar 2007	0.54	-0.04	0.40
2007	abr-sep	oct 2007-mar 2008	0.33	0.35	0.23
2008	abr-sep	oct 2008-mar 2009	0.35	0.42	0.38
2009	abr-sep	oct 2009-feb 2010	0.50	0.49	0.51
2010	mar-sep	oct 2010-feb 2011	0.52	0.50	0.49
2011	mar-oct	nov 2011-feb 2012	0.46	0.61	0.49
2012	mar-sep	oct 2012-mar 2013	0.59	0.44	0.59
2013	abr-oct	nov 2013-mar 2014	0.46	0.38	0.44
2014	abr-sep	oct 2014-feb 2015	0.40	0.47	0.39
2015	mar-nov	–	0.60	–	0.57
Media			0.48	0.40	0.45

VI.3. Relación tasas metabólicas y conductores ambientales

La matriz de correlación en su conjunto, durante la estratificación y en la capa de producción, logró explicar el 32 % de la PPB, el 24 % de la R y el 25 % de la variación de la PPN (Tabla 11). En el caso de la PPB los conductores con mayor influencia resultaron el nivel del agua y la mezcla y para la PPN el conductor significativo fue el NID (Tabla 11). Las entradas de nutrientes al embalse (NT y PT: Ton) mostraron relaciones muy bajas ($p > 0.4$) con las tasas metabólicas.

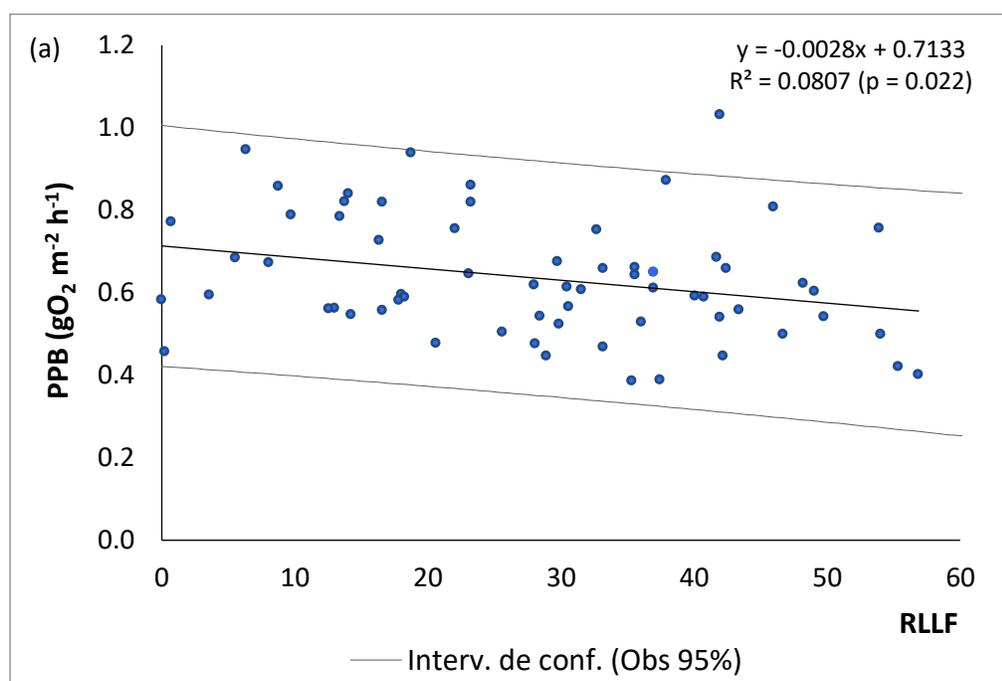
Tabla 11. Prueba de correlación, en estratificación (n=65) y en la capa de producción, entre las tasas metabólicas y los conductores ambientales.

Variables	PPB		R		PPN	
	Valores-p	R ²	Valores-p	R ²	Valores-p	R ²
PT (Ton)	0.673	0.003	0.709	0.002	0.887	0.000
NT (Ton)	0.413	0.011	0.884	0.000	0.492	0.008
PT ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.247	0.021	0.103	0.042	0.972	0.000

Variables	PPB		R		PPN	
	Valores-p	R ²	Valores-p	R ²	Valores-p	R ²
NT (μmol L ⁻¹)	0.152	0.032	0.586	0.005	0.075	0.049
SiRS (μmol L ⁻¹)	0.335	0.015	0.601	0.004	0.191	0.027
PRS (μmol L ⁻¹)	0.316	0.016	0.945	0.000	0.359	0.013
NID (μmol L ⁻¹)	0.385	0.012	0.072	0.050	0.033	0.070
Θ (J m ⁻³)	0.029	0.073	0.419	0.010	0.133	0.036
RLLF	0.022	0.081	0.351	0.014	0.128	0.036
Temp (°C)	0.622	0.004	0.351	0.014	0.853	0.001
Secchi (m)	0.085	0.046	0.077	0.049	0.687	0.003

Los valores en negrita son diferentes de 0 con un nivel de significación alfa=0.05

La PPB en la estratificación disminuyó ante reducciones del nivel de agua del embalse (Fig. 18 a) y a medida que aumentó el parámetro de estratificación (mayor el nivel de agua), aumentó también la producción bruta (Fig. 18 b). La PPN por su parte mostró relación positiva y significativa con el NID (Fig. 19).



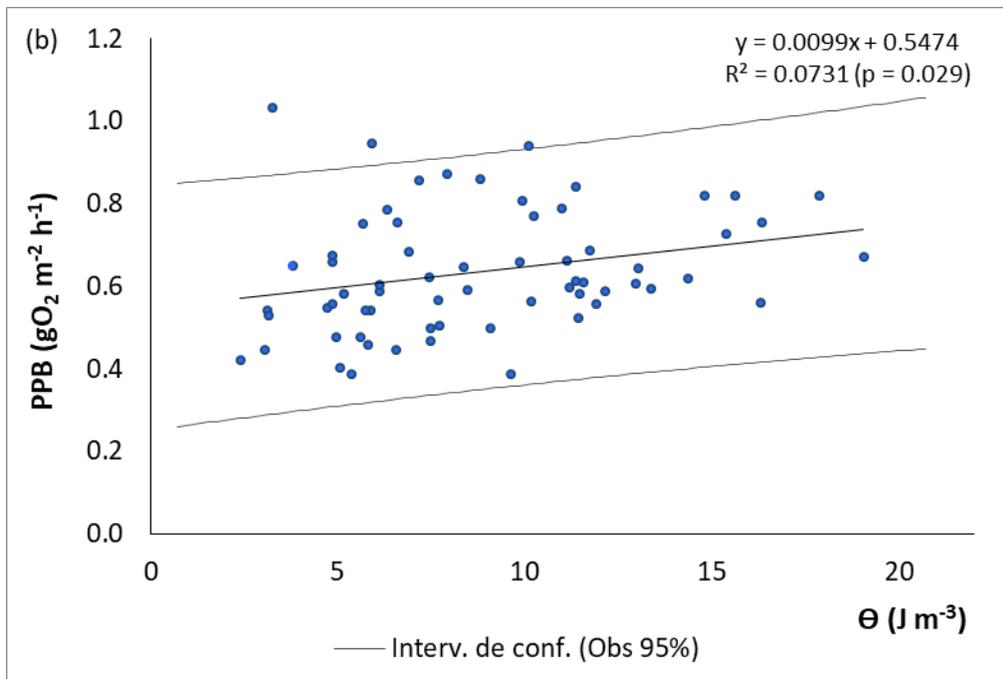


Figura 18. Relación durante la estratificación ($n=65$) de la producción primaria bruta (PPB): (a) Índice de fluctuación del nivel de agua (RLLF) y (b) parámetro de estratificación (Φ).

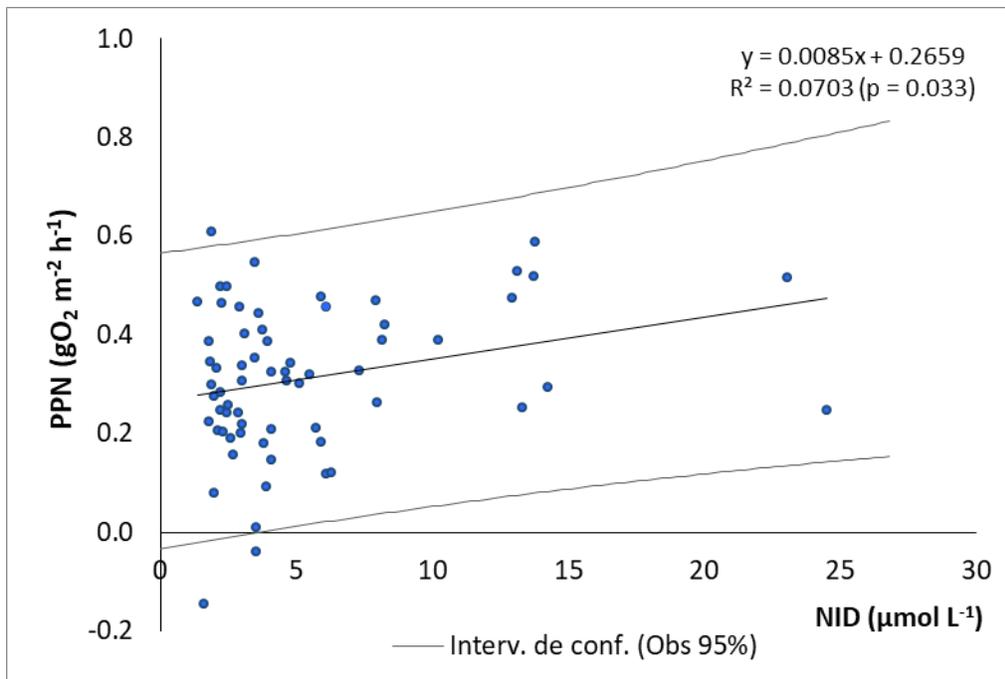


Figura 19. Relación durante la estratificación (n=65) de la producción primaria neta (PPN) con el nitrógeno inorgánico disuelto (NID).

La proporción PPB:Rtotal de conjunto con los conductores ambientales, permitieron explicar la tendencia del embalse bajo condiciones de variaciones de nivel de agua y disponibilidad de luz (Tabla 12). El embalse se hizo más heterotrófico a medida que fue más bajo el nivel de agua (Fig. 20 a) y más autotrófico (cercano a uno) cuando la penetración de la luz aumentó en la columna de agua (Fig. 20 b).

Tabla 12. Prueba de correlación, durante la estratificación (n=65), entre el cociente metabólico del embalse (en unidades de carbono) y los conductores ambientales (en toda la columna de agua).

Variables	PPB:Rtotal	
	Valores-p	R ²
NT (µmol L ⁻¹)	0.112	0.040
PT (µmol L ⁻¹)	0.599	0.004
SiRS (µmol L ⁻¹)	0.342	0.014
PRS (µmol L ⁻¹)	0.630	0.004
NID (µmol L ⁻¹)	0.717	0.002

Variables	PPB:Rtotal	
	Valores-p	R ²
Temp (°C)	0.994	0.000
RLLF	0.039	0.066
Secchi (m)	0.012	0.096

Los valores en negrita son diferentes de 0 con un nivel de significación alfa=0.05

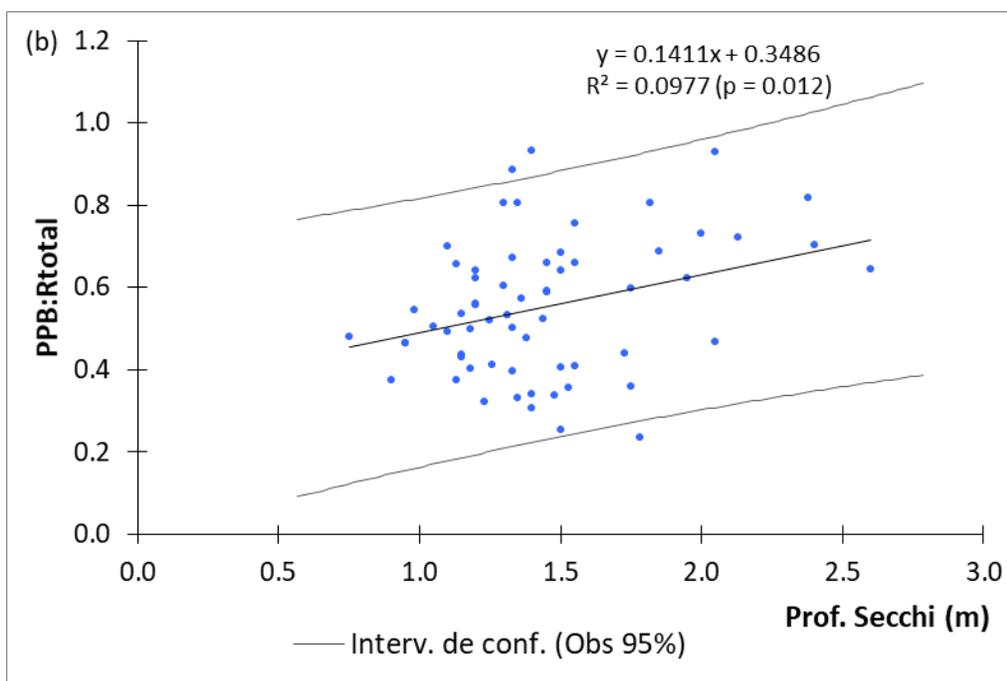
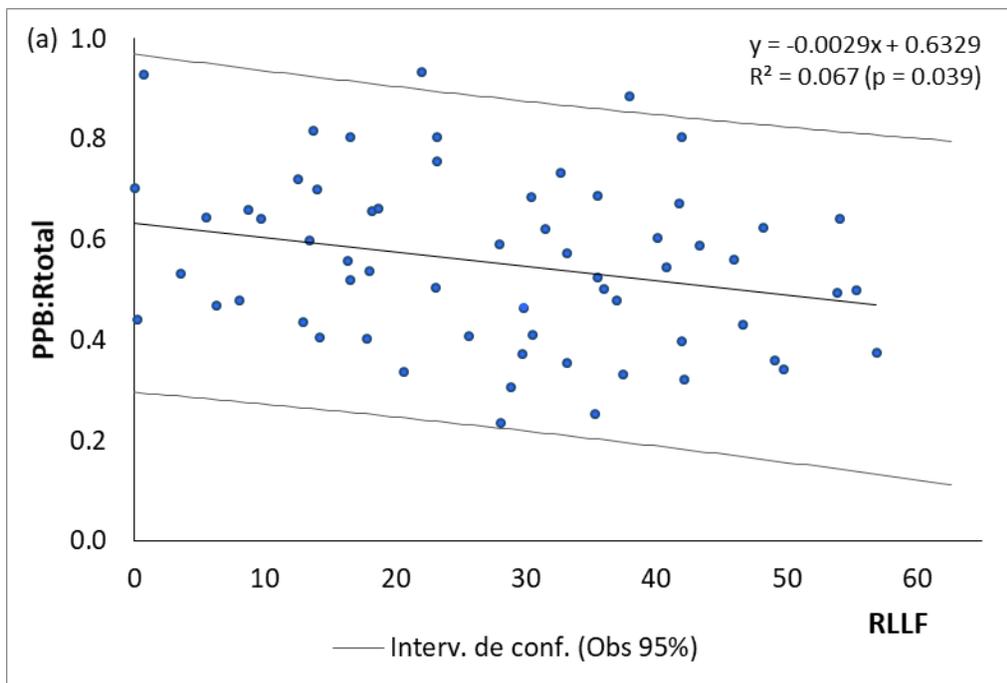


Figura 20. Relación durante la estratificación (n=65) del balance metabólico del embalse (en unidades de carbono): (a) índice de fluctuación del nivel de agua (RLLF) y (b) profundidad de Secchi.

En la circulación y en la capa de producción, el porcentaje explicativo de las variables predictivas fue mayor, resultando del 55 % para la producción bruta del sistema, el 34 % de la R y el 54 % de la PPN (Tabla 13). En el caso de la PPB los conductores con mayor influencia fueron las concentraciones de NID, el parámetro de estratificación y la profundidad de Secchi (Tabla 13). La respiración mostró relación significativa con la profundidad de Secchi y la producción neta del sistema con el NID (Tabla 13). Las entradas de nutrientes al reservorio ($p > 0.1$) mostraron relaciones muy bajas en el periodo con las tasas metabólicas.

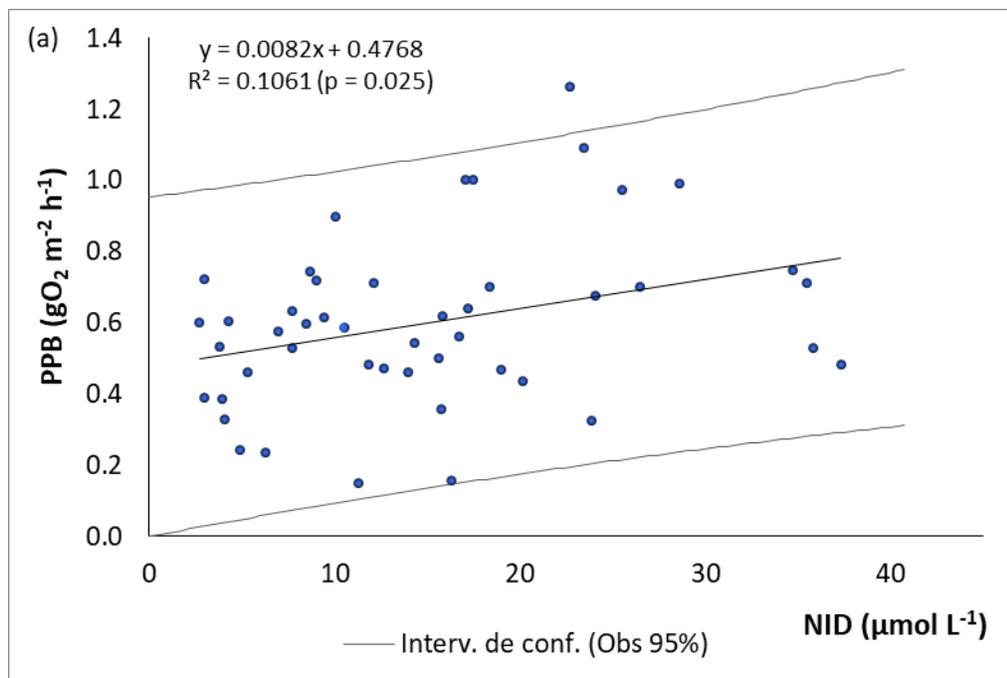
Tabla 13. Prueba de correlación, en circulación (n=48) y en la capa de producción, entre las tasas metabólicas y los conductores ambientales.

Variables	PPB		R		PPN	
	Valores-p	R ²	Valores-p	R ²	Valores-p	R ²
PT (Ton)	0.386	0.017	0.586	0.007	0.120	0.053
NT (Ton)	0.902	0.000	0.386	0.017	0.357	0.019
PT ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.966	0.000	0.130	0.050	0.162	0.043
NT ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.564	0.007	0.168	0.042	0.051	0.082
SiRS ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.786	0.002	0.240	0.031	0.479	0.011
PRS ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.449	0.013	0.957	0.000	0.331	0.021
NID ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.025	0.106	0.843	0.001	0.010	0.137
Θ (J m^{-3})	0.011	0.134	0.202	0.036	0.059	0.077
RLLF	0.832	0.001	0.648	0.005	0.506	0.010
Temp ($^{\circ}\text{C}$)	0.160	0.043	0.377	0.017	0.359	0.019
Secchi (m)	0.001	0.222	0.011	0.137	0.096	0.060

Los valores en negrita son diferentes de 0 con un nivel de significación $\alpha=0.05$

La PPB correlacionó positiva y significativamente con las concentraciones *in situ* de NID (Fig. 21 a) y con la profundidad de Secchi (Fig. 21 b), por el contrario, a medida que

aumentó el parámetro de estratificación decayó la PPB en el periodo (Fig. 21 c). La respiración aumentó ante un crecimiento de la disponibilidad de luz (Fig. 22) y la PPN se hizo mayor ante aumentos del NID (Fig. 23). El cociente metabólico mostró una relación positiva con el Secchi y el NID, tendiendo a uno mientras mayor fue la disponibilidad de luz y la disponibilidad de nitrógeno inorgánico (Tabla 14 y Fig. 24 a y b).



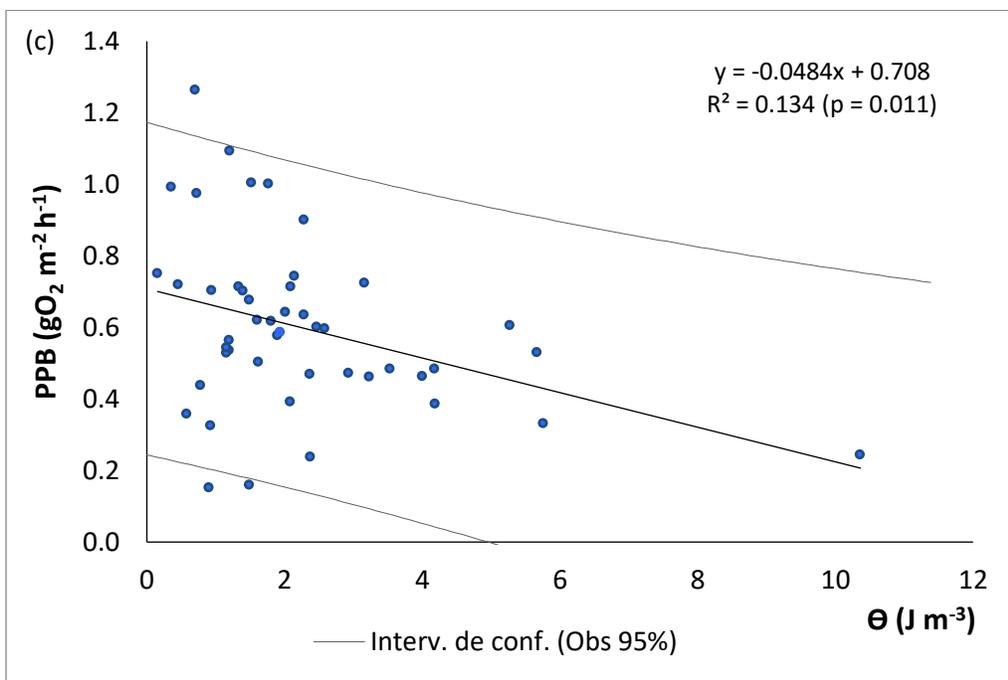
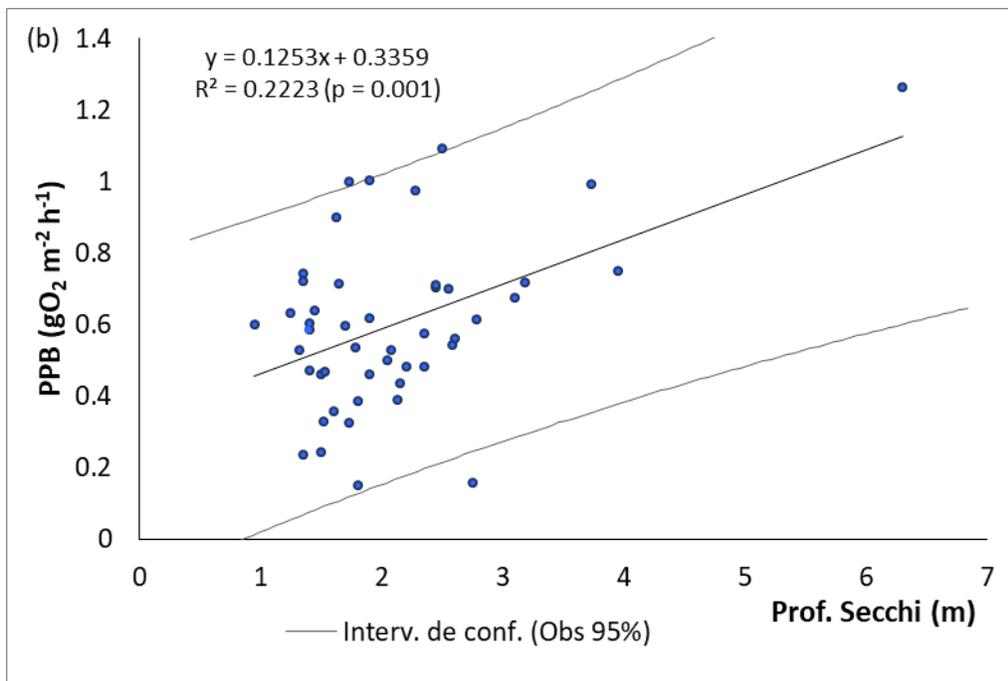


Figura 21. Relación durante la circulación ($n=48$) de la producción primaria bruta (PPB): (a) concentraciones *in situ* de nitrógeno inorgánico disuelto (NID), (b) profundidad de Secchi y (c) parámetro de estratificación (Φ).

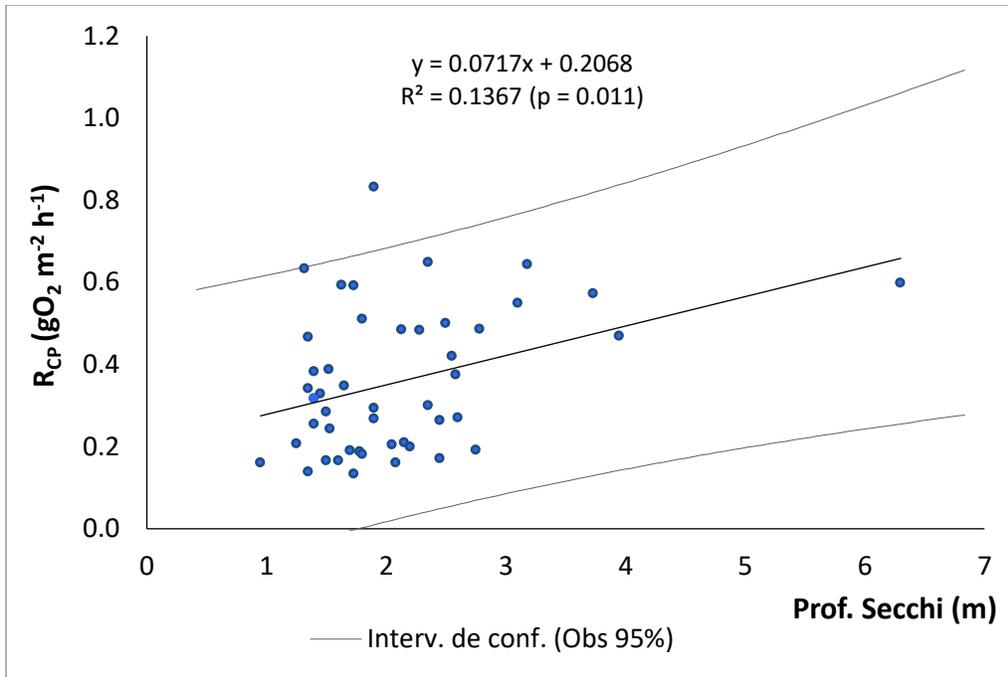


Figura 22. Relación durante la circulación (n=48) de la respiración en la capa de producción (R_{CP}) con la profundidad de Secchi.

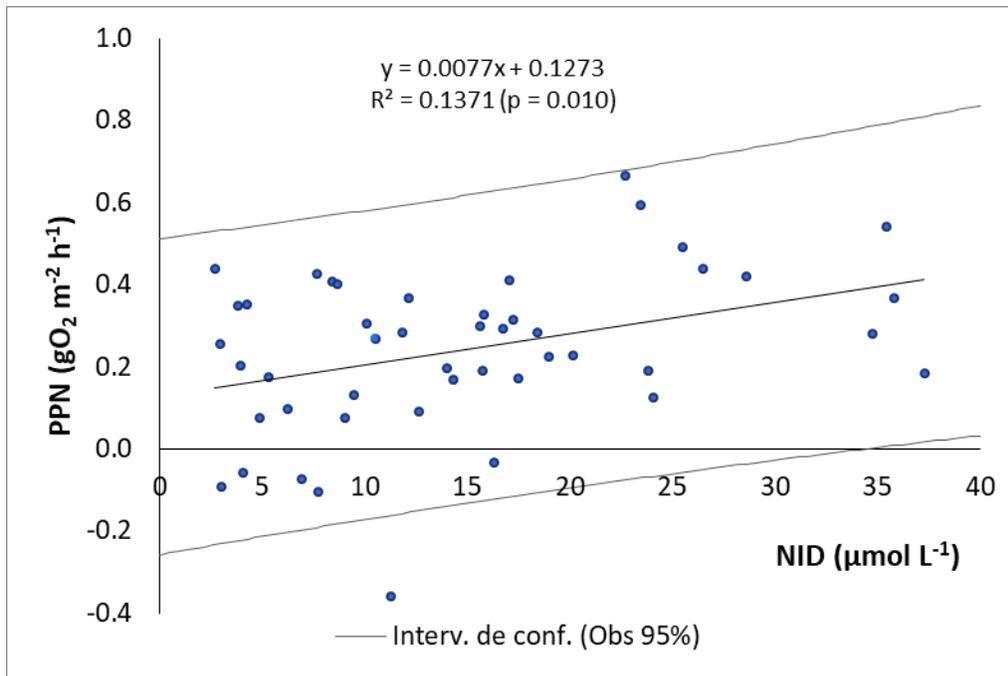
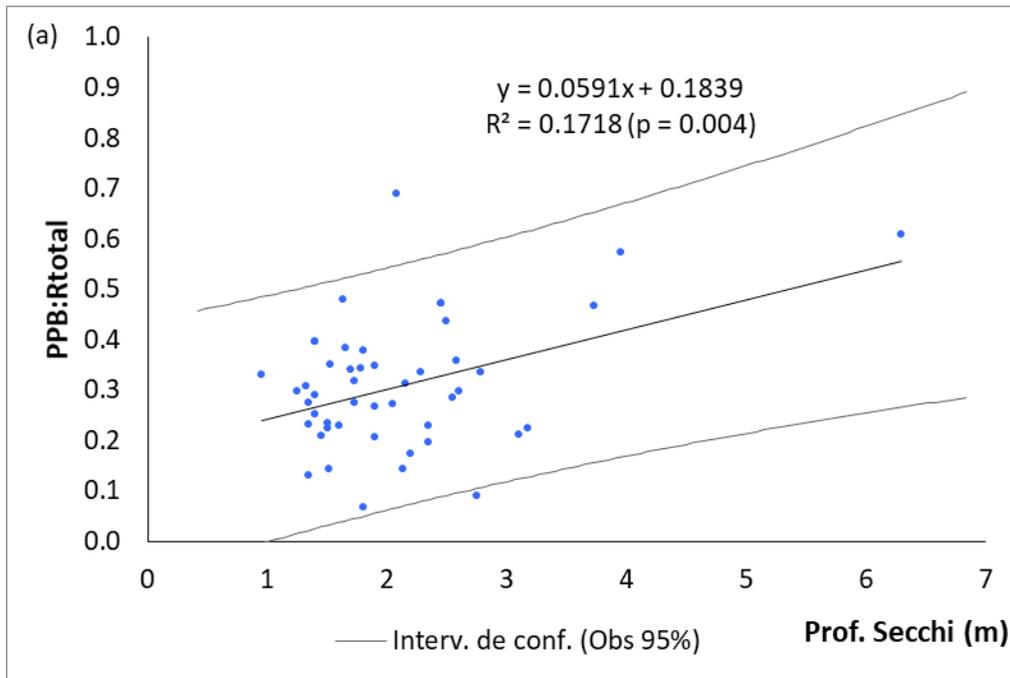


Figura 23. Relación durante la circulación (n=48) de la producción primaria neta (PPN) con las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (NID).

Tabla 14. Prueba de correlación, durante la circulación (n=48), entre el cociente metabólico del embalse (en unidades de carbono) y los conductores ambientales (en toda la columna de agua).

Variables	PPB:Rtotal	
	Valores-p	R ²
NT (μmol L ⁻¹)	0.960	0.000
PT (μmol L ⁻¹)	0.972	0.000
SiRS (μmol L ⁻¹)	0.800	0.001
PRS (μmol L ⁻¹)	0.418	0.015
NID (μmol L ⁻¹)	0.015	0.125
Temp (°C)	0.475	0.011
RLLF	0.789	0.002
Secchi (m)	0.004	0.172

Los valores en negrita son diferentes de 0 con un nivel de significación alfa=0.05



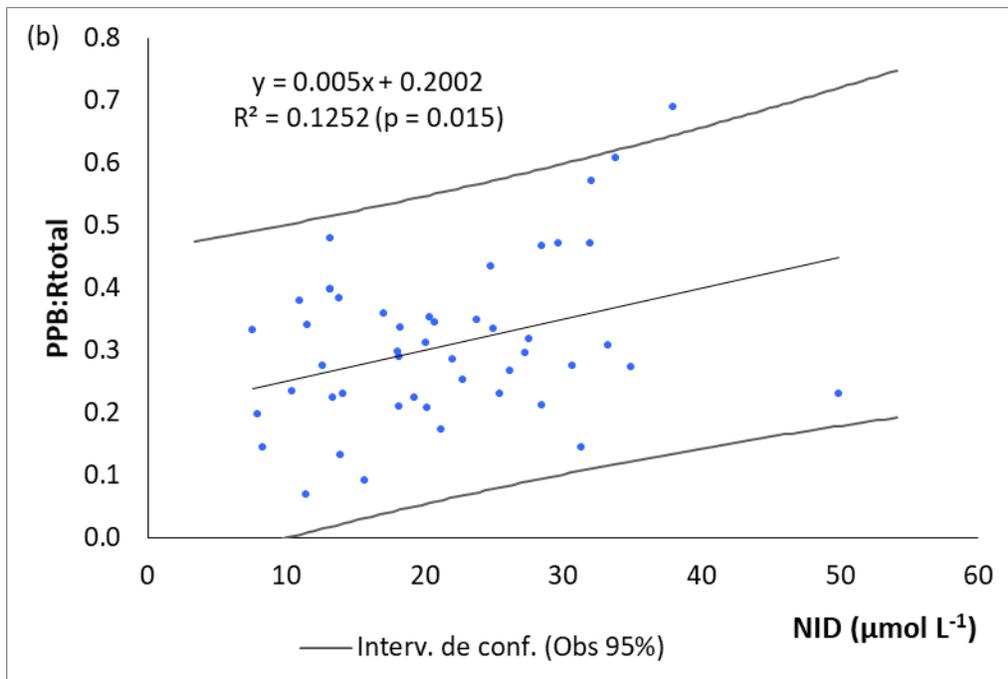


Figura 24. Relación durante la circulación (n=48) del balance metabólico del embalse (en unidades de carbono): (a) profundidad de Secchi y (b) concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (NID).

La respiración en la capa de producción, tanto en estratificación como en circulación (Tabla 11 y 13), por debajo de la capa de producción (Tabla 15 a) y en toda la columna (Tabla 15 b) mostró, aunque con baja significancia estadística, una correlación positiva con la temperatura.

Tabla 15. Prueba de correlación de la respiración y los conductores ambientales: (a) debajo de la capa de producción (R_{DCP}) en estratificación y (b) respiración total ($R_{CP}+R_{DCP}$) en circulación. Mediciones de los conductores debajo de la capa de producción (DCP) y en toda la columna (TC).

(a)

Variables	R_{DCP}	
	Valores-p	R^2
NT ($\mu\text{mol L}^{-1}$) (DCP)	0.740	0.002
PT ($\mu\text{mol L}^{-1}$) (DCP)	0.297	0.017

Variables	R _{DCP}	
	Valores-p	R ²
Temp (°C) (DCP)	0.312	0.016

(b)

Variables	R _{total}	
	Valores-p	R ²
NT ($\mu\text{mol L}^{-1}$) (TC)	0.772	0.002
PT ($\mu\text{mol L}^{-1}$) (TC)	0.978	0.000
Temp (°C) (TC)	0.569	0.007
RLLF	0.806	0.001
Secchi (m)	0.426	0.014

Las relaciones cuantitativamente significativas presentadas anteriormente entre los conductores ambientales y los indicadores de metabolismo fueron resumidas funcionalmente por medio de una representación esquemática para los periodos de estratificación y circulación (Fig. 25 y 26).

En la estratificación, ante un aumento en la disponibilidad de nitrógeno inorgánico aumenta la PPN del sistema hasta un 30 %. Por su parte, escenarios de menor nivel del embalse (2 m), inducen cambios en la productividad total hasta 4.7 % por debajo del valor medio de la tasa (Fig. 25 a). En circulación, el aumento en las concentraciones de NID trae aparejado un aumento de las tasas productivas hasta en un 40 %. La mayor disponibilidad de luz potencia el metabolismo en VB con productividades 20 % por encima del valor medio de la PPB y tasas respiratorias 17 % mayor a su tasa media (Fig. 25 b).

El indicador de balance metabólico describe que, durante la estratificación, se hace más heterotrófico el sistema a medida que es más bajo el nivel de agua y se hace más autotrófico, en ambos periodos, a medida que aumenta la penetración de la luz en la columna de agua y en circulación ante aumentos de la disponibilidad de nitrógeno inorgánico (Fig. 26 a y b).

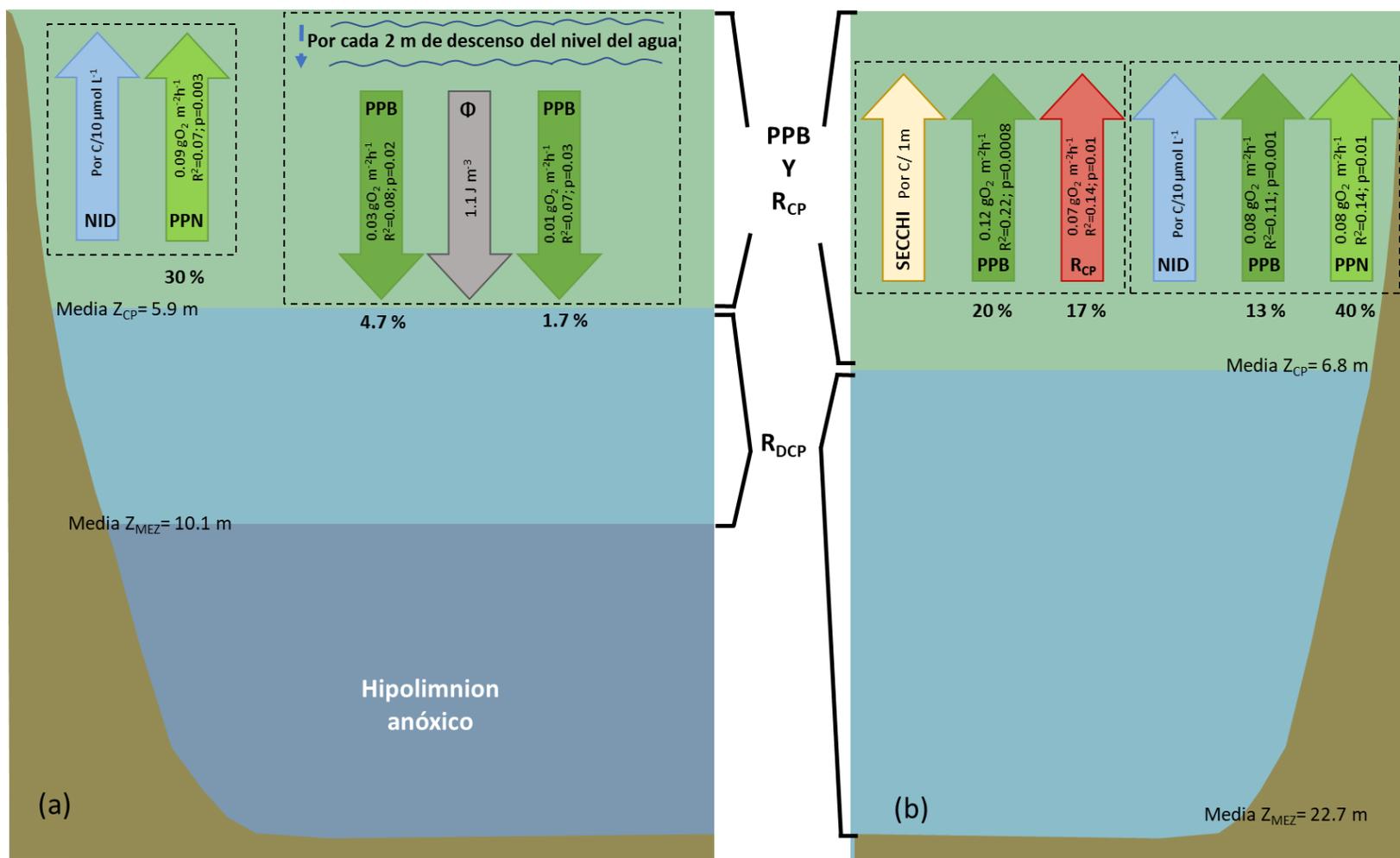


Figura 25. Esquema de las relaciones significativas entre los conductores ambientales y las tasas metabólicas en Valle de Bravo, durante 2006-2015: (a) estratificación; (b) circulación. Los valores porcentuales indican la disminución o aumento de la tasa con respecto a su valor promedio.

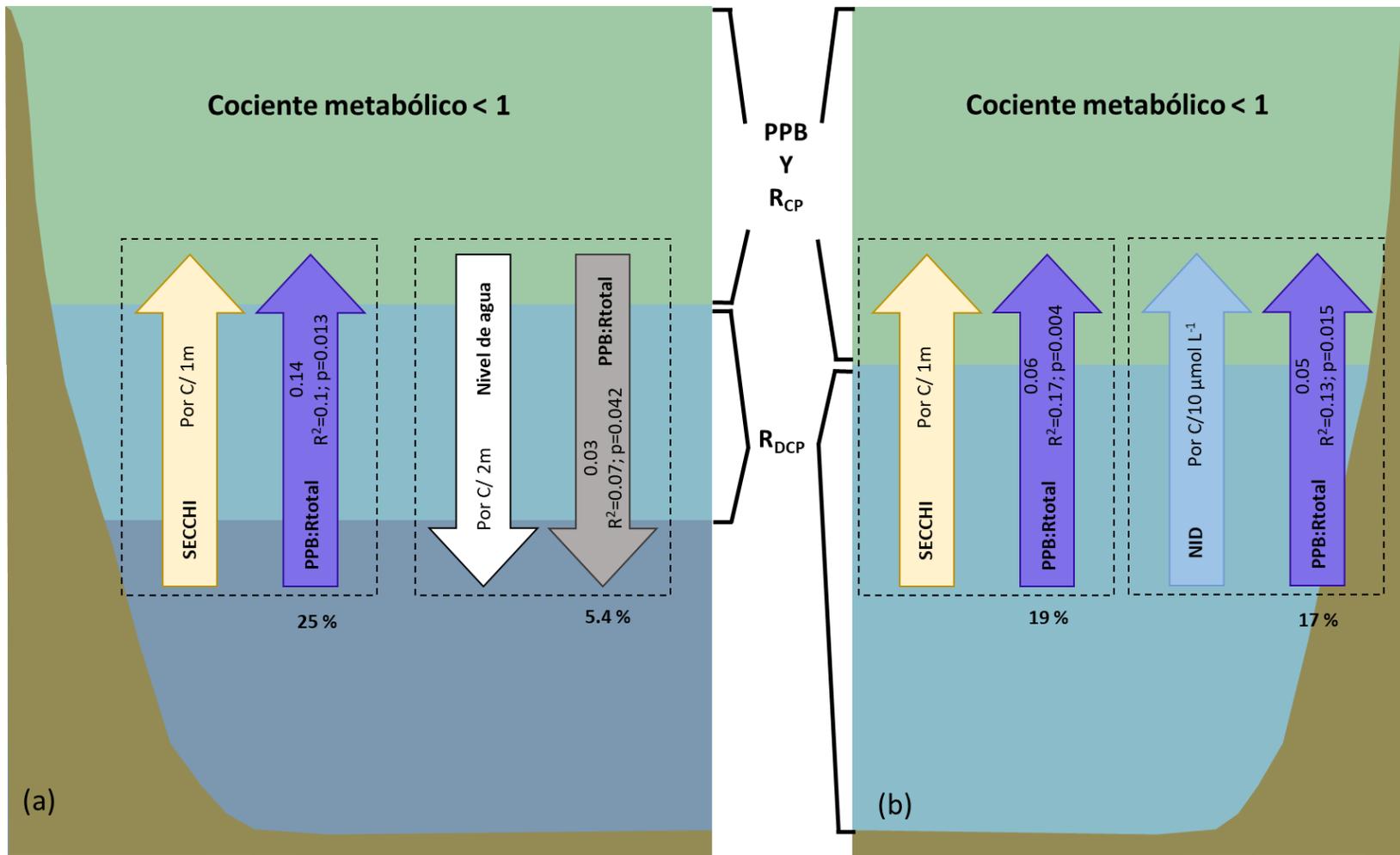


Figura 26. Esquema de las relaciones significativas entre los conductores ambientales y el cociente metabólico PPB:Rtotal (en unidades de carbono) en Valle de Bravo durante 2006-2015: (a) estratificación; (b) circulación. Los valores porcentuales indican la disminución o aumento del indicador con respecto a su valor promedio.

El modelo obtenido (ecuación 5 y 6) describe el comportamiento de las tasas productivas en la circulación por medio de una regresión lineal múltiple, dependiente de cada una de las variables predictoras contempladas en el estudio. El error estimado para el modelo fue de 0.033 (PPB) y 0.022 (PPN). La respiración no mostró un modelo significativo para el periodo ($R^2 = 0.29$, $p = 0.42$).

En la estratificación, no fue posible obtener un modelo que describiera el comportamiento de las tasas metabólicas de manera estadísticamente significativa (PPB: $R^2 = 0.21$, $p = 0.35$; R: $R^2 = 0.24$, $p = 0.22$; PPN: $R^2 = 0.22$, $p = 0.30$).

Modelo general

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_p X_p + \varepsilon$$

Ecuación 5:

$$\begin{aligned} \text{PPB} = & 0.47 - 5.56 \times 10^{-2} \text{PT}_{cargas} + 1.20 \times 10^{-2} \text{NT}_{cargas} - 3.48 \times 10^{-2} \text{PRS} + 2.55 \times 10^{-4} \text{SiRS} \\ & + 4.71 \times 10^{-2} \text{PT}_{in situ} - 4.01 \times 10^{-3} \text{NT}_{in situ} + 1.88 \times 10^{-3} \text{NID} - 1.75 \times 10^{-2} \text{Párametro_Estr.} \\ & - 6.56 \times 10^{-4} \text{RLLF} - 1.99 \times 10^{-2} \text{Temp} + 0.17 \text{Secchi} + 1.40 \times 10^{-2} \text{Clorofila a} + \varepsilon \end{aligned}$$

($R^2 = 0.57$, $r = 0.7$, $p = 0.001$)

El modelo sugerido para la estimación de la PPB durante la circulación sigue una distribución normal y representa un modelo estable. Sólo dos observaciones (4.2%) no cumplen con el supuesto de normalidad $N(0,1)$ (Fig. 27).

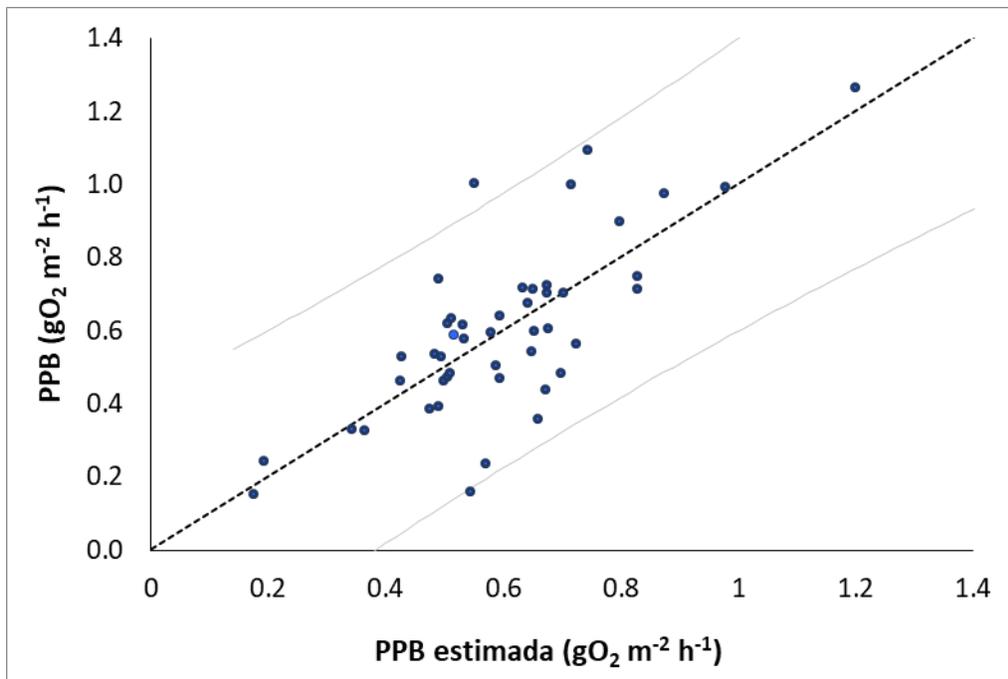


Figura 27. Distribución entre la PPB estimada y observada (muestra de aprendizaje).

Los valores de PPB estimados, a través del modelo de regresión múltiple propuesto, poseen elevada similitud con los observados en el embalse, lo cual permite validar el uso del modelo para los periodos de circulación (Fig. 28). El error promedio de las observaciones fue de 0.056.

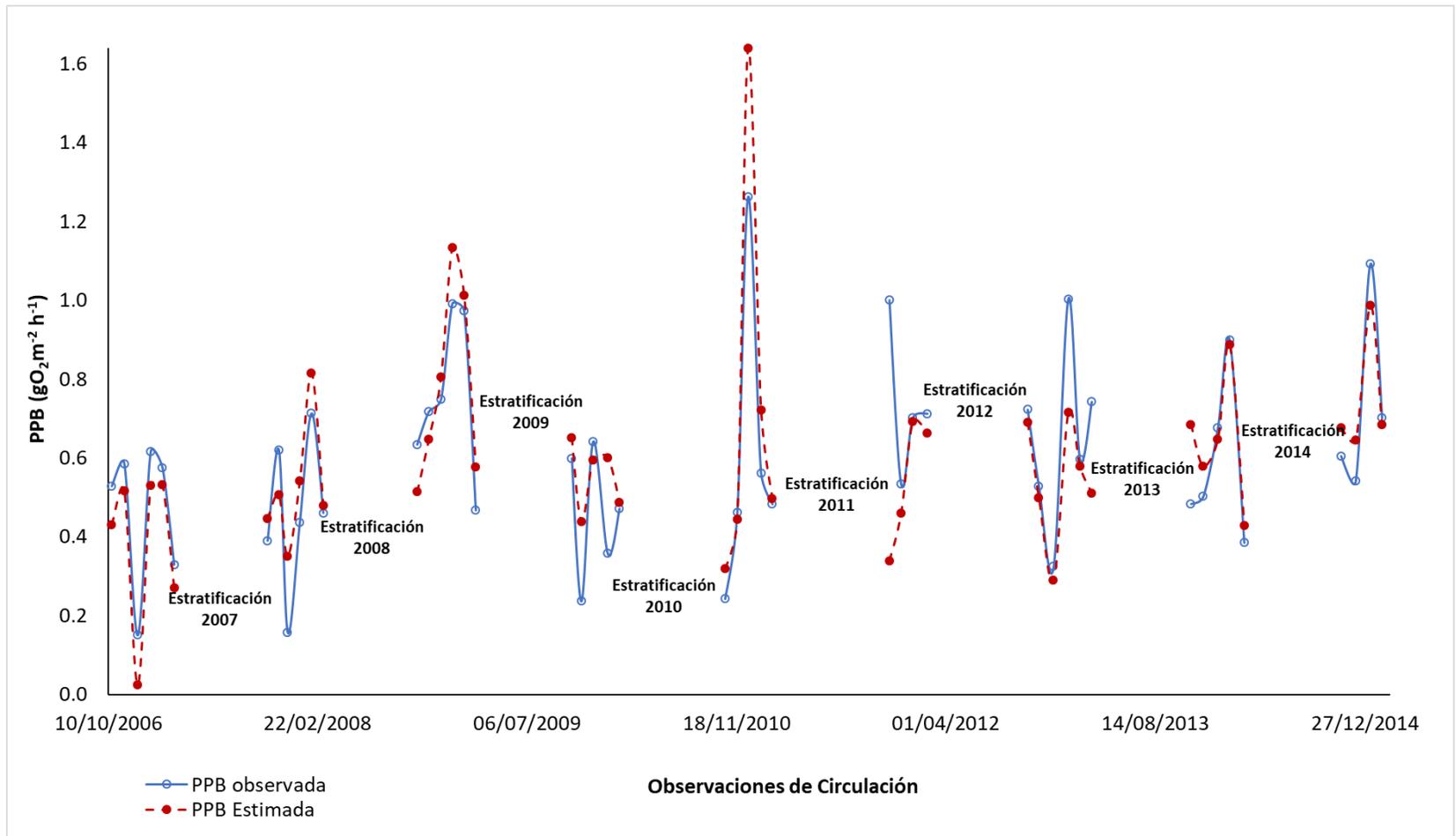


Figura 28. Comparación entre los valores de PPB observados con los estimados por el modelo de predicción.

Ecuación 6:

$$\begin{aligned} \text{PPN} = & 0.15 - 5.70 \times 10^{-2} \text{PT}_{\text{cargas}} + 8.42 \times 10^{-3} \text{NT}_{\text{cargas}} - 5.27 \times 10^{-2} \text{PRS} + 1.16 \times 10^{-4} \text{SiRS} \\ & + 4.95 \times 10^{-2} \text{PT}_{\text{in situ}} - 4.43 \times 10^{-3} \text{NT}_{\text{in situ}} + 7.02 \times 10^{-3} \text{NID} - 4.48 \times 10^{-3} \text{Párametro_Estr.} \\ & - 3.05 \times 10^{-3} \text{RLLF} - 4.02 \times 10^{-3} \text{Temp} + 7.83 \times 10^{-2} \text{Secchi} + 1.16 \times 10^{-2} \text{Clorofila } a + \varepsilon \end{aligned}$$

($R^2 = 0.58$; $r = 0.8$ $p = 0.001$)

El modelo sugerido para la estimación de la PPN durante la circulación sigue una distribución normal y representa un modelo estable, pues todos los datos cumplen con la condición $N(0,1)$ (Fig. 29).

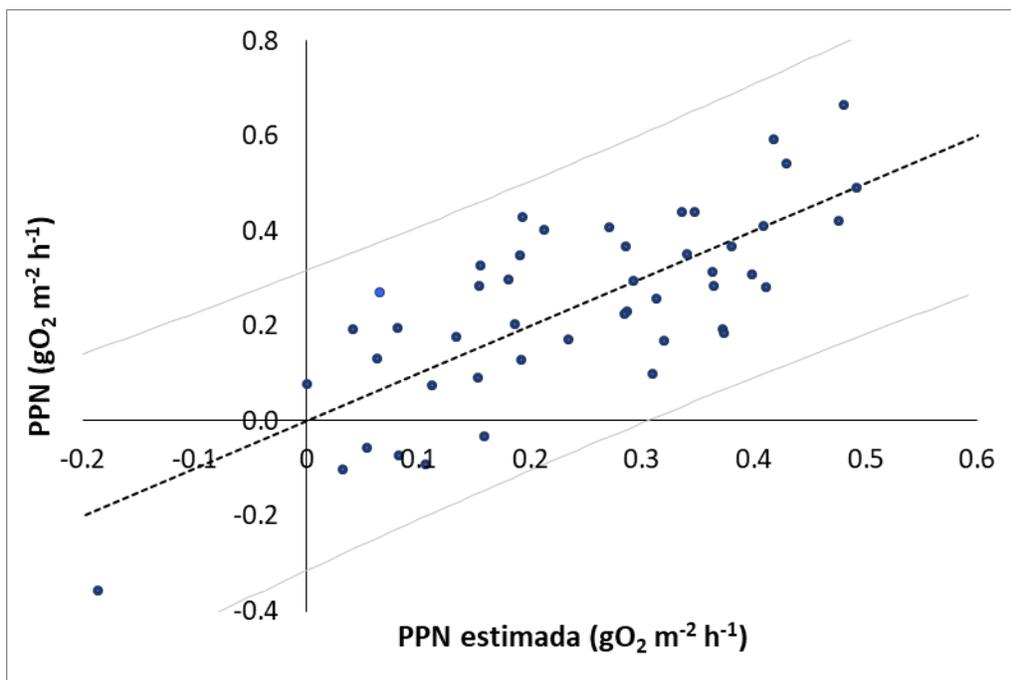


Figura 29. Distribución entre la PPN estimada y observada (muestra de aprendizaje).

La comparación entre los valores de PPN observados con los obtenidos por el modelo permiten corroborar la similitud de los resultados para los períodos de circulación en el embalse (Fig. 30). El error promedio de las observaciones fue de 0.038.

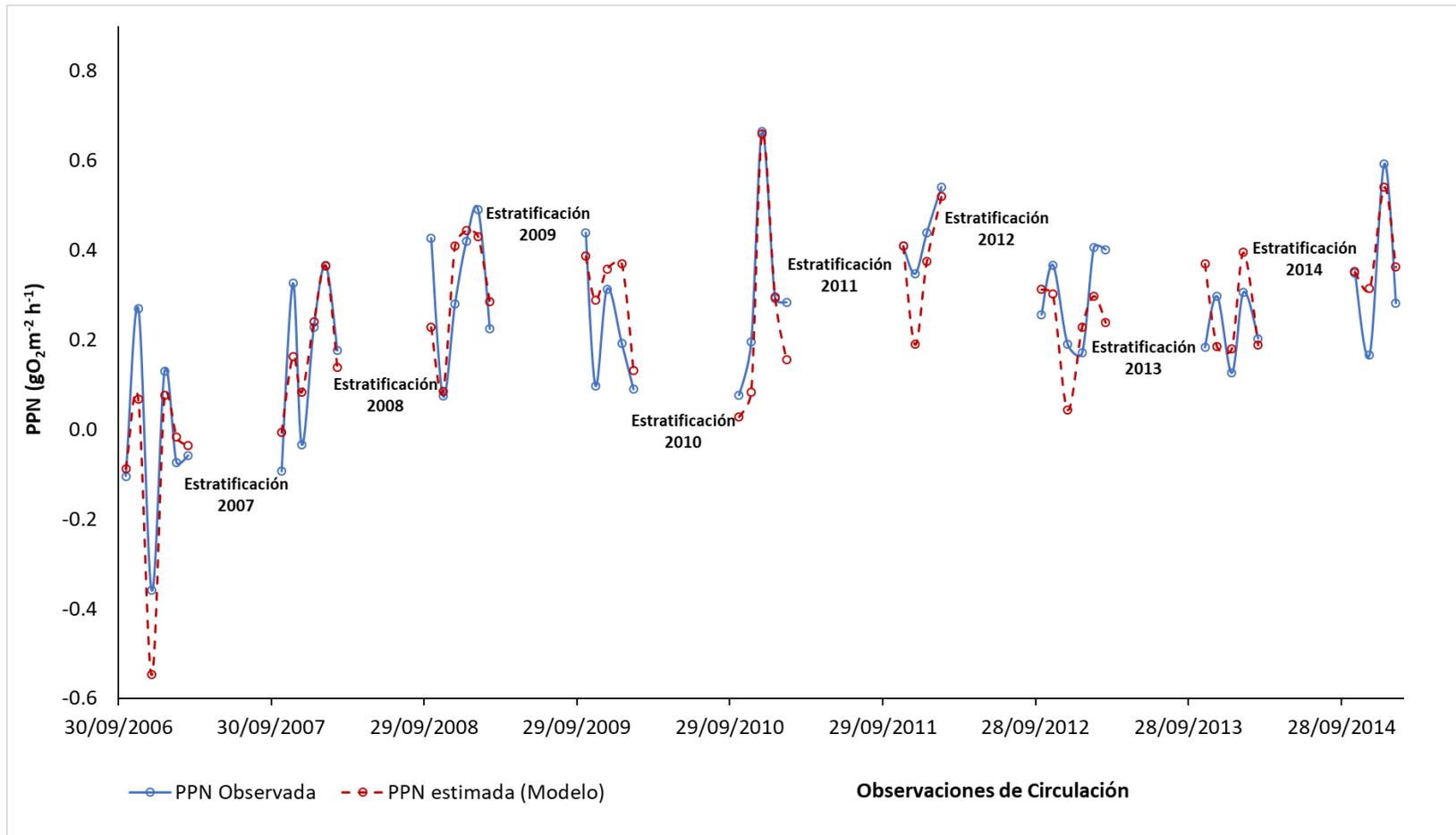


Figura 30. Comparación entre los valores de PPN observados con los estimados por el modelo de predicción.

VII.DISCUSIÓN

VII.1. Características limnológicas

VII.1.1. Conductores ambientales

La distribución vertical de la temperatura durante 2006-2015 confirma la continuidad del comportamiento monomítico del embalse descrito por Olvera-Viascán *et al.* (1998); Monroy (2004); Merino-Ibarra *et al.* (2008) y Ramírez-Zierold *et al.* (2010). El gradiente térmico se encuentra entre los rangos reportados para lagos tropicales (Roldán y Ramírez, 2008; Catalan y Rondón, 2016). Las máximas temperaturas en el hipolimnion ocurrieron durante los periodos de estratificación cuando el nivel del agua fue más bajo (2008, 2009 y 2013, ver Fig. 2), sustentado que la tasa de calentamiento hipolimnético está relacionada con la magnitud del decrecimiento del nivel de agua, como fue propuesto por Ramírez-Zierold *et al.* (2015).

Los más bajos valores de Secchi pueden ser causados por la alta biomasa de la capa superior durante la estratificación, hecho comprobado por Valeriano-Riveros *et al.* (2014). La profundidad de Secchi constituye un proxy adecuado para estimar el límite de la capa de producción en sistemas con variaciones verticales importantes a lo largo de todo el año. En particular, las correlaciones altamente significativas entre profundidad de Secchi y PPB permiten identificar la profundidad donde la PPB=0, para aquellos meses en que no fue posible debido a que no existieron incubaciones experimentales en dichas profundidades. En este sentido, es notable que entre los estudios metabólicos disponibles en lagos y reservorios tropicales resumidos en la tabla 16, menos de la mitad reportan mediciones de tasas metabólicas a múltiples profundidades y sólo 1 de cada 4 determinan la profundidad de la capa de producción.

Tabla 16. Compilación de datos de metabolismo en sistemas acuáticos tropicales. PPB, producción primaria bruta; R, respiración; PPN, producción primaria neta. Todas las unidades están en $g\ C\ m^{-2}d^{-1}$. Los sistemas fueron ordenados por orden creciente de PPB.

¹ Estado Trófico	Sistema	PPB		R		PPN		P:R	Núm. de prof. muestreadas	Z _{CP} (m)	Referencias
		Promedio	Rango	Promedio	Rango	Promedio	Rango				
Oligo-mesotrófico	Chapala, Mexico	0.3							3	-	Lind <i>et al.</i> 1992
	Baringo, Kenya	0.8							-	-	Melack 1976
	Rio Ganjes, India	1.0	0.9-1.0						-	-	Natarajan 1989
	Titicaca, Peru-Bolivia	1.1							9	-	Richerson <i>et al.</i> 1986
Eutrófico	Chad, Chad	1.3							-	-	Melack 1976
	Castanho, Amazona, Brazil	1.4							-	-	Schmidt 1973
	La Mariposa, Venezuela	1.8	0.9 – 2.6						-	-	González <i>et al.</i> 2003
	Naivasha, Kenya	1.9	1.5-2.3						-	-	Melack 1979
	Crescent I. Crater, Kenya	2.1	1.1-3.1						-	-	Melack 1979
	Chang Jiang, Yangtze, China	2.4	1.1-3.6						-	-	Liang <i>et al.</i> 1988
	Apopka, United States	2.5				1.1	1.0-2.0		1	1.1	Schelske <i>et al.</i> 2003
	Lago Lanao, Filipinas	2.6				1.7			13	15.0	Lewis 1974
	Nakuru, Kenya	2.6	0.3-4.9						12	-	Vareschi 1982
	Quebrada Seca, Venezuela	2.7	1.8-3.5						-	-	González <i>et al.</i> 2003

¹ Estado Trófico	Sistema	PPB		R		PPN		P:R	Núm. de prof. muestreadas	Z _{CP} (m)	Referencias
		Promedio	Rango	Promedio	Rango	Promedio	Rango				
Hipertrófico	Alchichica, Mexico	2.9		2.0		0.8		1.45	-	-	Oseguera <i>et al.</i> 2015
	Victoria, Gulf, Uganda	3.0							-	-	Melack 1976
	Oloiden, Kenya	3.1	1.6-4.5						-	-	Allanson 1990
	Kainji, Nigeria	3.2							-	-	Melack 1976
	Poza Yanamalai, India	3.2	1.0-5.4						1	-	Vijayaraghavan 1971
	Tissawewa reservoir, Sri Lanka	3.3	2.6-4.0	1.7	1.3-2.0	1.1	0.9-1.2	1.55	4	1.5	Amarasinghe y Vijverberg 2002
	Volta, Ghana	3.3							-	-	Melack 1976
	Conway, United States	3.4	0.8-6.0	3.8	0.8-6.8	-0.4		0.89	8	-	Fontaine y Ewel 1981
	Albert, East Africa	3.5							-	-	Melack 1976
	Valle de Bravo, Mexico	3.6		6.9		-3.29		0.52	9	6.4	Este estudio
	Victoria offshore, Uganda	3.6							-	-	Melack 1976
	Tanganyika	3.7							-	-	Melack 1976
	Mcllwaine, Zimbabwe	3.8	1.6-6.0						-	-	Allanson 1990
	Pao Canchinche, Venezuela	3.9	1.0 - 6.8	2.8	0.3-5.2	2.2	0.5-3.9	1.42	4	2.2	González <i>et al.</i> 2004
	Parakkrama Samudra, Sri Lanka	4.1							7	2.1	Dokulil <i>et al.</i> 1983
Shahidullah, Bangladesh	4.2			3.7				1.15	10	-	Khondker y Kabir 1995
Bosomtwe, Ghana	4.7			4.3		0.4		1.10	7	-	Awortwi 2010

¹ Estado Tráfico	Sistema	PPB		R		PPN		P:R	Núm. de prof. muestreadas	Z _{CP} (m)	Referencias
		Promedio	Rango	Promedio	Rango	Promedio	Rango				
	ES Seridó reservoir, Brazil	4.9		5.2		-0.3		0.94	-	-	Almeida <i>et al.</i> 2016
	Estanque Teppakulam, India	5.0	2.0 - 8.0						1	-	Vijayaraghavan 1971
	George, Uganda	5.4							-	-	Melack 1976
	Victoria offshore, Uganda	6.8							-	13.5	Mugidde 1993
	Poza Othakadai, India	8.7	1.5 - 15.8						1	-	Vijayaraghavan 1971
	Lago Xolotlán, Nicaragua	9.0	6 -12						8	8	Erikson <i>et al.</i> 1998
	Victoria, Pilkington, Uganda	10.9							-	5.0	Mugidde 1993

Z_{CP}, profundidad de la capa de producción. Guión (-) indica que no fue especificado por los autores. Promedios y P:R fueron calculados de los datos originales cuando no fueron reportados y convertidos de O₂ a unidades de C cuando fue necesario.

La estabilidad de las aguas, a través de Φ , es una medida de la resistencia del agua al movimiento vertical y es uno de los *drivers* que necesita mayor integración en los estudios de metabolismo (Knauss, 1997; Coloso *et al.*, 2011). Baja estabilidad indica mezcla vertical, mientras que alta estabilidad indica condiciones de estratificación (Coloso *et al.*, 2011). En este sentido, los valores de Φ en VB corroboran las diferencias en la densidad del agua entre estratificación y circulación y, por tanto, la menor energía necesaria para mezclar toda la columna en los meses de invierno la cual se reduce hasta casi cero, mientras que, en estratificación, a partir de marzo generalmente, hay un marcado incremento de Φ . Los registros de Φ se corresponden con el nivel de agua del embalse (ver Fig. 3), necesitándose mayor energía para mezclar la columna de agua y por tanto una disminución potencial de eventos de mezclas cuando el nivel de agua es mayor y en sentido contrario cuando el nivel de agua es menor.

La distribución vertical de oxígeno durante la década muestreada fue consistente con la distribución de la temperatura y con el comportamiento monomítico del embalse. Como fue propuesto para sistemas eutróficos tropicales (Catalan y Rondón, 2016), se encontró que el oxígeno es un mejor descriptor del ciclo limnológico en VB que la temperatura, al tener esta última un gradiente pequeño ($\leq 0.4 \text{ }^\circ\text{C m}^{-1}$) dificulta determinar con precisión los límites en la profundidad de la termoclina que en la oxiclina. Adicionalmente, en términos funcionales, en un sistema eutrófico y netamente heterotrófico, el agotamiento de la disponibilidad de oxígeno es característico y, en consecuencia, resulta mejor proxy de la profundidad donde termina la capa de mezcla. Por otro lado, la profundidad de la capa de mezcla encontrada en este estudio es similar al comportamiento observado por Lewis (2011), quien apuntó que un fetch de aproximadamente 7 km (fetch presente en VB) le corresponde una profundidad de mezcla de hasta 12 m.

Las concentraciones de nutrientes encontradas a lo largo del periodo de estudio no son limitantes para el desarrollo del fitoplancton, si se toma en consideración a Reynolds

(2006) y son típicas de cuerpos epicontinentales eutróficos (Likens, 2010). Como resultado, las concentraciones de nutrientes se han mantenido altas desde el 2002 (Merino-Ibarra *et al.*, 2008; Valdespino-Castillo *et al.*, 2014; Barjau-Aguilar, 2018).

En VB considerando la proporción de Redfield (Redfield, 1934), habría limitación como promedio por fósforo. Sin embargo, la proporción N:P es influenciada por la composición comunitaria (Weber y Deutsch 2010; Martiny *et al.*, 2013) debido a que diferentes especies muestran señales estequiométricas distintas (Quigg *et al.*, 2003) y finalmente las demandas de estos elementos se ajustan de acuerdo con procesos celulares tales como cosechas de luz y síntesis de proteínas (Geider y La Roche, 2002; Sterner y Elser, 2002; Loladze y Elser, 2011). En este sentido, Geider y La Roche en 2002 estimaron que el rango se acerca más a una relación de 20-50, sustancialmente mayor que el valor de Redfield.

Tomando como valor medio 30, en VB hay mayormente limitación por nitrógeno a lo largo de la década de estudio, lo que coincide con lo observado en la estratificación del 2008-2009 por Valeriano-Riveros *et al.* (2014) y con lo planteado acerca de la más común limitación por nitrógeno en los lagos tropicales, fundamentalmente por grandes aportes de fósforos producto del intemperismo químico de las rocas y a mayores pérdidas internas de nitrógeno por las altas temperaturas (Talling y Lemoalle, 1998; Lewis, 2000, 2002; Huszar, 2006).

Las cargas alóctonas al sistema son la principal causa de su estado eutrófico y se han cuantificado hasta 116.8 t P año⁻¹ y 557.1 t N año⁻¹ (Ramírez- Zierold *et al.*, 2010), condición que se sigue manteniendo según los valores promedios reportados en este estudio.

La relación positiva encontrada de bajas concentraciones de PRS y SiRS ante disminuciones de niveles de agua también fueron halladas por Valeriano-Rivero *et al.* (2014) y atribuido en el caso del SiRS al efecto combinado de menores entradas por los ríos debido a la sequía reportada en ese año y al consumo del nutriente por las

diatomeas, pues se observó un aumento de la biomasa de *F. crotonensis*. Por otro lado, los autores justificaron la abundancia de diatomeas, durante la estratificación y con bajos niveles de agua, a un suministro continuo de nutrientes (fundamentalmente NID) al epilimnion a través de las mezclas de fronteras, condiciones que podrían repetirse en VB cuando es más bajo el nivel de agua en estratificación y ser la causa además del aumento en las concentraciones de PT. De igual manera, la relación negativa entre el nivel de agua y la temperatura ha sido observada previamente por Valeriano-Rivero *et al.* (2014) y Ramirez-Zierold *et al.* (2015).

La menor profundidad de Secchi durante periodos de bajo nivel de agua pudiera estar asociada a la resuspensión de sedimentos debido a una intensificación de eventos de mezcla parciales, producto del intenso viento diurno (Merino-Ibarra *et al.* 2008; Ramírez-Zierold *et al.*, 2015), aunado a la disminución del parámetro de estratificación (ver Fig. 4). Esta posibilidad de la relativa abundancia de sedimentos suspendidos en escenarios de bajo nivel de agua necesitará ser comprobada con posterioridad.

VII.1.2. Clorofila *a* y su relación con los conductores ambientales

Si se usan las concentraciones de clorofila *a* como criterio del estado trófico, según Nürnberg (1996) (retomado por Likens, 2010) VB es un lago eutrófico ($9-25 \mu\text{g L}^{-1}$), con condiciones hipertróficas en algunos momentos debido a sus registros máximos ($> 25 \mu\text{g L}^{-1}$). Esta condición eutrófica ha sido mantenida en el reservorio desde que se reportó por vez primera en 1998 (Olvera-Viascan *et al.*, 1998) y ratificada su permanencia más recientemente (Merino-Ibarra *et al.*, 2008, Valdespino-Castillo *et al.*, 2014).

La clorofila *a* mostró mayor relación con el PRS en la estratificación, a pesar de que las concentraciones de NID fueron particularmente bajas ($< 1.5 \mu\text{mol L}^{-1}$) en algunos momentos de la estratificación, por el contrario, en circulación la clorofila *a* mostró mayor relación con el NID. Estas respuestas, presumiblemente pudieran deberse a la capacidad de suplir las deficiencias de nitrógeno que tienen la cianobacterias Nostocales y

Chroococcales, las que dominan la comunidad planctónica de VB generalmente durante el periodo de estratificación, no así en circulación donde son las diatomeas las dominantes (Ramírez-García *et al.*, 2002; Valeriano-Riveros, 2007 y Cruz y Cruz, 2007).

Para explicar la relación inversa entre el SiRS y la clorofila a durante la estratificación, es necesario analizar primeramente la dinámica del nutrimento. Cuando es menor el nivel del embalse en VB, disminuye la cantidad de SiRS debido, según Valeriano-Riveros *et al.* (2014), al consumo del nutrimento por las diatomeas. Por otro lado, cuando es mayor el nivel de agua se registran las mayores concentraciones del nutrimento. Se ha encontrado en VB, en condiciones de alto nivel de agua, abundancia de Nostocales (Valeriano-Riveros *et al.*, 2014), estas especies poseen bajas proporciones de clorofila a por unidad de biomasa (Bursche, 1961; Nusch y Palme, 1975; Desortova, 1981 y Talling, 1993; Kasprzak *et al.*, 2008) si se compara con especies de diatomeas (Kohl y Nicklisch, 1988). Es de esperar entonces, bajo condiciones de máximo nivel y abundancia de SiRS, la prevalencia de especies con menor contenido de clorofila a .

Asimismo, la relación inversa del pigmento con el NID pudiera estar relacionada con el estado fisiológico de la célula en los momentos de medición, resulta difícil tratar de buscar una explicación y no caer en errores de generalización en un tema demasiado amplio en cuanto a reacciones celulares vs ambiente, es importante manejar en los análisis además la estructura de la comunidad fotosintética; por citar un ejemplo, se ha observado que el contenido de clorofila a en una especie de cianobacteria puede llegar a variar casi nueve veces (0.45 – 3.9 %) entre las fases estratificadas y mezcladas (Reynolds, 1997).

La correlación negativa entre la cantidad de pigmento fotosintetizador, durante la estratificación, con el nivel del embalse, pudiera estar relacionada con la disponibilidad de luz, pues se encontró que cuando disminuye el nivel de agua en VB también lo hace la profundidad de Secchi. Esta correlación negativa encontrada en ambos periodos, entre el contenido en la célula de clorofila a y la cantidad de luz ha sido ampliamente abordada

en la literatura (Geider, 1987; MacIntyre *et al.*, 2002; Alvarez-Fernandez y Riegman, 2014), pues se necesita mayor síntesis del pigmento para poder captar más luz cuando esta última es deficiente.

La variabilidad remanente no explicada de clorofila *a* pudiera estar asociada con la composición de fitoplancton y zooplancton (herbivoría), sobre todo durante la estratificación.

VII.2. Tendencias espacio-temporales del metabolismo comunitario y papel del embalse en el ciclo de carbono

En VB, la variación vertical de las tasas metabólicas está estrechamente relacionada con el cambio vertical de parámetros y procesos limnológicos. La fuerte disminución de la producción dentro de los primeros metros es probable sea causada por la fuerte disminución de luz en este ecosistema, donde la profundidad de Secchi es en promedio de sólo 1.7 m. El hecho de que los sólidos suspendidos en VB han sido previamente reportados como bajos ($1-6 \text{ mg L}^{-1}$) y mayormente orgánicos (Olvera-Viascán *et al.*, 1998) sugiere que la limitación de luz presente en el embalse sea causada fundamentalmente por un efecto de auto sombreado de la propia comunidad planctónica. Aspecto lógico si se toma en consideración las altas concentraciones de clorofila *a* registradas en VB, las que llegan a alcanzar hasta los 88 mg m^{-3} (Merino *et al.*, 2008). Las mayores respiraciones desde superficie hasta 1 m, presumiblemente pudieran ser el resultado de estrés fótico y fotorrespiración.

En términos generales, la distribución vertical encontrada (mayores producciones a 1 m) coincide con el patrón de luz que determina la distribución vertical de organismos fotosintéticos y sus tasas productivas, independientemente de otros factores que operan a microescala como pueden ser la turbidez, alta biomasa o sedimentos en resuspensión. De acuerdo con el coeficiente de extinción de la luz, generalmente en la superficie ocurre fotoinhibición, seguido por un máximo subsuperficial de densidad de fitoplancton y

producción primaria, decreciendo hasta el fondo, donde los procesos de descomposición son más intensos (Wondie *et al.*, 2007; Tilahun y Ahlgren, 2010; Tonetta, 2015).

La separación entre la capa de producción y la capa de mezcla (ver Fig. 5), permite la existencia de una ancha zona con disponibilidad de oxígeno y es la causa de los registros de respiración aerobia por debajo de la capa de producción, en la cual no hay luz suficiente para que ocurra la fotosíntesis por los productores primarios, pero si existe suministro de oxígeno debido a los procesos de mezcla que tienen lugar como consecuencia del intenso viento diurno (intensidad promedio de 7.4 m s^{-1}). Durante los meses de estratificación, esta capa de respiración se encuentra en la mitad más profunda del epilimnion, pero durante la circulación se extiende hasta prácticamente el fondo del embalse. Es notable que la respiración en esta capa supere a la capa de producción autótrofa de este sistema altamente eutrófico y es la causa de su comportamiento netamente heterotrófico, cuando se tiene en cuenta la R_{total} del embalse.

El carácter netamente heterotrófico del ecosistema es probablemente consecuencia de las altas concentraciones de nutrientes y cargas orgánicas que recibe (Ramirez-Zierold *et al.*, 2010), lo que coincide con lo encontrado por Solomon *et al.* (2013), quienes plantean, que tanto los aportes de materia orgánica alóctona de la cuenca hidrográfica, como el exceso de producción autóctona impulsado por el enriquecimiento de nutrientes aumentan la respiración de fondo en los lagos. En este sentido, la dominancia de suelos ricos en materia orgánica en la cuenca de VB (80 %, calculado a partir de INEGI, 2014; Tabla 17) y una amplia red hídrica con pendientes inclinadas, reafirman el alto contenido alóctono de materia orgánica que recibe el embalse. Ha sido estimado en VB en el periodo de estudio medias de COD de 7.67 mg L^{-1} (Barjau-Aguilar, 2018), valor por encima de 5 mg L^{-1} , sugerido como umbral para la transición entre la autotrofia neta y la heterotrofia neta en lagos (Sobek *et al.* 2007).

Tabla 17. Dominancia de suelos ricos en materia orgánica en la cuenca hidrográfica de Valle de Bravo.

Tipo de suelo	Subtipo	Descripción	Textura	Área (km ²)	%
Andosol	húmico	Origen volcánico y capa superficial con buen contenido de materia orgánica.	Media	477	80.29
Acrisol	órtico	Ácido, arcilloso y muy pobre en nutrientes: Ca, Mg, K y Na.	Media	108	18.18
Vertisol	pélico	Alto contenido de arcilla.	Fina	0.1	0.02
Cambisol	crómico	Poco desarrollado con pequeñas acumulaciones de arcilla, carbonato de calcio, fierro o manganeso.	Media	9	1.51

Fuente: elaboración propia, a partir, de datos de INEGI (2014).

La mayor PPN registrada durante la estratificación pudieran ser reflejo de la elevada disponibilidad de nutrientes en el epilimnion, debido a mezclas parciales causadas por ondas internas presentes en el reservorio (Merino-Ibarra *et al.*, 2003, 2008) y que se encuentran muy por encima del límite para el desarrollo del fitoplancton (Reynolds, 2006). Por otra parte, la más cercana relación a 1 de la Z_{CP}/Z_{MEZ} (ver Fig. 5) con respecto a la circulación y también a la dominancia en estratificación de especies (cianobacterias) con mayores eficiencias metabólicas, refuerza las mayores producciones netas (Geider y Osborne, 1989; Cruz y Cruz, 2007, Valeriano-Rivero *et al.*, 2014).

La tendencia metabólica del embalse hacia un ligero incremento está dada fundamentalmente por la relativa estabilidad de las altas respiraciones tanto en la capa de producción como por debajo de esta y por un ligero incremento de la PPN a lo largo de una década.

La producción de carbono muestra un reservorio con una avanzada condición trófica. Los altos registros de PPB están dentro del rango considerado como hipertrófico, para otros cuerpos de agua epicontinentales tropicales (e.g. Oloiden en Kenya, Lake Conway en Florida, Mcllwaine en Zimbabwe, Pao Cachinche en Venezuela, y Shahidullah Hall en Bangladesh entre otros, tabla 7), pero no llega a ser tan alto como, por ejemplo, el Lago Xolotlán en Nicaragua. Por tanto, los resultados en términos de producción de carbono indican que VB podría ser adecuadamente clasificado como hipertrófico.

La alta eficiencia de reciclamiento (promedio 58 %) en la columna de agua, coincide con lo encontrado por Aline y Johnson (2007) quienes notaron que el enterramiento de carbono disminuía con el aumento de la producción primaria. Por otro lado, contribuye a aumentar el conocimiento, pobremente abordado, entre la mayor o menor eficiencia del reciclamiento en aguas, entre sistemas tropicales y templados (Sarmiento, 2012). Los valores más bajos de f obtenidos durante la circulación del 2006 pudieran estar relacionados con el aumento de la biomasa de zooplancton y/o posible aumento de la herbivoría, reportada para el periodo por Valdespino-Castillo *et al.*, 2014. Hecho posible si se consideran otras observaciones de bajos valores de f relacionados con incremento de zooplancton, incremento de herbivoría y aumento de tasas respiratorias (Longhurst, 1976; Herman y Platt, 1983; Herman, 1984, Roman *et al.*, 1986, King *et al.*, 1987).

La R_{total} del ecosistema es casi el doble de la PPB, por lo que el sistema tiene un comportamiento heterotrófico neto a lo largo de la década. Estos resultados son consistentes con lo hallado por Gupta *et al.* (2008), Almeida *et al.* (2016) y Räsänen *et al.* (2018) quienes plantean que los reservorios tropicales hipertróficos pueden ser altamente productivos y simultáneamente ser importantes fuentes de carbono a la atmósfera, las que pueden llegar a ser mayores que las tasas de enterramiento de carbono orgánico en sus sedimentos, debido a altas tasas de remineralización en la columna de agua, como ocurre en VB. Estos hallazgos sostienen de igual manera lo encontrado por Richey *et al.* (2002) y Marotta *et al.* (2009) quienes estimaron que los

ecosistemas acuáticos tropicales pueden ser grandes fuentes de CO₂, liberando a la atmósfera 80 % más en mediana por unidad de área que los templados y polares. Incrementar los estudios metabólicos, con una representación vertical adecuada, permitirá evaluar más a fondo el papel de los lagos tropicales en el ciclo global del carbono y así tener una representación global mucho más confiable de sus altas y variables tasas (Cole *et al.*, 2007; Alin y Johnson, 2007; Marotta *et al.*, 2009; Tranvik *et al.*, 2009; Lewis, 2011; Raymond *et al.* 2013; Downing, 2014).

Los datos a largo plazo son claves para evaluar la variabilidad metabólica (Staeher *et al.*, 2010; Sarmiento, 2012; Solomon *et al.*, 2013) en los posibles escenarios de cambio climático (Kosten *et al.*, 2010). Lo encontrado en este estudio, a través de una data de una década puede ser suficiente como punto de partida para identificar tendencias, como recientemente fue encontrado por Agusti *et al.* (2017). Por ejemplo, los resultados indican que, por cada 1°C de incremento de temperatura en VB, su respiración y emisión de C podrían adicionalmente incrementarse por 0.5-0.9 gC m⁻²d⁻¹, resultado consistente con los hallazgos de Kosten *et al.* (2010) sobre emisiones de CO₂ desde lagos y las retroalimentaciones negativas entre el cambio climático y la eutrofización que podría esperarse en los sistemas tropicales heterotróficos.

VII.3. Relación tasas metabólicas y conductores ambientales

La prueba de correlación arrojó que existe un efecto multifactorial sobre el metabolismo en VB con una contribución pequeña, pero con muchas combinaciones posibles por cada variable considerada, es decir no es posible identificar uno o dos conductores con un elevado control sobre las tasas, sino que varios contribuyen con bajos porcentajes explicativos, pero estadísticamente significativos.

Los parámetros físico-químicos usados en esta investigación no fueron suficientes para explicar en un porcentaje mayor la variabilidad de las tasas metabólicas, principalmente

en la estratificación, por lo que pudieran existir otros conductores no contemplados y con importancia, por ejemplo la estructura de la comunidad fito y zooplanctónica, la herbivoría y las concentraciones de COD, aspectos que deben ser abordados en estudios posteriores a fin de arrojar luz sobre el peso real de cada uno y su conjunto sobre el metabolismo en VB.

Los cambios en la productividad total del embalse ante reducciones del nivel de agua y aumento del parámetro de estratificación pudieran estar relacionados con los procesos físicos que se desencadenan y que traen aparejadas modificaciones en la estructura y dinámica de la comunidad fitoplanctónica, aspectos ampliamente abordados (Harris y Baxter, 1996; Huszar & Reynolds 1997; Naselli-Flores, 2000, 2003; Naselli-Flores y Barone, 2000).

Los procesos físicos, principalmente eventos de mezclas, juegan un rol importante en el reciclamiento de nutrientes, composición del plancton y metabolismo en VB. Las especies que dominan en condiciones similares, de menor nivel durante estratificación, son diatomeas (Valeriano-Riveros *et al.*, 2014), estas especies tienen tasas respiratorias mayores por unidad de producción (0.14) si se comparan con las cianobacterias (0.07) (Geider y Osborne, 1989). En el contexto de un cambio entre estratificación y mezclas de fronteras favorecidas por disminuciones del nivel de agua (Ramírez-Zierold *et al.*, 2010; Ramírez-Zierold *et al.*, 2015), la respiración casi se duplica, por unidad de producción neta o fotosíntesis neta, por tanto, es de esperar descensos de las tasas productivas bajo reducciones drásticas del nivel de agua.

En sentido contrario, cuando es mayor el nivel del agua es más difícil la ocurrencia de mezclas parciales debido a una mayor densidad y estabilidad del agua (ver Figs. 3 y 4), registrándose bajo estas condiciones en VB la dominancia de cianobacterias (Valeriano-

Riveros *et al.*, 2014), y por tanto es de esperar un aumento de la productividad del embalse durante la estratificación cuando es mayor su nivel de agua.

La relación positiva encontrada entre la producción nueva y la disponibilidad de nitrógeno inorgánico es lógica si se toma en consideración el cierto grado de limitación por el nutrimento durante la estratificación reportado por Valeriano-Riveros *et al.* (2014). Si se analizan las concentraciones *in situ* durante la estratificación, aunque no limitantes (Reynolds, 2006) si se llegan a registrar valores mínimos de $1.4 \mu\text{mol L}^{-1}$, suficientes para que haya cierta limitación y puedan incluso llegar a formarse heterocistes (Oliver *et al.*, 2012). Por otro lado, como condición general, tanto en estratificación como en circulación se obtuvo una relación positiva y significativa de las tasas productivas con la disponibilidad del nitrógeno inorgánico y si tenemos en cuenta la proporción de N:P de entre 20-50 (Geider y La Roche, 2002) sería posible justificar tal comportamiento por una limitación aparente de nitrógeno como promedio en VB a lo largo de la década estudiada.

La tendencia del embalse hacia la heterotrofia ante reducciones del nivel de agua es consistente con Valdespino-Castillo *et al.* (2014) quienes concluyeron que los descensos marcados en el nivel de agua pueden conllevar al cambio de un metabolismo autotrófico hacia heterotrófico. Teniendo en cuenta esta relación, que conlleva a un decrecimiento del secuestro de carbono, se hace necesario incorporar las fluctuaciones del nivel de agua en estudios sobre metabolismo comunitario en ecosistemas acuáticos, con el fin de reevaluar el rol de lagos y reservorios en el ciclo global del carbono (Cole *et al.*, 2007; Tranvik *et al.*, 2009; Lewis, 2011; Raymond *et al.*, 2013; Downing, 2014), fundamentalmente en sistemas profundos estratificados.

La más fuerte relación de Secchi con el metabolismo en circulación, con respecto a la estratificación, pudiera ser debido a una condición más limitante debido a una $Z_{CP}/Z_{MEZ} < 1$ (ver Fig. 5) y ser la causa por la cual la disponibilidad de luz resultó de mayor peso para

explicar la variabilidad del metabolismo durante el periodo. Por otro lado, al aumentar la profundidad de penetración de luz aumenta de igual manera el espesor de la capa de producción y el espacio para que se lleven a cabo procesos productivos y de respiración es también mayor.

El uso de la proporción $PPB:R_{total}$ en las correlaciones, a pesar que no fue encontrado antecedentes en otros sistemas, muestra resultados consistentes con los observados en las tasas productivas, sin embargo, la mayor ventaja en su uso es que se puede evaluar directamente la contribución del embalse al ciclo de carbono bajo diferentes escenarios.

Las entradas de nutrientes no constituyeron *drivers* importantes en VB en ninguno de los dos periodos, probablemente debido a que las incubaciones de metabolismo y la toma de muestras de nutrientes alóctonos se realizan el mismo día, por lo que no hay suficiente tiempo para que esas cargas se integren al sistema y, por tanto, dificulta detectar una señal clara de su influencia sobre los indicadores de metabolismo.

Al analizar en este estudio los datos independientemente por periodo, fue posible identificar la relación positiva entre la temperatura y la respiración, lo que sugiere que la exportación de carbono hacia la atmósfera se incrementaría con el aumento de la temperatura del embalse; aún más, en los periodos de bajo nivel de agua. Sobre este particular, Valdespino-Castillo et al. (2014) no encontraron correlación positiva entre la respiración y la temperatura (2006-2007), los autores atribuyeron esto a la dominancia del efecto de la mezcla sobre la respiración cuando los datos de estratificación y circulación fueron evaluados de conjunto.

La respiración en todos los escenarios analizados en VB tuvo muy baja relación con los conductores ambientales, por lo que es necesario incluir otras variables, como se han mencionado anteriormente que pudieran tener peso, como son la disponibilidad de carbono orgánico, ampliamente abordada en la literatura con influencia directa sobre la

respiración (Hanson *et al.*, 2003; Pace y Prairie, 2005; Sand-Jensen y Staehr, 2007; Ask *et al.*, 2012; Staehr *et al.*, 2012; Solomon *et al.*, 2013). Además, con mezclas operando, la abundancia de zooplancton y/o herbivoría sería clave. En este sentido, Ramírez-García *et al.* (2002) observaron en VB durante el periodo de circulación picos en la biomasa de zooplancton de mayor tamaño (cladóceros) cuando las diatomeas fueron dominantes y también durante periodos de bajo nivel (Jiménez-Contreras *et al.*, 2009).

Los parámetros físico - químicos lograron modelar más eficazmente el comportamiento de las tasas productivas durante el periodo de circulación que durante la estratificación, lo cual pudiera estar dado por la mezcla de procesos que resultan difíciles de aislar, como formación de ondas internas o Seiches durante el período de estratificación.

A manera de resumen, este estudio muestra que el nivel del embalse, la profundidad de Secchi y la disponibilidad de nutrientes (NID) son conductores importantes del metabolismo en Valle de Bravo. Durante la estratificación las reducciones drásticas del nivel del embalse (hasta 12 m por debajo de su capacidad) y el intenso viento diurno podrían jugar un papel importante en la redistribución de nutrientes, especialmente nitrógeno, y en la temperatura del agua, resultando en marcadas diferencias entre las especies dominantes y consecuentemente en sus tasas metabólicas, donde la respiración es mayor que la producción primaria. En circulación en cambio, a pesar de haber mayor profundidad de Secchi, es la disponibilidad de luz de los conductores más importantes debido a una $Z_{CP}/Z_{MEZ} \ll 1$, al igual que las concentraciones *in situ* de NID. La variabilidad inexplicada de la respiración pudiera estar relacionada con el COD y la herbivoría, aspectos que necesitaran ser investigados a profundidad.

Las variaciones intra - anuales de las tasas metabólicas en VB reflejan complejas interacciones físico - químicas, determinadas por los periodos de estratificación y circulación y por fluctuaciones del nivel de agua debido al manejo humano. Los

conductores ambientales analizados en esta investigación no explican de la misma forma las variaciones del metabolismo planctónico durante cada periodo, lo cual se debe a las diferentes características hidrodinámicas que gobiernan y que deben ser tratadas independientemente en sistemas similares, a fin de evitar el enmascaramiento de los efectos de las diferentes variables.

VIII.CONCLUSIONES

Los resultados encontrados en este estudio, con una serie de datos de una década, pudieran aportar conocimiento relevante dada la escasez de estudios metabólicos de series largas en ecosistemas acuáticos tropicales y contribuir modestamente a mejorar los cálculos globales sobre las contribuciones de los sistemas epicontinentales al ciclo global del carbono. Podrían asimismo arrojar luz sobre el incremento de la heterotrofia neta en embalses eutróficos profundos como resultado de fluctuaciones del nivel de agua, enriquecimiento de nutrientes e incrementos de la temperatura, bajo escenarios de calentamiento global e intervención humana.

De acuerdo con esto, las principales conclusiones por apartados son:

Características limnológicas

1. El nivel de agua, entre julio 2006 y diciembre del 2015, fue menor durante los meses de estratificación (hasta 57 % por debajo de su capacidad).
2. Las concentraciones de oxígeno en VB constituyen un mejor proxy de los ciclos limnológicos que la temperatura, ya que permiten definir con mayor precisión los límites de la capa de mezcla.
3. Las concentraciones de SiRS, NID, disponibilidad de luz y RLLF mostraron diferencias entre estratificación y circulación, encontrándose los mayores registros de SiRS, NID y profundidad de Secchi durante la circulación.

4. Se observaron claras relaciones entre las fluctuaciones del nivel de agua, a través del RLLF, y la dinámica de nutrientes, temperatura, profundidad de Secchi, clorofila *a* y capacidad de las aguas para mezclarse (parámetro de estratificación).
5. Los conductores ambientales que arrojaron interacción significativa con la clorofila *a* en ambos periodos fueron los nutrientes, la profundidad de Secchi y el nivel de agua.
6. La variabilidad remanente no explicada de clorofila *a* pudiera estar asociada con la composición de fitoplancton y zooplancton (herbivoría), sobre todo durante la estratificación.
7. La clorofila *a* mostró relaciones muy bajas y no significativas estadísticamente con las tasas productivas.

Productividad del embalse y flujos de carbono

8. El metabolismo en VB exhibió un marcado gradiente vertical y las máximas tasas volumétricas se registraron entre la superficie y 1m de profundidad, reflejando una relación con la disponibilidad de luz.
9. La profundidad máxima de la capa de producción fue variable entre muestreos, oscilando 3 – 21 m, con 8 m de moda estadística y una profundidad media de 5.9 m en estratificación y de 6.8 m durante la circulación.
10. La producción y consumo de oxígeno en la capa de producción mostró heterogeneidad temporal, observándose los mayores cambios a escala intra-anual (estratificación-circulación).
11. La producción de carbono muestra a VB como un embalse con una avanzada condición trófica; los altos registros de producción primaria bruta ($3.60 \text{ gC m}^{-2}\text{año}^{-1}$, media anual) lo ubican como un cuerpo de agua epicontinental hipertrófico.
12. La respiración total del ecosistema fue de casi el doble de la producción bruta, por lo que el sistema tiene un comportamiento heterotrófico neto a lo largo de una década.

13. En una escala anual, la producción primaria neta osciló entre 258 a 892 gC m⁻²año⁻¹ con promedio de 599 gC m⁻²año⁻¹.
14. En términos de flujo de carbono, VB posee un potencial de exportación de biomasa (f=PPN/PPB) desde la capa de producción hacia profundidades inferiores del 45 % como promedio, siendo más alta durante el periodo de estratificación (48 %) que durante la circulación (40 %).
15. La eficiencia de reciclamiento en la columna de agua es, en promedio anual, del 58 % de la producción primaria neta promedio.
16. Sólo el 19 % del total anual fijado en VB (1314 gC m⁻²año⁻¹) es secuestrado en los sedimentos, la mayor parte es remineralizada en la columna de agua.
17. La respiración total del sistema fue mayor que la producción bruta y la producción neta, con promedio de 6.89 gC m⁻²d⁻¹, lo que significaría en estado estable una liberación potencial neta promedio de carbono a la atmósfera de -3.29 gC m⁻²d⁻¹ durante 2006-2015 desde el embalse de VB.

Relación tasas metabólicas y conductores ambientales

18. La producción primaria bruta en la estratificación estuvo correlacionada con el nivel del agua y la mezcla potencial (parámetro de estratificación) y en circulación por la disponibilidad de luz y de nitrógeno inorgánico.
19. Asociadas a las reducciones del nivel de agua, se observaron disminuciones, durante la estratificación, en la productividad total de hasta 4.7 % de su valor medio para la década de estudio.
20. La respiración en ambos periodos exhibió una relación positiva con la temperatura sugiriendo que la exportación de carbono hacia la atmósfera se incrementaría con el aumento de la temperatura del embalse; aún más, en los periodos de bajo nivel de agua.

21. La producción primaria neta durante la estratificación y circulación mostró relación positiva ante el aumento de las concentraciones *in situ* de nitrógeno inorgánico disuelto, creciendo hasta un 40 % con respecto a su tasa promedio para la década de estudio.
22. La mayor disponibilidad de luz, durante la circulación, posiblemente potencia el metabolismo en Valle de Bravo con producciones brutas por encima del 20 % y respiraciones 17 % superiores a sus tasas promedios, respectivamente.
23. El embalse, durante la estratificación, se hace más heterotrófico a medida que es más bajo el nivel de agua, y más autotrófico, a medida que aumenta la penetración de la luz.
24. En circulación, se hace más autotrófico ante aumentos de la disponibilidad de nitrógeno inorgánico disuelto y de la penetración de luz.
25. El nivel del embalse, la profundidad de Secchi y la disponibilidad de nutrientes (NID) son conductores importantes del metabolismo en Valle de Bravo, por lo que es necesario continuar con su seguimiento a través de los monitoreos mensuales.
26. A partir del manejo sostenido de máximos niveles de agua en el embalse, principalmente durante la estratificación, se podría favorecer la reversión de la condición de sistema de heterotrófico hacia autotrófico.
27. En Valle de Bravo existe un efecto multifactorial de los conductores ambientales sobre el metabolismo con una contribución pequeña, pero con muchas combinaciones posibles operando sobre cada tasa.
28. Fue posible modelar más eficazmente el comportamiento de las tasas productivas a partir de los parámetros físico - químicos durante el periodo de circulación que durante la estratificación, lo cual pudiera ser debido a la mezcla de procesos que tienen lugar en la estratificación y que resultan difíciles de aislar, como la formación de ondas internas o seiches.

IX. RECOMENDACIONES

1. Incluir otros conductores no contemplados en este estudio como son: el carbono orgánico disuelto, las fracciones orgánicas particuladas y disueltas del nitrógeno y fósforo, la composición y estructura de la comunidad fito y zooplanctónica, fundamentalmente evaluando la herbivoría, con el fin de dilucidar plenamente la variabilidad remanente no explicada de las tasas metabólicas.
2. Analizar el carbono orgánico particulado y disuelto de las cargas que llegan por los afluentes, pues podrían ser una parte sustancial del subsidio energético de la heterotrofia neta sostenida del embalse.
3. Incorporar en los experimentos de metabolismo sensores PAR.
4. Evaluar el posible aumento de la resuspensión de partículas ante descensos marcados del nivel de agua.
5. Incorporar las mediciones de la respiración oscura, en los análisis de los años posteriores a esta investigación, con el fin de mejorar los escalamientos a tasas diarias.
6. Para mejorar la resolución de los análisis por profundidades y garantizar la detección de señales como pudiera ser un máximo profundo de clorofila *a* en determinados momentos, se recomienda no integrar el pigmento por capas directamente durante la toma de muestras en el campo.

X. LITERATURA CITADA

- Agusti, S., Martínez-Ayala, J., Regaudie-de-Gioux, A. y Duarte, C.M. 2017. Oligotrophication and metabolic slowing-down of a NW Mediterranean coastal ecosystem. *Frontiers in Marine Science*. 4:432. doi: 10.3389/fmars.2017.00432.
- Alcocer J., Ruiz-Fernández A.C., Escobar E., Pérez-Bernal L.H., Oseguera L.A. y Ardiles-Gloria V. 2014. Deposition, burial and sequestration of carbon in an oligotrophic, tropical lake. *Journal of Limnology*, 73 (AoP).
- Alin, S. y Johnson, T.C. 2007. Carbon cycling in large lakes of the world: A synthesis of production, burial, and lake-atmosphere exchange estimates. *Global Biogeochemical Cycles*, 21:1-12.
- Allanson, B. R., Hart, R. C., O’Keeffe, J. H. y Robarts, R. D. 1990. Primary producers and their production in lakes and reservoirs. In: *Inland Waters of Southern Africa: An Ecological Perspective* (pp. 221-284). Springer, Dordrecht.
- Almeida, R.M., Nóbrega, G.N., Junger, P.C., Figueiredo, A.V., Andrade, A.S., de Moura, C.G., Tonetta, D., Oliveira Jr, E.S., Araújo, F., Rust, F. y Piñeiro-Guerra, J.M. 2016. High primary production contrasts with intense carbon emission in a eutrophic tropical reservoir. *Frontiers in Microbiology*, 7: 717-740, doi: 10.3389/fmicb.2016.00717
- Alvarez-Fernandez, S. y Riegman, R. 2014. Chlorophyll in North Sea coastal and offshore waters does not reflect long term trends of phytoplankton biomass. *Journal of Sea Research*, 91: 35–44.
- Amarasinghe, P. B. y Vijverberg, J. 2002. Primary production in a tropical reservoir in Sri Lanka. *Hydrobiologia*, 487(1): 85-93.
- Ask, J., J. Karlsson, y M. Jansson. 2012. Net ecosystem production in clear-water and brown-water lakes. *Global Biogeochemical Cycles*, 26: GB1017, doi: 10.1029/2010GB003951
- Awortwi, F. E. 2010. Spatio-temporal variability of phytoplankton community species composition, biomass and primary productivity of Lake Bosomtwe (Ghana). PhD Thesis. College of Health Sciences. KNUST, Kumasi, Ghana, 200 p.
- Barjau-Aguilar, M. 2018. Estimación de los procesos internos netos (nip) de P y N mediante balances de masa en el embalse tropical de Valle de Bravo durante 2011-2015 [Tesis de Maestría]. [Ciudad de México (México)]: Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias del Mar.
- Barros N, Cole JJ, Tranvik LJ, Prairie YT, Bastviken D, Huszar VLM, del Giorgio P, Roland F. 2011. Carbon emission from hydroelectric reservoirs linked to reservoir age and latitude. *Nature Geoscience*, 4(9):593–596.
- Brylinsky, M., y Mann, K. 1973. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnology and Oceanography*, 18:1–14.

- Bursche, E.M. 1961. Änderungen im Chlorophyllgehalt und im Zellvolumen bei Planktonalgen, hervorgerufen durch unterschiedliche Lebensbedingungen. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 46: 610–652.
- Canfield D.E. y Hodgson L.M. 1983. Prediction of Secchi disc depths in Florida lakes: impact of algal biomass and organic color. *Hydrobiologia*, 99: 51–60.
- Carnero-Bravo, V., Merino-Ibarra, M., Ruiz-Fernández, A.C., Sanchez-Cabeza, J.A. y Ghaleb, B. 2014. Sedimentary record of water column trophic conditions and sediment carbon fluxes in a tropical water reservoir (Valle de Bravo, Mexico). *Environmental Science and Pollution Research*, 22(6):4680-94.
- Carpenter, S. R., Cole, J. J. Pace, M. L. y Wilkinson, G.M. 2016. Response of plankton to nutrients, planktivory and terrestrial organic matter: a model analysis of whole-lake experiments. *Ecology Letters*, 219: 230–239.
- Catalan, J. y Rondón, J.C.D. 2016. Perspectives for an integrated understanding of tropical and temperate high-mountain lakes. *Journal of Limnology*, 75(s1): 215-234.
- Cole, J.J., Prairie, Y.T., Caraco, N.F., McDowell, W.H., Tranvik, L.J., Striegl, R.G., Duarte, C.M., Kortelainen, P., Downing, J.A., Middelburg, J.J. y Melack, J. 2007. Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*, 10:171–184.
- Coloso, J.J., Cole, J.J. y Pace L. 2011. Difficulty in discerning drivers of lake ecosystem metabolism with high-frequency data. *Ecosystems*, 14: 935-948, doi: 10.1007/s10021-011-9455-5
- Cruz y Cruz, I. 2007. Biomasa y composición del fitoplancton de un embalse tropical de altura: Valle de Bravo, México, de febrero a noviembre de 2002. [Phytoplankton biomass and composition of a high tropical reservoir: Valle de Bravo, Mexico, from February to November 2002] [master's thesis]. [Ciudad de México (México)]: Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología (PCML).
- Desortova, B. 1981. Relationship between chlorophyll-a concentration and phytoplankton biomass in several reservoirs in Czechoslovakia. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 66: 153–169.
- Dokulil, M., Bauer, K. y Silva, E.I.L. 1983. An assessment of the phytoplankton biomass and primary productivity of Parakrama Samudra, a shallow man-made lake in Sri Lanka. En: Schiemer, F. (ed.) *Limnology of Parakrama Samudra - Sri Lanka: a Case Study of an Ancient Man-Made Lake in the Tropics*. *Developments in Hydrobiology*, 12: 49-77.
- Downing, J. A. 2014. Limnology and oceanography: two estranged twins reuniting by global change. *Inland Waters*, 4: 215-232.
- Duarte, C.M. y Prairie, Y.T., 2005. Prevalence of heterotrophy and atmospheric CO₂ emissions from aquatic ecosystems. *Ecosystems*, 8(7): 862-870.
- Erikson, R., E. Hooker, M. Mejía, A. Zelaya y Vammen, K. 1998. Optimal conditions for a primary production in a polymictic tropical lake (Lake Xolotlán, Nicaragua). *Hydrobiologia*, 382: 1-16.

- Falkowski, P.G. y LaRoche, J. 1991. Acclimation to spectral irradiance in algae. *Journal of Phycology*, 27: 8–14.
- Falkowski, P.G., Laws, E.A., Barber, R.T. y Murray, J.W. 2003. Phytoplankton and their role in primary, new, and export production. In *Ocean biogeochemistry* (pp. 99-121). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Fisher T.R., Melack J.M., Grobbelaar J.U. y Howarth R.W. 1995. Nutrient limitation of phytoplankton and eutrophication of inland, estuarine, and marine waters. In: Tiessen H. (ed.), *Phosphorus in the Global Environment*, John Wiley & Sons Ltd., New York, NY, pp. 301–322
- Fontaine, T.D. y Ewel, K.C. 1981. Metabolism of a Florida lake ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 26(4): 754-763.
- García E. 2004. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koppen, [Modifications to the Koppen Climate Classification], Serie Libros, núm. 6, Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Gazeau, F., Borges, A.V., Barron, C., Duarte, C.M., Iversen, N., Middelburg, J.J. 2005. Net ecosystem metabolism in a micro-tidal estuary (Randers Fjord, Denmark): evaluation of methods. *Marine Ecology Progress Series*, 301: 23–41.
- Geider, R.J. 1987. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria: implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytologist*, 106, 1–34.
- Geider, R.J. y La Roche, J. 2002. Redfield revisited: variability of C:N:P in marine microalgae and its biochemical basis. *European Journal of Phycology*, 37: 1–17.
- Geider, R.J. y Osborne, B.A. 1989. Respiration and microalgal growth: a review of the quantitative relationship between dark respiration and growth. *New Phytologist*, 112: 327-341.
- Geraldes, A.M., y Boavida, M.J. 2005. Seasonal water level fluctuations: Implications for reservoir limnology and management. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 10: 59-69.
- González, E.J., Ortaz, M., Peñaherrera, C. y Matos, M.L. 2004. Fitoplancton de un embalse tropical hipereutrífico (Pao-Cachinche, Venezuela): abundancia, biomasa y producción primaria. *Interciencia*, 29(10): 548-555.
- González, E.J., Ortaz, M., Peñaherrera, C., Montes, E., Matos, M.L. y Mendoza, J. 2003. Fitoplancton de cinco embalses de Venezuela con diferentes estados tróficos. *Limnetica*, 22(1-2): 15-35.
- Grasshoff, K., Kremling, K. y Ehrhardt, M. 1983. *Methods of seawater analysis*. Verlag Chemie, Weinheim.
- Gupta, G.V.M., Sarma, V.V.S.S., Robin, R.S., Raman, A.V., Kumar, M.J., Rakesh, M. y Subramanian, B.R. 2008. Influence of net ecosystem metabolism in transferring riverine organic carbon to atmospheric CO₂ in a tropical coastal lagoon (Chilka Lake, India). *Biogeochemistry*, 87(3):265-285.

- Hanson, P. C., Bade, D. L., Carpenter, S. R. y Kratz, T. K. 2003. Lake metabolism: Relationships with dissolved organic carbon and phosphorus. *Limnology and Oceanography*, 48: 1112–1119, doi: 10.4319/lo.2003.48.3.1112
- Hararuk, O., Zwart, J.A., Jones, S.E., Prairie, Y. y Solomon, C.T. 2018. Model-data fusion to test hypothesized drivers of lake carbon cycling reveals importance of physical controls. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. <https://doi.org/10.1002/2017JG004084>
- Harris, G. P. y Baxter, G. 1996. Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in a subtropical reservoir. *Freshwater Biology*, 35: 545-560.
- Herman, A.W. 1984. Vertical copepod aggregations and interactions with chlorophyll and production on the Peru. *Continental Shelf Research*, 3:131-146.
- Herman, A.W. y Platt, T. 1983. Numerical modelling of diel carbon production and zooplankton grazing on the Scotian shelf based on observational data. *Ecological Modelling*, 18: 55-7.
- Hoellein, T.J., Bruesewitz, D.A. y Richardson, D.C., 2013. Revisiting Odum (1956): A synthesis of aquatic ecosystem metabolism. *Limnology and Oceanography*, 58(6), pp.2089-2100.
- Horne, A.J., Newbold, J.D. y Tilzer, M.M. 1975. The productivity, mixing modes, and management of the world's lakes. *Limnology and Oceanography*, 20(4): 663-666
- Huszar, L.M., Caraco, N., Roland, F. y Cole, J. 2006. Nutrient–chlorophyll relationships in tropical-subtropical lakes: do temperate models fit?. *Biogeochemistry*, 79: 239–250.
- Huszar, V.L. M. y Reynolds, C.S. 1997. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian floodplain lake (Lago Batata, Para, Brazil): responses to gradual environmental change. *Hydrobiologia*, 346: 169–181.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2014. Conjunto de datos vectoriales perfiles de suelos. Escala 1:1000000. Recuperado de <http://www.beta.inegi.org.mx/temas/mapas/edafologia/> Fecha de descarga: 4 de mayo de 2018.
- Jeffrey, S. y Humphrey, G. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochemie und Physiologie Der Pflanzen*, 167: 191 -194
- Jiménez-Contreras, J., Sarma, S. S. S., Merino-Ibarra, M. y Nandini, S. 2009. Seasonal changes in the rotifer (Rotifera) diversity from a tropical high-altitude reservoir (Valle de Bravo, Mexico). *Journal of Environmental Biology*, 30(2): 191-195.
- Kalff J. 2002. *Limnology. Inland Water Ecosystems*. Prentice Hall, New Jersey.
- Kasprzak, P., Padisa, J., Koschel, R., Krienitz, L. y Gervais, F. 2008. Chlorophyll a concentration across a trophic gradient of lakes: An estimator of phytoplankton biomass?. *Limnologica*, 38: 327-338.
- Khondker, M. y Kabir, M.A. 1995. Phytoplankton primary production in a mesotrophic pond in sub-tropical Bangladesh. *Hydrobiologia*, 304(1): 39-47.

- King, F.D.; Cucci, T.L. y Townsend, D.W. 1987. Microzooplankton and microzooplankton glutamate dehydrogenase as indices of the relative contribution of these fractions to ammonium regeneration in the Gulf of Maine. *Journal of Plankton Research*, 9: 277-278.
- Knauss, J.A. 1997. Introduction to physical oceanography. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall.
- Kohl, J.G. y Nicklisch, A. 1988. Ökophysiologie der AlgenWachstum und Ressourcennutzung. Akademieverlag, Berlin.
- Kolding, J. y van Zwieten, P. 2012. Relative lake level fluctuations and their influence on productivity and resilience in tropical lakes and reservoirs. *Fisheries Research*, 115-116: 99-109.
- Kosten, S., Roland, F., Da Motta Marques, D.M., Van Nes, E.H., Mazzeo, N., Sternberg, L.D.S., Scheffer, M. y Cole, J.J., 2010. Climate-dependent CO₂ emissions from lakes. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(2): 1-7.
- Ku, H. 1966. Notes on the use of propagation of error formulas. Journal of Research of the National Bureau of Standards C. *Engineering and Instrumentation*, 70: 263-273.
- Lehrter, J.C. y Cebrian, J. 2010. Uncertainty propagation in an ecosystem nutrient budget. *Ecological Applications*, 20(2): 508-524.
- Leonardos, N. y Geider, R.J. 2004. Responses of elemental and biochemical composition of *Chaetoceros muelleri* to growth under varying light and nitrate: phosphate supply ratios and their influence on critical N:P. *Limnology and Oceanography*, 49: 2105-2114.
- Lewis, W. 2011. Global primary production of lakes: 19th Baldi Memorial Lecture. *Inland Waters*, 1:1-28.
- Lewis, W. M. Jr. 1974. Primary production in the plankton community of a tropical lake. *Ecological Monographs*, 377-409.
- Lewis, W.M. Jr. 1990. Comparisons of phytoplankton biomass in temperate and tropical lakes. *Limnology and Oceanography*, 35: 1838-1845.
- Lewis, W.M. Jr. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. In: Schiemer F. and Boland K.T. (eds.), *Perspectives in Tropical Limnology*, SPB Academic Publ., Amsterdam, 43-64 pp.
- Lewis, W.M. Jr. 2000. Basis for the protection and management of tropical lakes. *Lake and Reservoir Management*, 5: 35-48.
- Lewis, W.M. Jr. 2002. Causes for the high frequency of nitrogen limitation in tropical lakes. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 28: 210-213.
- Liang, Y., Wang, J. y Hu, C. 1988. Hydrobiology of a flooding ecosystem, Lake Chenhu in Hanyang, Hubei, with preliminary estimation of its potential fishery production capacity. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 6: 1-14.
- Likens, G. E. (Ed.). 2010. Biogeochemistry of inland waters. Academic Press. 745 p.

- Lind, O., Doyle, R., Vodopich, D., Trotter, B., Limón, J. y Dávalos-Lind, L. 1992. Clay turbidity: governing of phytoplankton production in a large, nutrient-rich tropical lake (Lago de Chapala, México). *Limnology and Oceanography*, 37: 549-565.
- Loladze, I., y Elser, J.J. 2011. The origins of the Redfield nitrogen-to-phosphorus ratio are in a homeostatic protein-to-rRNA ratio. *Ecology Letter*, 14: 244–250.
- Longhurst, A.R. 1976. Interactions between zooplankton and phytoplankton profiles in the eastern tropical Pacific Ocean. *Deep-Sea Research*, 23:729-75.
- Mac Donagh, M.E., Casco, M.A. y Claps, M.C. 2009. Plankton relationships under small water level fluctuations in a subtropical reservoir. *Aquatic Ecology*, 43, 371–381.
- MacIntyre, H.L., Kana, T.M., Anning, T. y Geider, R.J. 2002. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *Journal of Phycology*, 38:17–38.
- Marotta, H., Duarte, C.M., Sobek, S. y Enrich-Prast, A. 2009. Large CO₂ disequilibria in tropical lakes. *Global Biogeochemical Cycles*, 23 (GB4022): 1-4.
- Melack, J.M. 1976. Primary Productivity and Fish Yields in Tropical Lakes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 105(5), 575-580.
- Merino-Ibarra, M., Monroy-Ríos, E., Vilaclara, G., Castillo, S., Gallegos, M.E. y Ramírez-Zierold, J. 2008. Physical and chemical limnology of a wind-swept tropical highland reservoir. *Aquatic Ecology*, 42: 335-345.
- Monroy, E. 2004. Hidrología del embalse de Valle de Bravo, México [Hydrology of the Valle de Bravo reservoir, Mexico]. [master's thesis]. [PCML]: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mugidde, R., 1993. The increase in phytoplankton primary productivity and biomass in Lake Victoria (Uganda). *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 25: 846–849.
- Nandini, S., Merino-Ibarra, M. and Sarma, S.S.S. 2008. Seasonal changes in the zooplankton abundances of the reservoir Valle de Bravo (State of Mexico, Mexico). *Lake and Reservoir Management*, 24:321–330.
- Naselli-Flores, L. 2000. Phytoplankton assemblages in twentyone sicilian reservoirs: relationship between species composition and environmental factors. *Hydrobiologia*, 424: 1-11.
- Naselli-Flores, L. 2003. Man-made lakes in Mediterranean semi-arid climate: the strange case of Dr Deep Lake and Mr Shallow Lake. *Hydrobiologia*, 506(509): 13-21.
- Naselli-Flores, L. y Barone, R. 2000. Phytoplankton dynamics and structure: a comparative analysis in natural and manmade water bodies of different trophic state. *Hydrobiologia*, 438: 65-74.
- Natarajan, A. V. 1989. Environmental impact of Ganga Basin development on gene-pool and fisheries of the Ganga River system. En: Dodge, D.P. Dodge (Ed.). Proceedings of the

- International large River Symposium. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences 106 (). Fisheries Research Board of Canada, Ottawa, 545-560.
- Nürnberg, G. 1996. Trophic state of clear and colored, soft- and hard-water lakes with special consideration of nutrients, anoxia, phytoplankton and fish. *Lake and Reservoir Management*, 12: 432–447.
- Nusch, E.A. y Palme, G. 1975. Biologische Methoden für die Praxis der Gewässeruntersuchung. Bestimmung des Chlorophyll-a und Phaepigmentgehaltes in Oberflächenwasser. *Gasu. Wasserfach, Wasser, Abwasser* 116: 562–565.
- Odum H.T. 1956. Primary production in flowing waters. *Limnology and Oceanography*, 1: 102–117
- Odum, E.P. 1971. *Fundamental of ecology*. W.B. Saunders, Philadelphia.
- Oliver, R.L., Hamilton, D.P., Brookes, J.D. y Ganf, G.G. 2012. Physiology, Blooms and Prediction of Planktonic Cyanobacteria. En: Whitton, B.A. (ed.) *Ecology of Cyanobacteria II: Their Diversity in Space and time*. Springer Dordrecht Heidelberg New York London, 155-195.
- Olvera-Viascán, V., Bravo-Inclán, L. y Sánchez-Chávez, J. 1998. Aquatic ecology and management assessment in Valle de Bravo reservoir and its watershed. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 1: 277-290.
- Oseguera, L.A., Alcocer, J., Quintero, V. y Einye, Y. 2015. Metabolismo lacustre de un lago tropical profundo: ¿Fuente o sumidero de carbono?. *Hidrobiológica*, 25(3): 391-399.
- Pace, M.L. y Y. Prairie. 2005. Respiration in lakes, p. 103–121. En: P.A. del Giorgio y P.J.L.B. Williams (eds.), *Respiration in aquatic ecosystems*. Oxford Univ. Press.
- Peters, R.H. 1986. The role of prediction in limnology. *Limnol. Oceanogr.* 31: 1143–1159.
- Quigg, A., Finkel, Z.V., Irwin, A.J., Rosenthal, Y., Ho, T.Y., Reinfelder, J.R. 2003. The evolutionary inheritance of elemental stoichiometry in phytoplankton. *Nature*, 425: 291-294.
- Ramírez-García, P., Nandini, S., Sarma, S., Robles, E., Cuesta, I. y Hurtado, D. 2002. Seasonal variations of zooplankton abundance in the freshwater reservoir Valle de Bravo. *Hydrobiologia*, 467: 99-108.
- Ramírez-Zierold J., Merino-Ibarra M., Valdespino P.M., Castillo S.C., Ardiles V., Monroy-Ríos E., López L.M., Quintanilla J.G., Jiménez J., Valeriano M.E., Vilaclara y G., Carmona J. 2013. El valor del monitoreo. *Boletín del Patronato Pro-Valle de Bravo*, 16:2-5.
- Ramírez-Zierold J. Merino-Ibarra M., Castillo-Sandoval F.S. Monroy-Ríos E., López-Gómez L.M., Quintanilla-Terminel J.G. Valdespino-Castillo P.M., Jiménez-Contreras J., Valeriano-Riveros M.E. y Vilaclara-Fatjó G. 2015. Variabilidad de la mezcla vertical y el flujo de nutrientes asociado en un embalse estratificado, Valle de Bravo, México. In: Alcocer, J., M. Merino-Ibarra, E. Escobar-Briones. (Ed). 2105. *Tendencias de investigación en Limnología tropical: Perspectivas universitarias en Latinoamérica: (39–51)*. Asociación Mexicana de Limnología, A.C. e Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México. ISBN 978-607-02-7199-1.

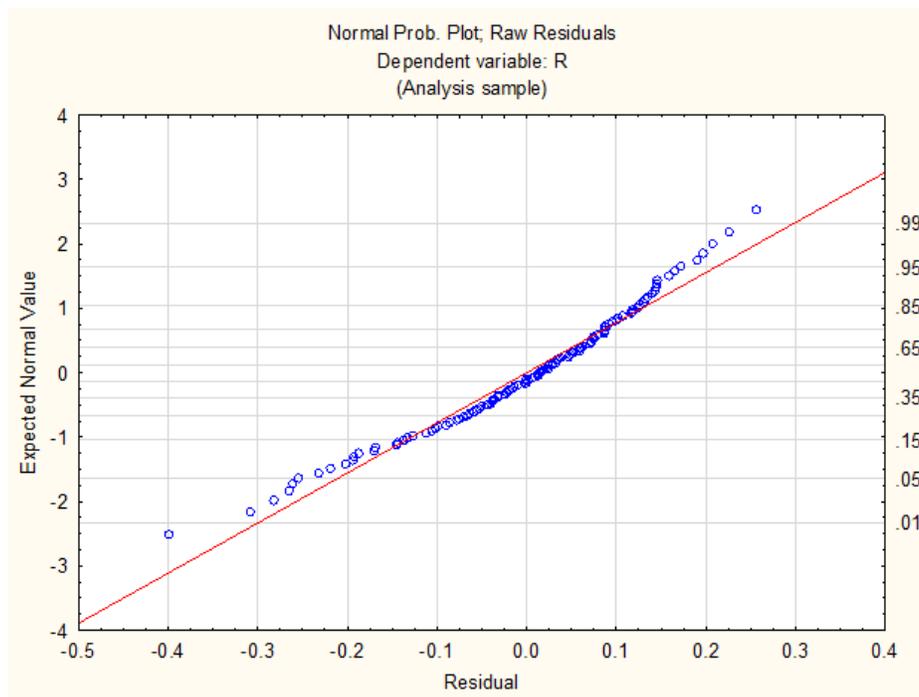
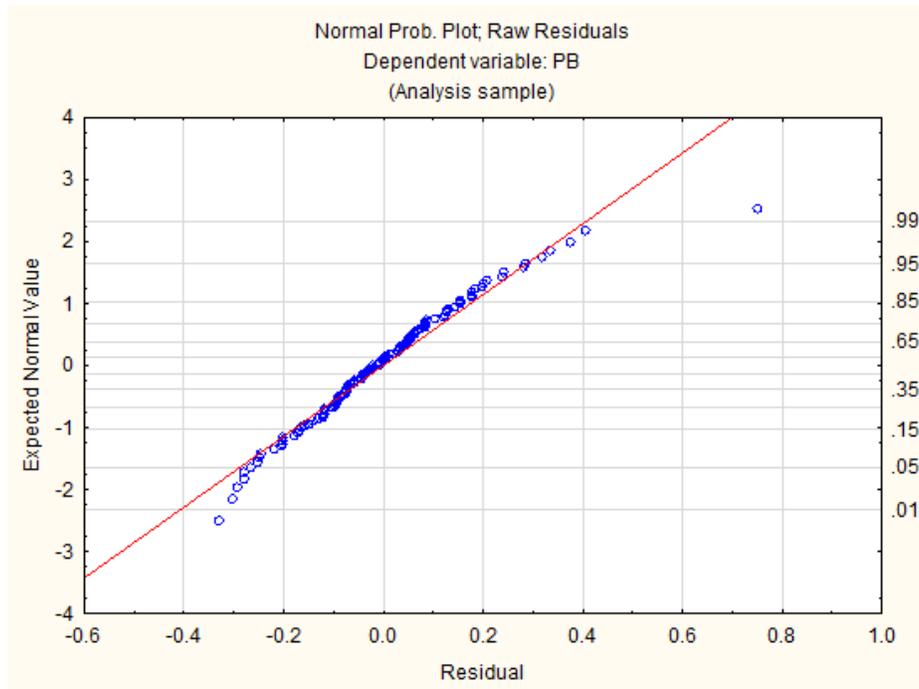
- Ramírez-Zierold, J., Merino-Ibarra, M., Monroy-Ríos, E., Olson, M., Castillo, F.S., Gallegos, M.E. y Vilaclara, G. 2010. Changing water, phosphorus and nitrogen budgets for Valle de Bravo reservoir, water supply for Mexico City Metropolitan Area. *Lake and Reservoir Management*, 26(1): 23–34.
- Räsänen, T.A., Varis, O., Scherer, L. y Kummu, M., 2018. Greenhouse gas emissions of hydropower in the Mekong River Basin. *Environmental Research Letters*, 13(3), 034030.
- Raymond, P.A., Hartmann, J., Lauerwald, R., Sobek, S., McDonald, C., Hoover, M., Butman, D., Striegl, R., Mayorga, E., Humborg, C. y Kortelainen, P. 2013. Global carbon dioxide emissions from inland waters. *Nature*, 503(7476): 355-359.
- Redfield, A.C. 1934. On the proportions of organic derivations in sea water and their relation to the composition of plankton. En: James Johnstone Memorial Volume. (ed. R.J. Daniel). University Press of Liverpool, 177-192 pp.
- Reynolds, C.S. 1997. *Vegetation Processes in the Pelagic: A Model for Ecosystem Theory*. Oldendorf: ECI
- Reynolds, C.S. 2006. *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Richerson, P.J., Neale, P.J., Wurtsbaugh, W., Alfaro, T.R. y Vincent, W. 1986. Patterns of temporal variation in Lake Titicaca. A high altitude tropical lake. I. Background, physical and chemical processes, and primary production. *Hydrobiologia*, 138(1): 205-220.
- Richey, J.E., Melack, J.M., Aufdenkampe, A.K, Ballester, V.M. y Hess, I.L. 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO₂. *Nature*, 416: 617-620.
- Roldán, G. y Ramírez, J. J. 2008. *Fundamentos de Limnología Neotropical*. Editorial Universidad de Antioquia. Bogotá.
- Roman, M.R., Yentsch, C.S., Gauzens, A.L. y Phinney, D.A. 1986. Grazer control of the fine-scale distribution of phytoplankton in warm-core Gulf Stream rings. *Journal of Marine Research*, 44: 795-8.
- Salas, H.J. y Martino P. 1991. A simplified phosphorus trophic state model for warm tropical lakes. *Water Research*, 25: 341–350
- Sand-Jensen, K., y P.A. Staehr. 2007. Scaling of pelagic metabolism to size, trophy and forest cover in small Danish lakes. *Ecosystems*, 10: 127-141.
- Sarmiento, H. 2012. New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web. *Hydrobiologia*, 686: 1-14.
- Sarnelle O., Cooper S.D., Weisman S. y Mavuti K. 1998. The relationship between nutrients and trophic-level biomass in turbid tropical ponds. *Freshwater Biology*, 40: 65-75.
- Schelske, C.L., Aldridge, F.J., Carrick, H.J. y Coveney, M.F. 2003. Phytoplankton community photosynthesis and primary production in a hypereutrophic lake, Lake Apopka, Florida. *Archiv für Hydrobiologie*, 157(2): 145-172.

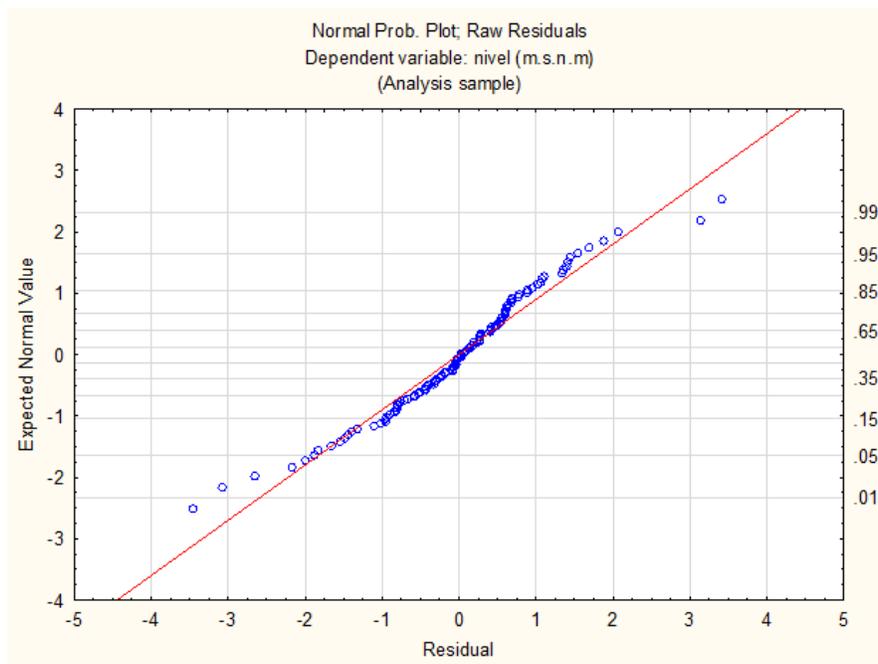
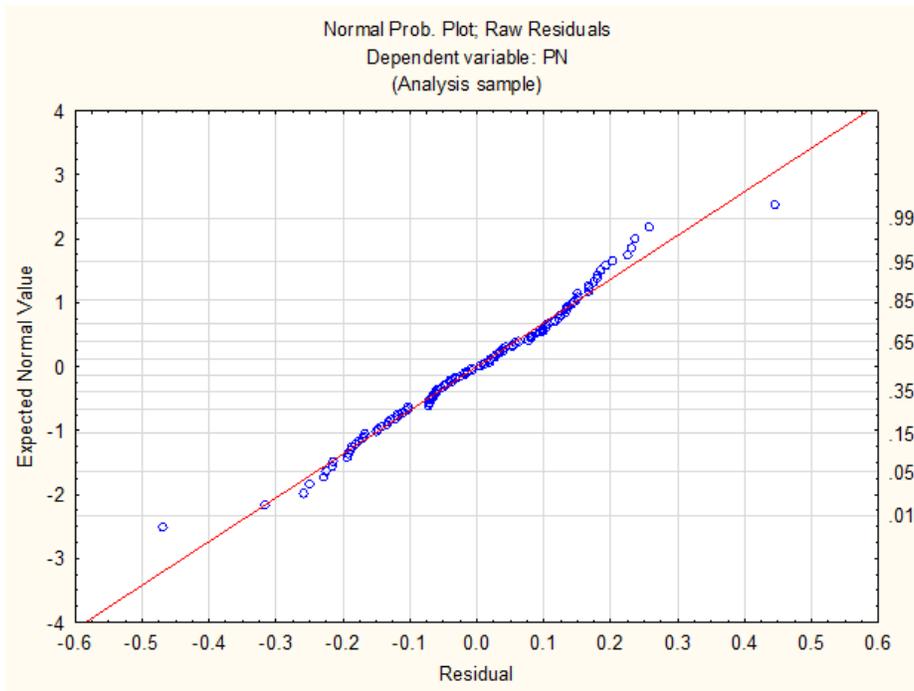
- Schmidt, G. W. 1973. Primary production in the three types of Amazonian waters. III. Primary productivity of phytoplankton in a tropical flood plain lake of central Amazonia, Lago do Castanho, Amazonas, Brazil. *Amazonia*, 4: 379-404.
- Simpson, J.H., Huges D.G. y Morris N.C.G. 1977. The relation of seasonal stratification to tidal mixing on the continental shelf. In: Angel, M. (ed.) A voyage to discovery. *Deep-Sea Research Supplement*, 327-340.
- Sobek, S., Tranvik, L.J., Prairie, Y.T., Kortelainen, P. y Cole, J.J. 2007. Patterns and regulation of dissolved organic carbon: An analysis of 7,500 widely distributed lakes. *Limnology and Oceanography*, 52(3): 1208-1219.
- Solomon, C.T., Bruesewitz, D.A., Richardson, D.C., Rose, K.C., Van de Bogert, M.C., Hanson, P.C. y Zhu, G. 2013. Ecosystem respiration: Drivers of daily variability and background respiration in lakes around the globe. *Limnology and Oceanography*, 58(3): 849-866.
- St. Louis, V.L., Kelly, CA, Duchemin E, Rudd, JWM y Rosenberg, DM. 2000. Reservoir surfaces as sources of greenhouse gases to the atmosphere: a global estimate. *Bioscience*, 50: 766-775
- Staeher, P. A., L. Baastruo-Spohr, K. Sand-Jensen, y C. Stedmon. 2012. Lake metabolism scales with lake morphometry and catchment conditions. *Aquatic Sciences*, 74: 155-169, doi: 10.1007/s00027-011-0207-6
- Sterner, R. y Elser, J. 2002. Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere, 1st edn. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Talling, J.F. 1993. Comparative seasonal changes, and their inter-annual variability and stability, in a 26-year record of total phytoplankton biomass in four English lake basins. *Hydrobiologia*, 268: 65-98.
- Talling, J.F. y Lemoalle J. 1998. Ecological Dynamics of Tropical Inland Waters. Cambridge University Press, United Kingdom.
- Thrane, J.E., Kyle, M., Striebel, M., Haande, S., Grung, M., Rohrlack, T. 2015. Spectrophotometric analysis of pigments: a critical assessment of a high-through put method for analysis of algal pigment mixtures by spectral deconvolution. *PLoS ONE*, 10: 1–24.
- Tilahun, G. y Ahlgren, G. 2010. Seasonal variations in phytoplankton biomass and primary production in the Ethiopian Rift Valley lakes Ziway, Awassa and Chamo - the basis for fish production. *Limnologica*, 40(4): 330-342, doi.org/10.1016/j.limno.2009.10.005
- Tonetta, D., Laudares-Silva, R. y Petrucio, M.M. 2015. Planktonic production and respiration in a subtropical lake dominated by Cyanobacteria. *Brazilian Journal Biology* 75(2): 460-470.
- Tranvik, L.J., Downing, J.A., Cotner, J.B., Loiselle, S.A., Striegl, R.G., Ballatore, T.J. 2009. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnology and Oceanography*, 54: 2298-2314.
- Valderrama, J.C. 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. *Marine Chemistry*, 10: 109-122.

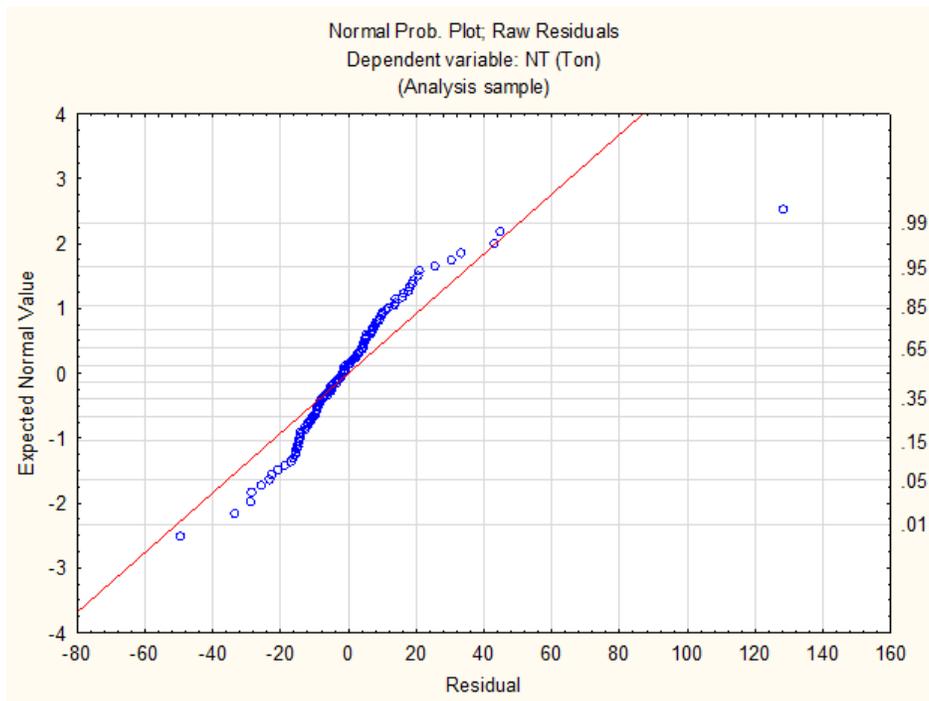
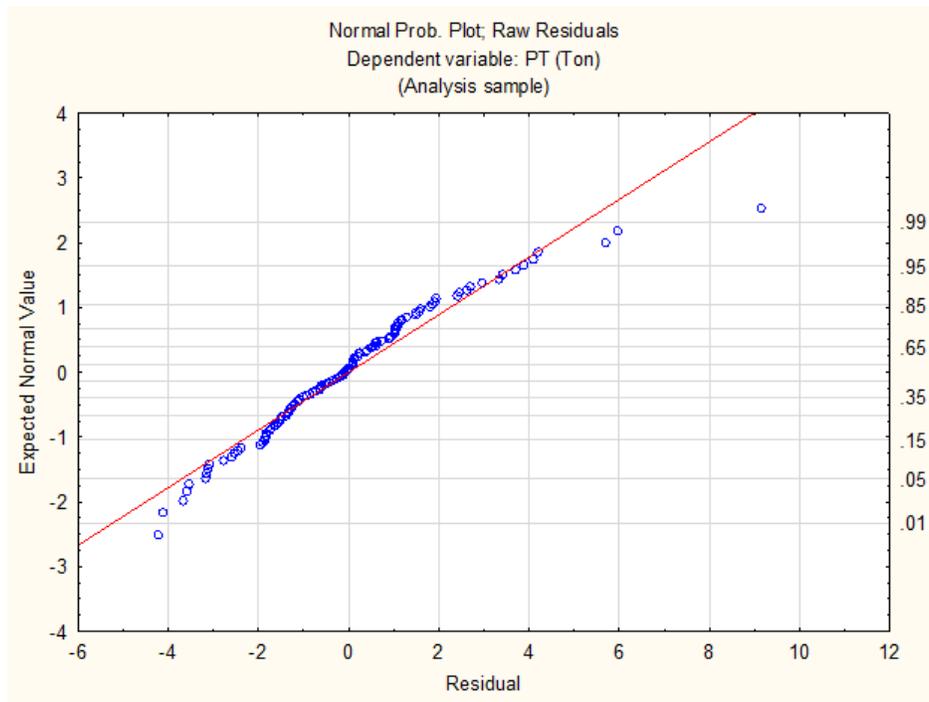
- Valdespino-Castillo, P.M. 2008. Evaluación del metabolismo comunitario (producción bruta, respiración y producción neta) mediante la dinámica del oxígeno en el embalse de Valle de Bravo (México). [Tesis de Maestría]. [Ciudad de México (México)]: Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias del Mar.
- Valdespino-Castillo, P.M., Merino-Ibarra, M., Jiménez-Contreras, J., Castillo-Sandoval, F.S. y Ramírez-Zierold, J.A. 2014. Community metabolism in a deep (stratified) tropical reservoir during a period of high water-level fluctuations. *Environmental Monitoring and Assessment*, 186 (10): 6505-6520.
- Valeriano-Riveros, M.E. 2007. Fluctuaciones temporales del fitoplancton y algunos descriptores limnológicos del embalse Valle de Bravo durante un ciclo de ca. 30 horas en octubre de 2002. [Temporal fluctuations of phytoplankton and some limnological descriptors in Valle de Bravo reservoir during a cycle of ~30 hours in October 2002] [Bachelor of Science thesis]. [Ciudad de México (México)]: Universidad Nacional Autónoma de México, FES-Iztacala.
- Valeriano-Riveros, M.E., Vilaclara, G., Castillo-Sandoval, S. y Merino-Ibarra, M. 2014. Phytoplankton composition changes under water-level fluctuations in a high-altitude, tropical reservoir. *Inland Waters*, 4: 337-348.
- Vareschi, E. 1982. The ecology of Lake Nakuru (Kenya). III. Abiotic factors and primary production. *Oecologia*, 81-101.
- Vijayaraghavan, S. 1971. Seasonal variation in primary productivity in three tropical ponds. *Hydrobiologia*, 38(3-4): 395-408.
- Wantzen, K. M., Rothhaupt, K.-O., Mortl, M., Cantonati, M., Tóth, L., y Fischer, P. 2008. Ecological effects of water level fluctuations in lakes: an urgent issue. *Hydrobiologia*, 613:1-4.
- Weber, T.S. y Deutsch, C. 2010. Ocean nutrient ratios governed by plankton biogeography. *Nature*, 467:550-554.
- Wetzel, R. G. y Likens, G. E. 1991. *Limnological Analyses*. W. B. Saunders. NY, USA. 391 p.
- Wondie, A., Mengistu, S., Vijverberg, J. y Dejen, E. 2007. Seasonal variation in primary production of a large high-altitude tropical lake (Lake Tana, Ethiopia): effects of nutrient availability and water transparency. *Aquatic Ecology*. 41(2): 195-207. doi.org/10.1007/s10452-007-9080-8.
- Zohary, T. y Ostrovsky, I. 2011. Ecological impacts of excessive water level fluctuations in stratified freshwater lakes. *Inland Waters*, 1: 47-59.

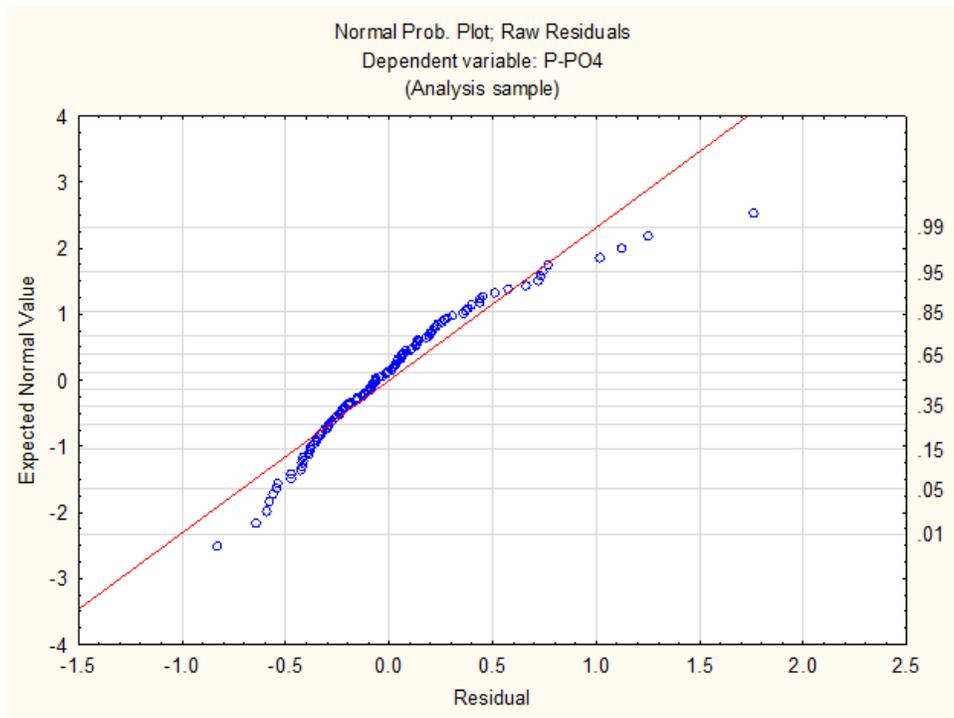
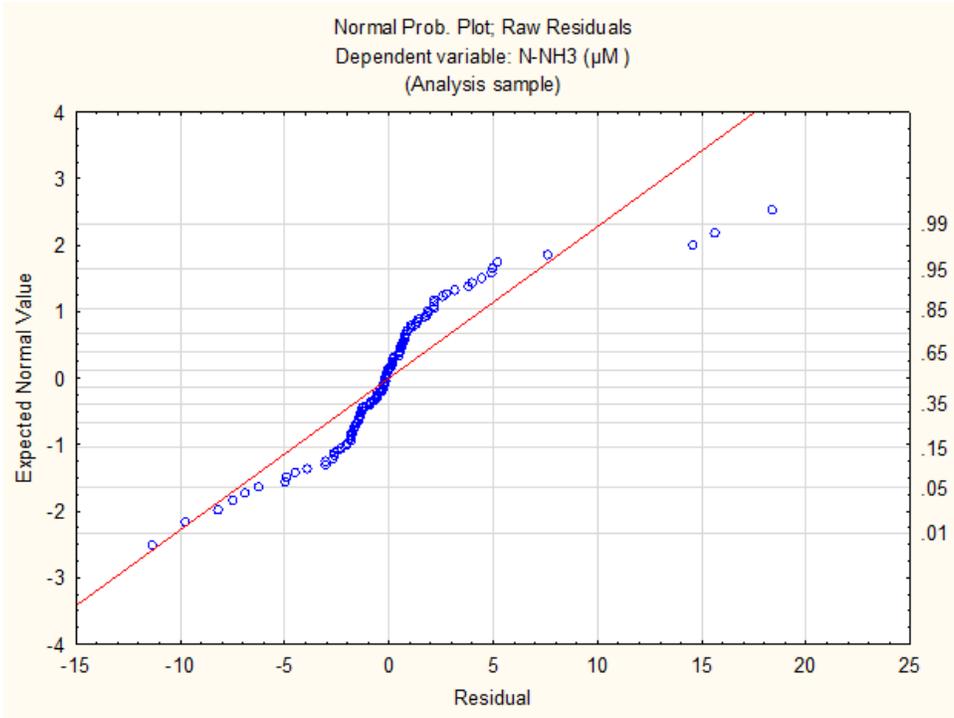
XI. ANEXOS

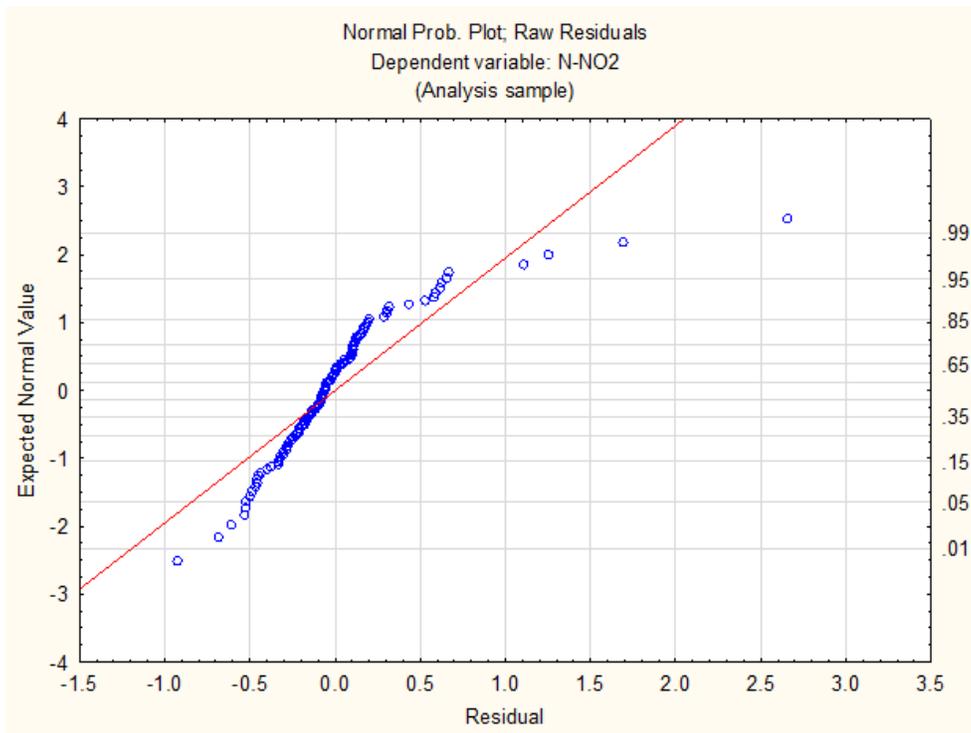
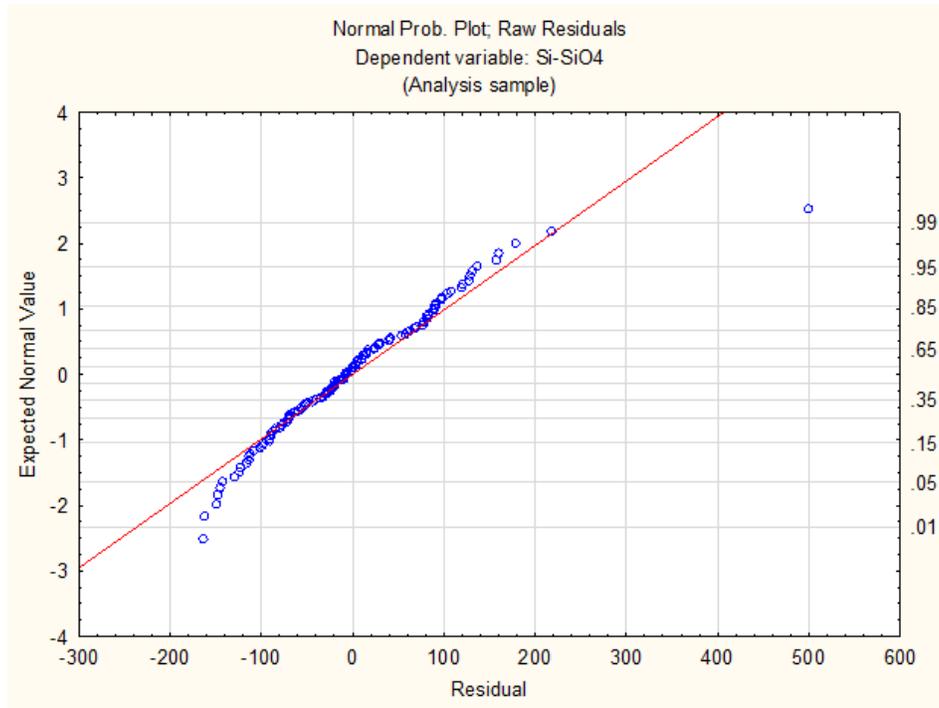
Anexo 1. Pruebas de normalidad de cada parámetro físico - químico contemplado en el estudio.

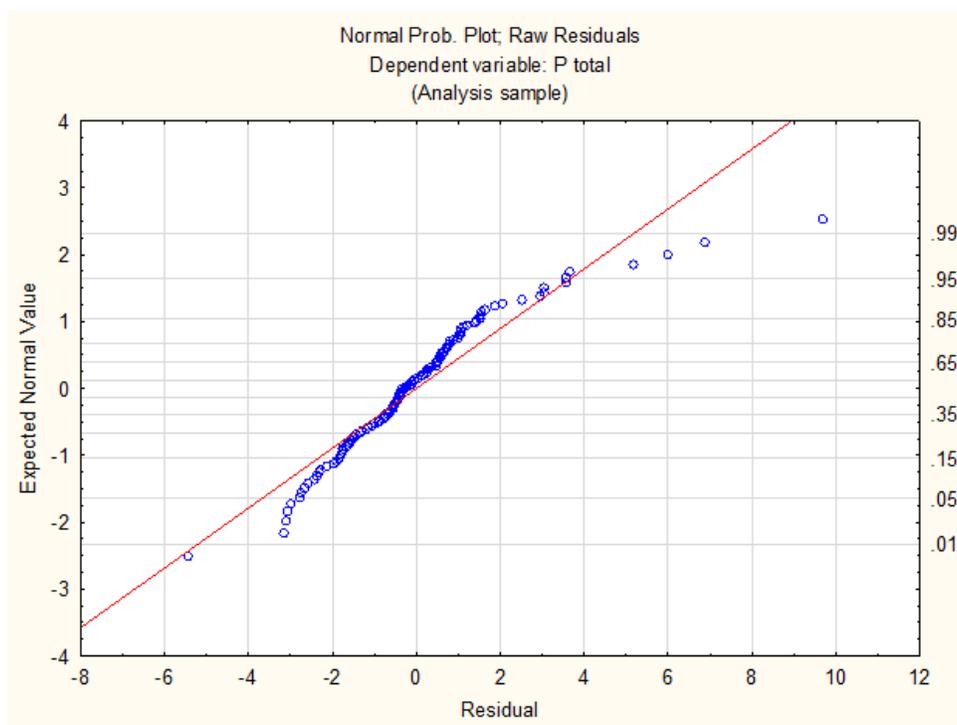
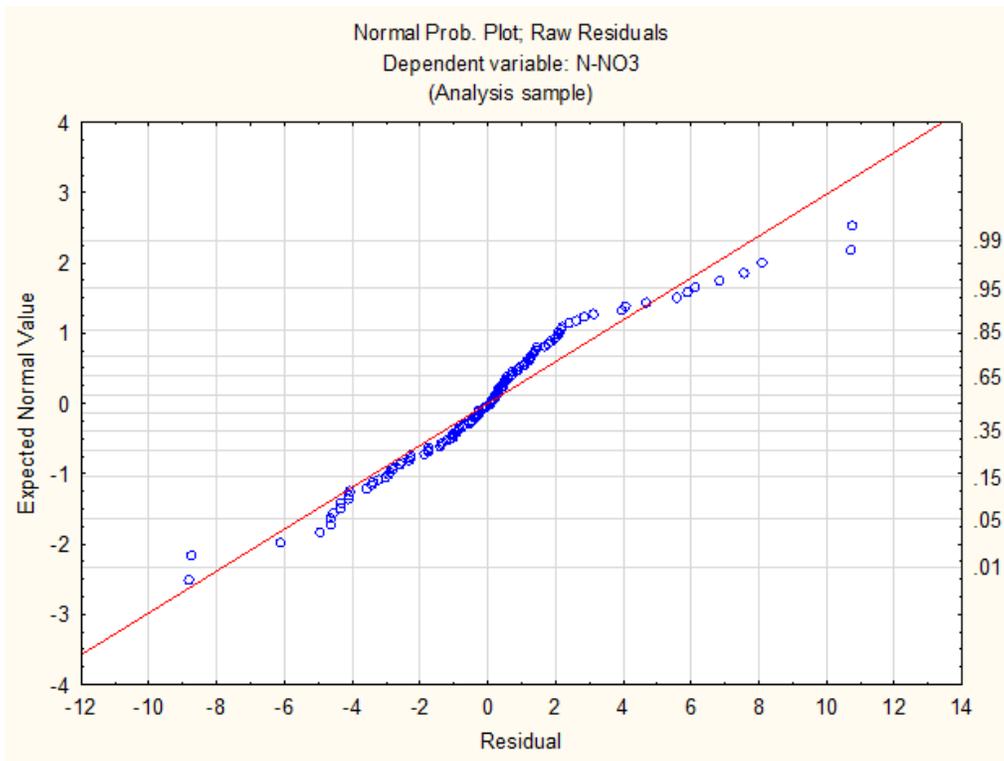


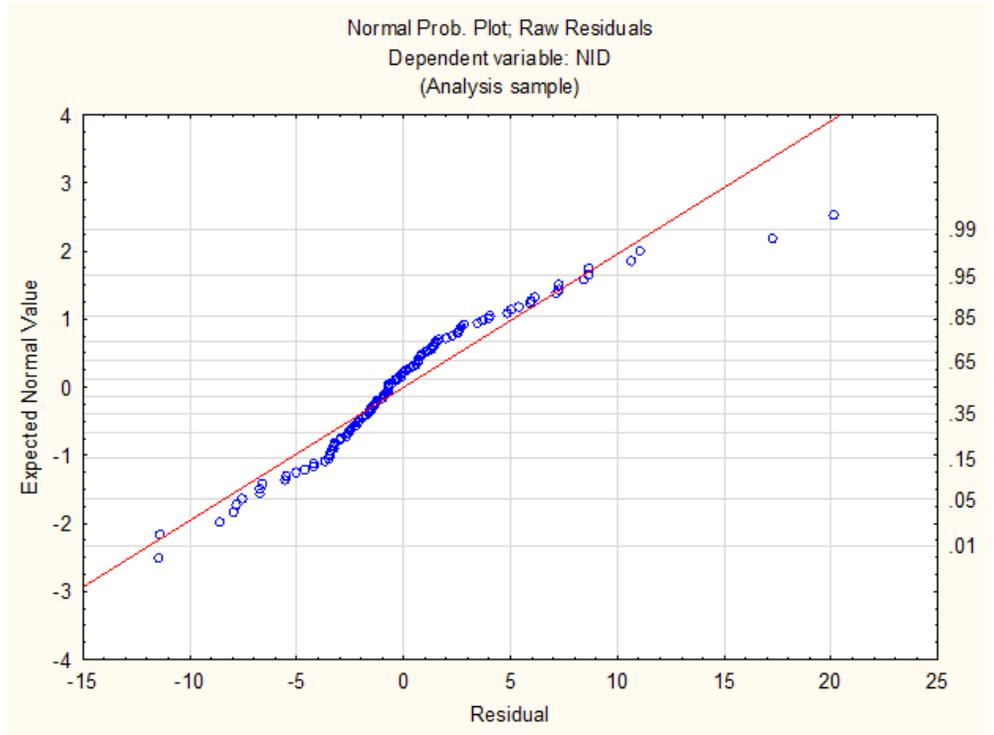
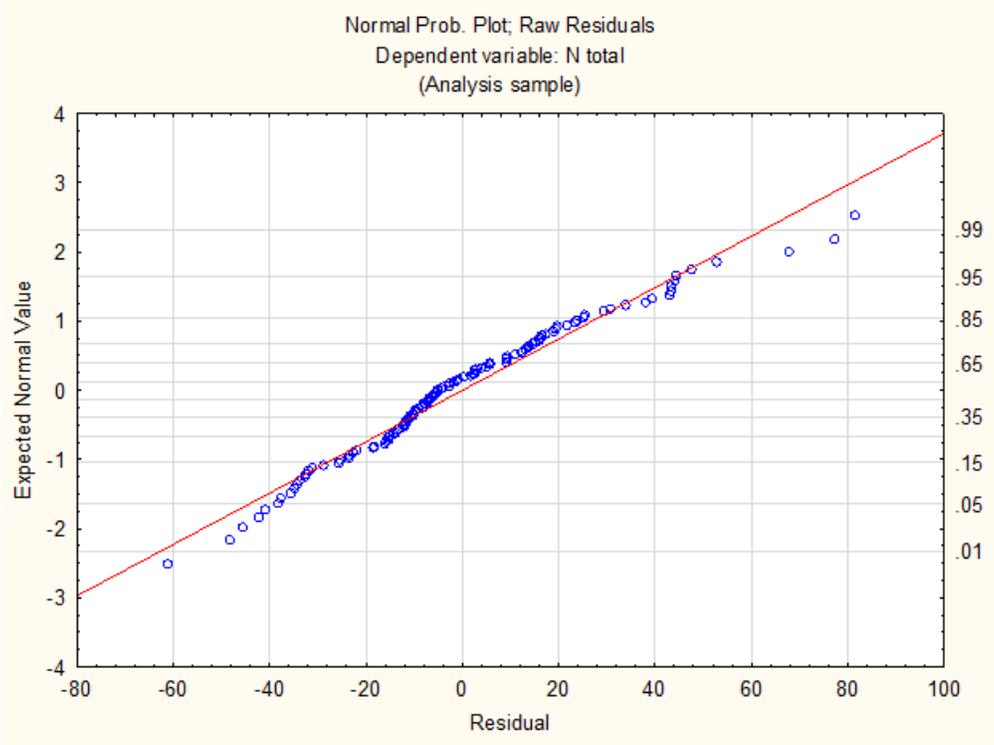


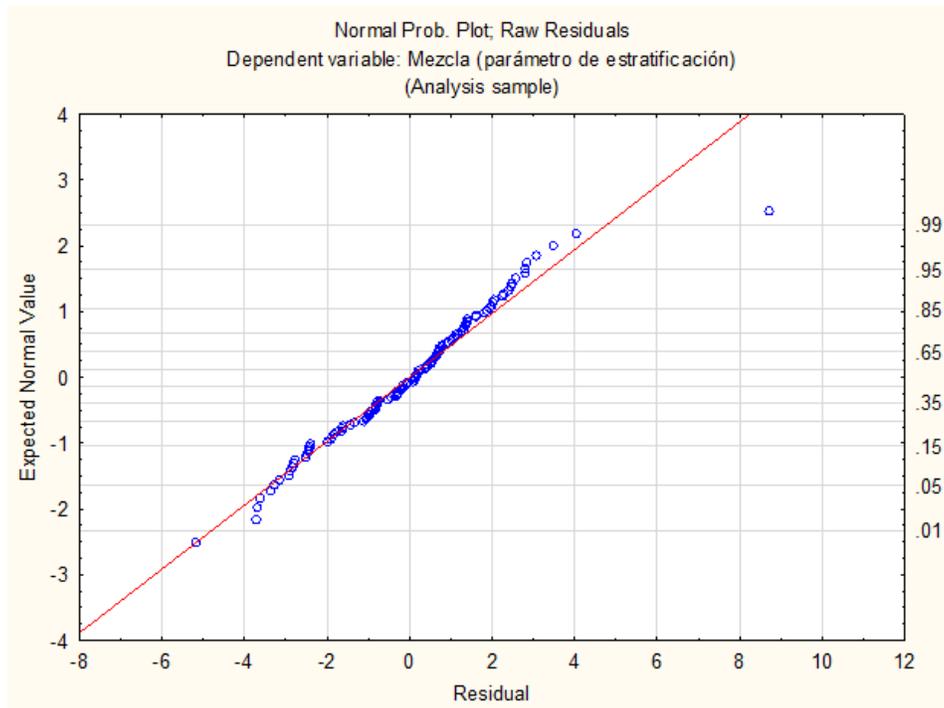
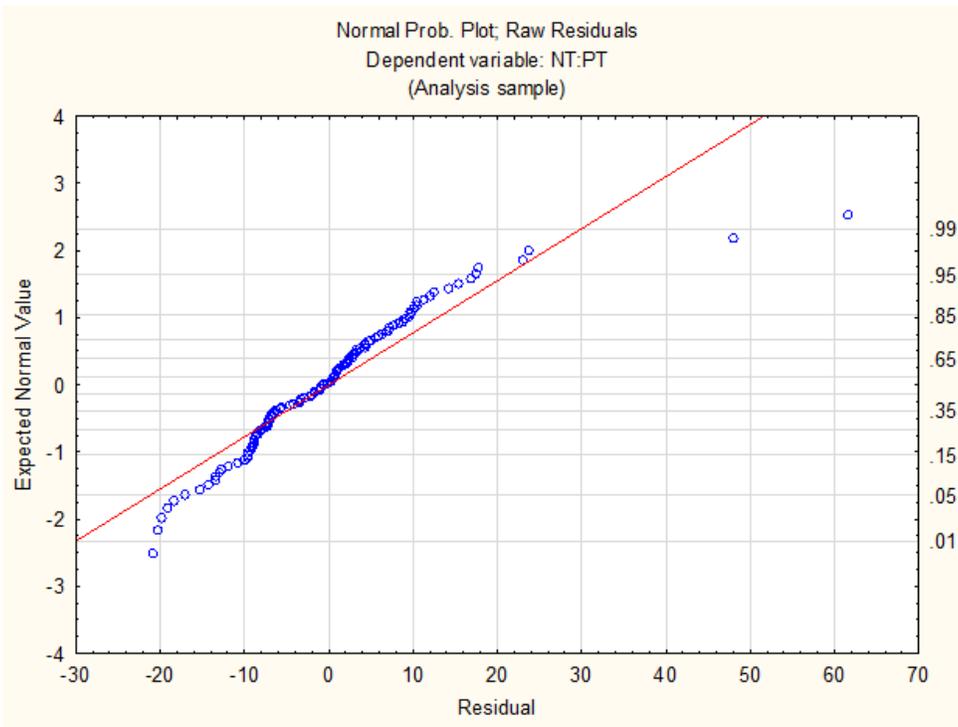


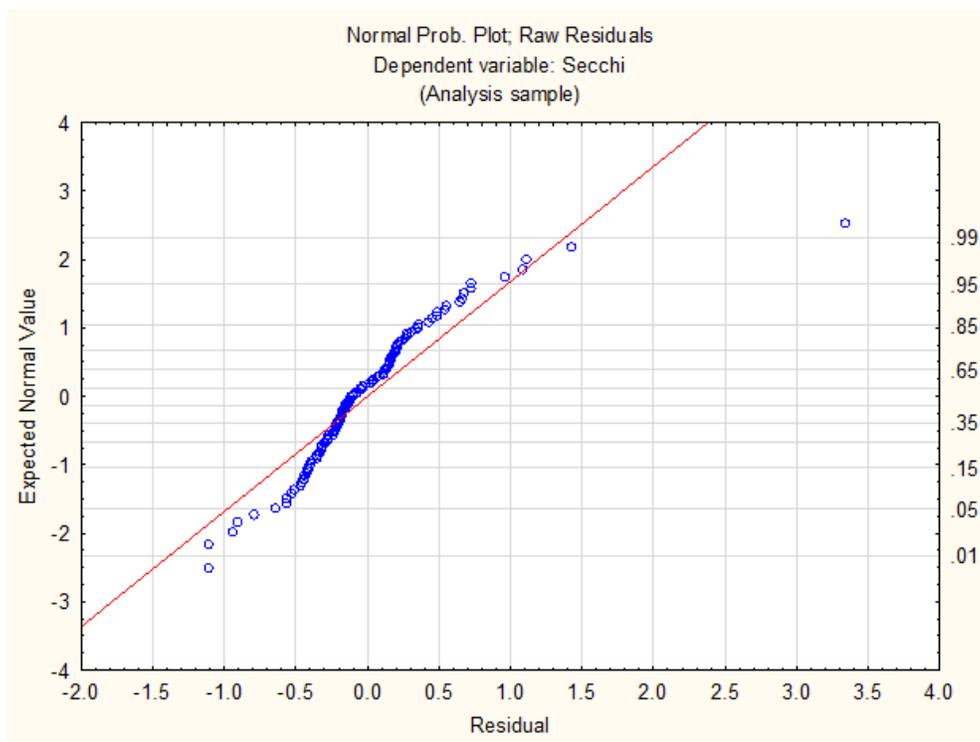
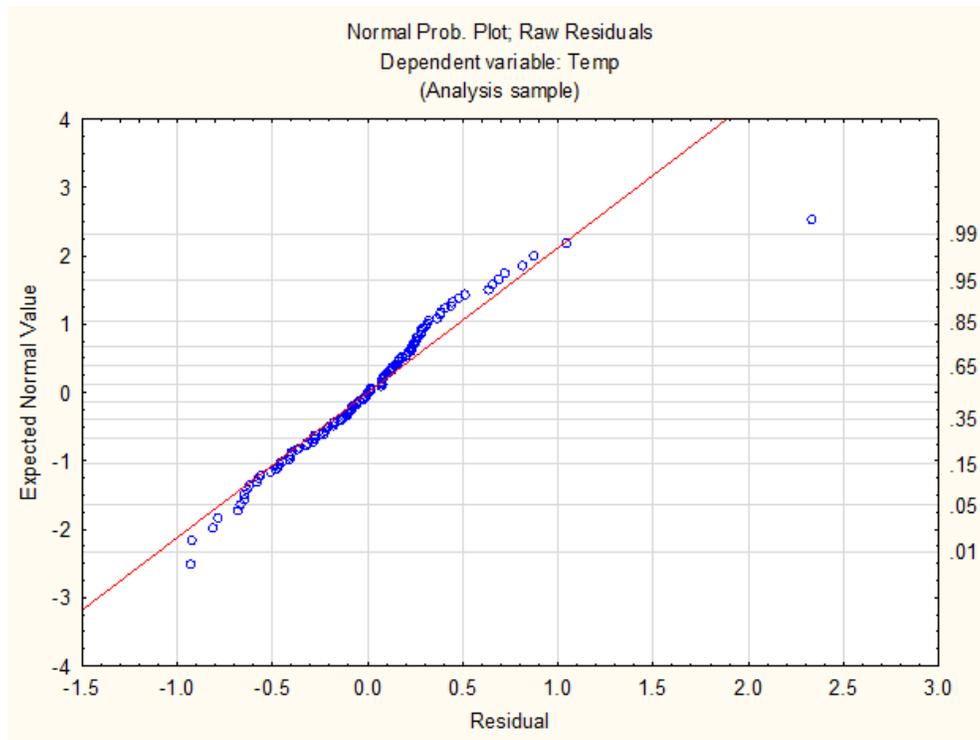














Metabolism in a deep hypertrophic aquatic ecosystem with high water-level fluctuations: a decade of records confirms sustained net heterotrophy

Mayrene O. Guimaraes-Bermejo¹, Martin Merino-Ibarra², Patricia M. Valdespino-Castillo², Fermín S. Castillo-Sandoval² and Jorge A. Ramírez-Zierold²

¹ Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Mexico

² Unidad Académica de Ecología y Biodiversidad Acuática, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Mexico

ABSTRACT

Long-term and seasonal changes in production and respiration were surveyed in the Valle de Bravo reservoir, Mexico, in a period during which high water-level fluctuations occurred (2006–2015). We assessed the community metabolism through oxygen dynamics in this monomictic water-body affected by strong diurnal winds. The multiple-year data series allowed relationships with some environmental drivers to be identified, revealing that water level-fluctuations strongly influenced gross primary production and respiratory rates. Production and respiration changed mainly vertically, clearly in relation to light availability. Gross primary production ranged from 0.15 to 1.26 gO₂ m⁻² h⁻¹, respiration rate from -0.13 to -0.83 gO₂ m⁻² h⁻¹ and net primary production from -0.36 to 0.66 gO₂ m⁻² h⁻¹ within the production layer, which had a mean depth of 5.9 m during the stratification periods and of 6.8 m during the circulations. The greater depth of the mixing layer allowed the consumption of oxygen below the production layer even during the stratifications, when it averaged 10.1 m. Respiration below the production layer ranged from -0.23 to -1.38 gO₂ m⁻² h⁻¹. Vertically integrated metabolic rates (per unit area) showed their greatest variations at the intra-annual scale (stratification-circulation). Gross primary production and Secchi depth decreased as the mean water level decreased between stratification periods. VB is a highly productive ecosystem; its gross primary production averaged 3.60 gC m⁻² d⁻¹ during the 10 years sampled, a rate similar to that of hypertrophic systems. About 45% of this production, an annual average net carbon production of 599 g C m⁻² year⁻¹, was exported to the hypolimnion, but on the average 58% of this net production was recycled through respiration below the production layer. Overall, only 19% of the carbon fixed in VB is buried in the sediments. Total ecosystem respiration rates averaged -6.89 gC m⁻² d⁻¹ during 2006–2015, doubling the gross production rates. The reservoir as a whole exhibited a net heterotrophic balance continuously during the decade sampled, which means it has likely been a net carbon source, potentially releasing an average of 3.29 gC m⁻² d⁻¹ to the atmosphere. These results are in accordance with recent findings that tropical eutrophic aquatic ecosystems can be stronger carbon sources than would be extrapolated from temperate systems, and can help guide future reassessments on the contribution of tropical lakes and reservoirs to carbon cycles at

Submitted 1 February 2018
Accepted 18 June 2018
Published 17 July 2018

Corresponding author
Martin Merino-Ibarra,
mmerino@cmar.unam.mx

Academic editor
Salvador Sánchez-Carrillo

Additional Information and
Declarations can be found on
page 21

DOI 10.7717/peerj.5205

© Copyright
2018 Guimaraes-Bermejo et al.

Distributed under
Creative Commons CC-BY 4.0

OPEN ACCESS

How to cite this article Guimaraes-Bermejo et al. (2018), Metabolism in a deep hypertrophic aquatic ecosystem with high water-level fluctuations: a decade of records confirms sustained net heterotrophy. *PeerJ* 6:e5205; DOI 10.7717/peerj.5205