



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México



Evaluación del metabolismo comunitario (producción bruta,
respiración y producción neta) mediante la dinámica del oxígeno
en el embalse de Valle de Bravo, México

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestra en Ciencias

(Limnología)

Presenta:

Biol. Patricia M. Valdespino Castillo

Director de tesis: Dr. Martín Merino Ibarra

Jurado: Dr. Javier Carmona Jiménez
Dr. Alfonso Lugo Vázquez
Dr. Miroslav Macek
Dra. Gloria Vilaclara Fatjó

México, D. F.

Julio 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Agradecimientos institucionales

La realización de este trabajo fue posible gracias a la infraestructura, financiamiento y becas de:

El Laboratorio de Biogeoquímica Acuática del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

El Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Por el privilegio que implica haber participado en el programa y por el apoyo otorgado para la impresión de la tesis.

El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través de la beca para estudios de maestría.

El fondo sectorial SEMARNAT-CONACYT a través del proyecto SEMARNAT-2002-C01-1125 "Estudio integral del embalse de Valle de Bravo para su manejo sustentable: un marco científico aplicable a los cuerpos de agua eutroficados del país", otorgado al Dr. Martín Merino Ibarra.

El Programa PAPIIT, UNAM, a través del proyecto "Caracterización de las comunidades algales y su empleo como indicadoras de la calidad del agua en afluentes de la presa Valle de Bravo" clave IN209107-3, otorgado al Dr. Javier Carmona Jiménez.

Agradecimientos personales, formales y sinceros

a la dirección brillante, amplísima asesoría y entusiasmo desbordante del Dr. Martín Merino Ibarra,

al excelente técnico Sergio Castillo Sandoval por su responsabilidad en el campo, el análisis de muestras, sus enseñanzas y su compañerismo,

a mis tutores agradezco su compromiso y su dedicación:

al Dr. Miroslav Macek por velar por el compartimiento heterotrófico y todos los microcomponentes del planeta,

a la Dra. Gloria Vilaclara Fatjó por sus ideas, su generosidad y su pasión por la pureza literaria,

al Dr. Javier Carmona Jiménez por extender su visión holística de la naturaleza y su optimismo,

al Dr. Alfonso Lugo Vázquez por su claridad y positividad crítica,

a mis compañeros de trabajo:

al Biol. Jorge Jiménez Contreras por su indispensable esfuerzo en el campo, su convicción y su devoción al zooplancton,

al candidato a Dr. Jorge Ramírez Zierold por sus enriquecedoras discusiones y su permanente colaboración,

a Karina Castro Janacua por su solidario y paciente trabajo en el campo y en el laboratorio,

a Emiliano Monroy por dejar sus buenas ondas internas,

a todos los compañeros que participaron en diferentes formas: Vladislav Carnero Bravo, Felipe Solís, Arturo Álvarez, Mónica Olson, Diego Chaparro, Abraham Vargas, Rigoberto Romualdo, Luz María López,

al "Chino" y "los pecas" (familia Benítez) y colaboradores por su apoyo logístico y lanchas en Valle de Bravo,

al amable y eficiente trabajo de los integrantes de la Coordinación del Programa de Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, en particular a la Dra. Gloria Vilaclara, Diana Juárez, Lupita Monroy, Chantal Ruiz, Gaby Almaraz y Judith Vázquez,

a Federico Serna Blanco por todo su apoyo y compañerismo en el laboratorio,

al Ing. Ignacio Palomar y a Rocío Tafoya por el frecuente (y siempre urgente) auxilio computacional,

al técnico Carlos Illescas por su apoyo,

a la Dra. Susana Enríquez y al Dr. Juan Pablo Carricart por el impulso que me ofrecieron y,

al Dr. Roberto Iglesias Prieto por su entrega y su entusiasmo.

Contenido

Resumen

| | |
|---|----|
| Introducción | 1 |
| • Eutrofización | 3 |
| • Oxígeno disuelto | 4 |
| • Dinámica del oxígeno en los ambientes acuáticos | 5 |
| • Producción bruta, producción neta y respiración | 6 |
| • Metabolismo comunitario | 7 |
| Planteamiento del trabajo | 10 |
| Objetivos | 11 |
| Área de estudio | 12 |
| Métodos | 15 |
| • Muestreo | 15 |
| • Muestras de agua | 15 |
| • Temperatura y oxígeno disuelto | 15 |
| • Producción y consumo de oxígeno disuelto | 16 |
| • Respiración aeróbica afótica (RAA) | 17 |
| • Integración vertical de la producción | 17 |
| • Determinación de clorofila- <i>a</i> | 17 |
| • Nutrientes | 18 |
| • Radiación solar | 18 |
| • Cálculo de la densidad y el parámetro de estratificación | 19 |
| • Análisis de datos | 19 |
| Resultados | 20 |
| <i>Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN)</i> | 20 |
| <i>Producción y consumo de de O₂ en 1 m de profundidad</i> | 34 |
| <i>Producción y consumo de de O₂ en la capa trofógena</i> | 36 |
| <i>Respiración aeróbica afótica (RAA)</i> | 40 |
| <i>Clorofila- a</i> | 41 |
| <i>Parámetros físicos, químicos y biológicos</i> | 42 |
| • Temperatura | 43 |
| • Radiación solar | 44 |

| | |
|--|-----|
| • Oxígeno disuelto | 46 |
| • Parámetro de estratificación | 47 |
| • Nutrientes | 48 |
| <i>Fósforo reactivo disuelto (FRD)</i> | 48 |
| <i>Amonio</i> | 49 |
| <i>Nitrato</i> | 51 |
| <i>Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID)</i> | 52 |
| <i>Silicio reactivo disuelto (SRD)</i> | 53 |
| Discusión | 54 |
| <i>Ubicación de los resultados en el entorno global</i> | 55 |
| <i>Variaciones espaciales y temporales</i> | 57 |
| <i>Factores que determinan la variación temporal</i> | 61 |
| • Temperatura | 61 |
| • Radiación solar | 63 |
| • Nutrientes en la capa de producción | 66 |
| • Herbivoría | 69 |
| <i>Particularidades de 2006-2007: los procesos de mezcla y el descenso del nivel del embalse</i> | 70 |
| • Circulación y estratificaciones | 70 |
| • Parámetro de estratificación | 72 |
| • La presencia de oxígeno disuelto en el hipolimnion | 74 |
| • La disminución del SRD en la capa de producción | 76 |
| <i>Balance metabólico</i> | 79 |
| • Comparación de la producción y la respiración entre 1 m de profundidad y la capa de producción | 79 |
| • Relaciones PN:PB | 83 |
| • Respiración aeróbica afótica (RAA) | 85 |
| • Balance del sistema en su conjunto | 88 |
| • Respiración comunitaria | 90 |
| • Balance de carbono del sistema (ensayo) | 90 |
| <i>Implicaciones ecológicas</i> | 95 |
| • Reemplazo de especies del fitoplancton | 95 |
| • Flujos de energía y redes tróficas | 96 |
| • Apuntes sobre la estequiometría del sistema | 98 |
| <i>Implicaciones para el manejo y panorama futuro</i> | 100 |
| Conclusiones | 102 |
| Literatura citada | 106 |

Resumen

Valdespino, 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. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Maestría en Ciencias (Limnología). UNAM

El embalse tropical profundo ($Z_{med} = 21$ m) y de altiplano (1830 msnm) de Valle de Bravo constituye la principal fuente de agua para la Zona Metropolitana de la Ciudad de México. Valle de Bravo es un cuerpo de agua cálido monomítico, cuya circulación ocurre entre noviembre y marzo. Durante la estratificación presenta densos florecimientos de cianobacterias y un hipolimnion anóxico; es un sistema que ha mostrado signos de eutrofización desde 1992. En este trabajo se estudió mensualmente la producción primaria mediante la evolución de oxígeno en botellas claras y oscuras incubadas *in situ*, a lo largo de un ciclo anual (agosto 2006 - agosto 2007). El sistema mostró una alta producción bruta (PB), variando entre 0.04 y 0.24 gC m⁻² h⁻¹, con una media de 0.17, semejante a la de lagos eutróficos del mundo. La biomasa fitoplanctónica (clorofila-*a*) en el periodo de estudio también se ubicó en el rango correspondiente a los sistemas eutróficos, variando en el epilimnion entre 5.8 a 20.6 µg L⁻¹ (media de 12.1), y más aún en la superficie (rango: 9.2 a 39.4 µg L⁻¹, media de 20.5 µg L⁻¹), donde se concentran las cianobacterias antes de la entrada del viento (particularmente en el periodo estratificado). La respiración (R) en la capa trofógena varió entre -0.02 y -0.19 gC m⁻² h⁻¹ (media de -0.13) y la producción neta (PN) varió entre -0.10 y 0.15 gC m⁻² h⁻¹ (media de 0.05). La variación temporal fue significativamente mayor a la espacial. Aún así, la PB mostró poca variación en el tiempo, fluctuando alrededor de 0.17 gC m⁻² h⁻¹, excepto por un drástico descenso (0.04 gC m⁻² h⁻¹) en diciembre. En contraste, la R se triplicó entre la estratificación de 2006 (0.05 gC m⁻² h⁻¹) y la circulación (0.15 gC m⁻² h⁻¹), magnitud que se conservó durante la estratificación de 2007. En consecuencia, la PN se redujo considerablemente (de 0.13 a -0.01 gC m⁻² h⁻¹) entre la estratificación de 2006 y la circulación, recuperándose parcialmente (0.07 gC m⁻² h⁻¹) durante la estratificación de 2007. Algunos aspectos del patrón temporal de producción se relacionan con la temperatura y la luz recibida, pero no se encontró evidencia de limitación por nutrientes. Se postula que el mínimo de diciembre se debió a la herbivoría. Se encontraron evidencias de la ocurrencia de eventos de mezcla *cuasi*-diarios durante la estratificación de 2007. Estas evidencias incluyen la presencia de pequeñas concentraciones de oxígeno hipolimético y una intensa disminución del SRD atribuida al intenso crecimiento de diatomeas durante dicho periodo. Estos procesos, aunados al bajo nivel del embalse, señalan al periodo de estudio como atípico respecto a la historia reciente del embalse. Se atribuye a ello la evolución metabólica del lago hacia la heterotrofia neta durante el periodo estudiado. Se examinan las implicaciones ecológicas asociadas a las variaciones en la producción primaria y en la respiración, como son los cambios en la estructura de las comunidades de fitoplancton y en los flujos de energía en el sistema. Se discute la aplicación de estos resultados en la promoción de una gestión eficaz del embalse.

Introducción

Sabemos con certeza que las actividades humanas están cambiando el uso del suelo, los hábitats, la química de la atmósfera y del agua, las tasas y los balances de los procesos biogeoquímicos y la diversidad biológica en el planeta (*e.g.*, Vitousek *et al.* 1997) a tasas sin precedentes.

Entre los ecosistemas más afectados se encuentran las aguas continentales superficiales, que a pesar de representar alrededor del 0.02% del agua del planeta (Asthana y Asthana 1998) constituyen la fracción de agua más importante para la humanidad dadas las actividades con las que se vinculan. Son ecosistemas frágiles, sus salud ecosistémica es resultado de un gran número de factores y de su buen manejo dependen tanto la supervivencia como la calidad de vida de los habitantes que dependen del recurso.

El estudio de las aguas continentales superficiales en México es aún joven, a pesar de la gran importancia del desarrollo de conocimientos en Limnología. Entender los procesos que afectan el estado de los cuerpos de agua es una necesidad urgente del país, sobre todo al considerar un escenario futuro de cambio climático donde diversos modelos sugieren que el clima en el centro y norte de nuestro país se tornará más seco y más caliente (Martínez y Fernández 2004). Estos modelos predicen que varias cuencas hidrológicas en la región del centro de México -que es la zona más poblada del país-, serán altamente vulnerables a estos cambios (Hernández *et al.* 2000). Con sus cerca de 20 millones de habitantes (INEGI 2000), la zona metropolitana de la Ciudad de México constituye uno de los retos más importantes en términos de abasto y saneamiento de agua potable. Con el fin de atender parte de las necesidades hídricas de esta inmensa mancha urbana, en el año de 1976 se creó el Sistema Cutzamala, que proveería $19 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ de agua a la ciudad de México tras un recorrido de más de 100 km. El sistema comprende básicamente un acueducto de 127 km, una planta potabilizadora, 6 plantas de bombeo para vencer un desnivel de hasta 1100 m y 7 embalses (SARH 1987), entre los que Valle de Bravo, cuyo aporte de conducción es de $6 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$, es una pieza clave.

La sub-cuenca de Valle de Bravo-Amanalco presenta actualmente una creciente actividad humana; es principalmente rural con dos asentamientos urbanos: Valle de Bravo y Amanalco. Debido a la importancia del embalse de Valle de Bravo, desde hace dos décadas, diversos estudios se han dedicado a examinar la calidad del agua y el estado trófico de este sistema (Olvera 1990, Olvera-Viascán *et al.* 1998), la hidrología (Monroy 2004) y los procesos físicos y biogeoquímicos que operan en este sistema (Merino *et al.* 2003, Merino-Ibarra *et al.* en prensa). Basándose en el modelo de clasificación de los cuerpos de agua continentales de Lewis (1987), se ha propuesto que este cuerpo de agua presenta un comportamiento claramente tropical (aunque en cierta forma atemperado debido a su altitud) y dada su ubicación geográfica, profundidad y régimen de viento, el embalse ha sido caracterizado como un lago monomíctico cálido (Monroy 2004) que ha presentado signos de eutrofización desde 1992 (Olvera-Viascán *et al.* 1998).

Si bien el estado trófico de los lagos tiende naturalmente a la eutrofización con el tiempo (Harper 1992), la eutrofización cultural (causada por el hombre) acelera las tasas a las que ocurre este proceso. Actividades como el aprovechamiento forestal, la producción y aplicación de fertilizantes, la descarga de desechos urbanos, la producción animal y la combustión de energéticos fósiles (*e.g.*, Nixon 1995) han dado como resultado incrementos en la concentración de nutrientes como el nitrógeno (N) y el fósforo (P), tanto en aguas continentales como en ecosistemas costeros. El resultante incremento en la fertilidad de los cuerpos de agua lénticos provoca síntomas como afloramientos algales de alta densidad (en ocasiones cianobacterias tóxicas) y, en general, deterioro de la calidad del agua. Estos procesos conllevan efectos nocivos para los habitantes o usuarios de esas aguas; en Valle de Bravo, por ejemplo, son notables olores desagradables en zonas habitadas y de actividad turística, deterioro de la estética paisajística y de las actividades económicas o recreativas asociadas al lago, riesgos para la salud, etc.

Los efectos de la eutrofización representan un problema ambiental mundial muy importante y cada vez más frecuente; las comunidades bióticas que sostienen las aguas superficiales y los ambientes costeros pueden ser fuertemente afectadas, lo que implica cambios en el metabolismo neto y en las relaciones ecológicas que operan en estos sistemas, *e.g.*, el empobrecimiento del ambiente lumínico para las macrofitas sumergidas, las cuales pueden llegar a desaparecer junto con su fauna asociada (Lampert y Sommer 1997).

Uno de los problemas más importantes asociado a la eutrofización consiste en que, al estimular el crecimiento del componente fotosintético, se crea un desbalance entre la producción primaria y el catabolismo de la materia orgánica en dichos sistemas, esto ha dado como resultado la formación de zonas muertas o anóxicas (Mee 2006) por el incremento en el consumo de oxígeno que ocurre en el hipolimnion y en los sedimentos.

Eutrofización

Los cuerpos de agua cuya productividad primaria excede $1 \text{ gC m}^2 \text{ día}^{-1}$ han sido denominados eutróficos (Likens *et al.* 1977). Si bien la eutrofización se puede definir como la respuesta en los cuerpos de agua al sobre-enriquecimiento de nutrientes, principalmente fósforo y nitrógeno, el significado crucial del oxígeno en este proceso fue introducido en un concepto de gran utilidad, denominado "eutrofización crítica" (Mee 1988), el cual está basado en el balance entre el flujo de nutrientes (en lugar de su disponibilidad) hacia la biomasa de los fotótrofos y la capacidad de la cuenca de proveer el oxígeno necesario para la oxidación de la materia orgánica producida.

Es importante señalar que el agotamiento del oxígeno en los cuerpos de agua es un proceso complejo, determinado en principio, por las características inherentes al oxígeno en la interacción gas-líquido (su dinámica de difusión). La solubilidad de un gas está determinada por su presión parcial, la cual es afectada, a su vez, por la presión (ley de Henry), la temperatura y la salinidad.

A continuación se proponen algunos de los factores que ayudan a entender la formación de zonas hipo o anóxicas en los cuerpos de agua epicontinentales:

1. Hay una restricción física para la entrada del oxígeno en el sistema, pues la cantidad de oxígeno está limitada por la solubilidad de este gas. El agua no puede contener más del equivalente a 0.5% de oxígeno, es decir, una concentración cerca de cuarenta veces menos que la del aire (Merino *et al.* 2005). Por ello, en los sistemas acuáticos se vuelven muy importantes los procesos que consumen el oxígeno, a diferencia de otros sistemas donde la entrada de este gas es mucho más fácil (*e.g.*, ecosistemas terrestres, rizosfera, etc.)

2. Los cuerpos acuáticos epicontinentales son sitios de acumulación de su propia producción y de la producción de la cuenca hidrográfica donde están localizados (están estrechamente vinculados, por tanto, los procesos de la biogeoquímica terrestre con los del compartimiento acuático).
3. El volumen de lagos y embalses es pequeño en relación con su cuenca, comparado con el de los océanos.
4. Se requiere mucha más energía para introducir oxígeno al sistema que para sacarlo, dado que el oxígeno que se produce más allá de la saturación saldrá del sistema espontáneamente.

El desarrollo de condiciones anóxicas en la superficie de los sedimentos y en el hipolimnion tiene una fuerte influencia en la comunidad entera de los cuerpos lénticos: la fauna del agua profunda se empobrece, aun los peces pelágicos que liberan sus huevos en aguas someras y después viajan al fondo (Odum 1972); de las condiciones anóxicas también se derivan una serie de procesos químicos y microbianos que, de otra manera, no ocurrirían, como la denitrificación, desulfurización y formación de metano (Lampert y Sommer 1997). Los productos reducidos de estas reacciones anaeróbicas pueden ser usados como productos iniciales de procesos quimiolitotróficos en la frontera óxico-anóxica. La liberación de fósforo desde los sedimentos anóxicos (lo que se conoce como "internal loading") puede ser muy importante en ciertos sistemas, ya que en ocasiones pone en marcha la auto-aceleración de la eutrofización.

Oxígeno disuelto

La disponibilidad o falta de oxígeno es, por tanto, un punto clave en el funcionamiento de los sistemas acuáticos. El oxígeno disuelto (OD) ha sido también uno de los constituyentes no-conservativos (de concentración variable) más estudiados en estos ecosistemas (Packard *et al.* 1971), aun en la actualidad. Este elemento juega un papel esencial en procesos como la fotosíntesis, en reacciones de oxidación-reducción, en la solubilidad de minerales y en la

descomposición de materia orgánica. A su vez, la mayoría de los organismos dependen de la respiración aeróbica para la generación de energía y para la movilización del carbono en la célula (Odum 1972).

Dinámica del oxígeno en los ambientes acuáticos

La distribución del oxígeno en cuerpos de agua naturales está determinada por diversos procesos tanto físicos como biológicos. Algunos de los procesos más importantes que afectan directamente la dinámica del oxígeno en los sistemas son:

1. La generación de oxígeno en la capa trofógena (capa de producción) por producción fotosintética como resultado de la fotólisis del agua, cuya ecuación general es:



es importante señalar que la misma ecuación en el sentido inverso representa la respiración aeróbica, que sucede tanto en la capa trofógena como en la trofólítica (donde la fotosíntesis ya no ocurre, pero la respiración sí. La frontera entre las zonas trofógena y trofólítica es la profundidad de compensación de la fotosíntesis) (Horne y Goldman 1994).

La actividad fotosintética está estrechamente ligada a las diferencias en la penetración de luz en los sistemas, al tipo de organismos fotosintéticos (macrófitas sumergidas, fitoplancton) y a la suma de condiciones que afectan su desarrollo.

2. Entrada de O_2 al sistema por intercambio con la atmósfera, *e.g.*, las variaciones en la temperatura del agua (a mayor temperatura, menor solubilidad); en la altitud del cuerpo de agua (a menor presión atmosférica, menor solubilidad) y salinidad, dado que puede haber entrada de minerales solubles o aumento de la concentración de minerales a consecuencia de evaporación en la cuenca (a mayor salinidad, disminuye la concentración de oxígeno). La difusión del oxígeno a través de la interfase aire-agua puede incrementar o disminuir las concentraciones en la columna de

agua (Caffrey 2003) y las tasas de difusión son, a su vez, dependientes de la velocidad del viento (Marino y Howarth 1993).

3. Consumo de oxígeno por respiración aeróbica. Es importante considerar que existen diferencias en la magnitud de la actividad respiratoria entre los integrantes de la comunidad biótica (plantas, animales y microorganismos, Geider y Osborne 1989, Brown *et al.* 2004).

4. Entrada de grandes cantidades de materia orgánica oxidable al sistema, sobre todo descargas de desechos de actividades humanas por ríos y drenajes (*e.g.*, Nixon 1995)

Como hemos visto, los flujos de oxígeno en los sistemas acuáticos pueden estar dirigidos tanto por los mecanismos físicos que afectan a los cuerpos de agua, como por los organismos que los habitan. La actividad de este componente biológico, sobre todo en términos de la producción primaria y de la respiración comunitaria, ha sido un tema de gran interés en el estudio de los ambientes acuáticos. A través del seguimiento de la evolución de oxígeno disuelto, utilizando tanto el método de evolución de oxígeno en incubaciones en botellas claras y oscuras (Wetzel y Likens 1991) como el método de curvas diurnas en la columna de agua (Odum y Hoskin 1958), se ha estimado la producción primaria bruta (PB), la respiración comunitaria (R) y la producción neta (PN) desde los primeros pasos de los estudios limnológicos; estos parámetros son indicadores útiles para evaluar las condiciones tróficas de los sistemas acuáticos (Caffrey 2003).

Producción bruta, producción neta y respiración

El término producción primaria corresponde a la síntesis de materia orgánica realizada por los organismos autótrofos por unidad de tiempo. Se expresa en cantidad de carbono incorporado u oxígeno liberado o biomasa formada por unidad de tiempo y de superficie o volumen ($\text{mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$, $\text{gC m}^{-2} \text{día}^{-1}$, $\text{mlO l}^{-1} \text{h}^{-1}$, etc.; Jacques 1970 en Barreiro y Signoret 1999). También puede definirse como la derivada de la biomasa con respecto al tiempo, o sea, la tasa instantánea de cambio de la biomasa en el tiempo (Maestrini *et al.* 1993). La producción nueva es aquella que se deriva de una fertilización alóctona de nutrientes, en particular los nitratos (NO_3), como sucede en una surgencia (Barreiro y Signoret 1999). También corresponde, en un sistema en estado estacionario, a la

producción que es exportada hacia fuera del sistema. Este concepto, fundamentalmente desarrollado para procesos oceánicos, equivale a la producción neta (PN), que corresponde a la materia orgánica nueva formada por los autótrofos y que está disponible para los consumidores, se expresa como:

$PN = \text{Producción bruta} - \text{Respiración.}$

La respiración (R) corresponde a la cantidad de materia y energía que es consumida por los productores para su propio metabolismo, se expresa como:

$R = \text{producción bruta} - \text{producción neta.}$

En el mismo sentido, la producción bruta (PB) corresponde a toda la materia orgánica formada por los autótrofos, es decir la producción neta más la respiración.

Metabolismo comunitario

El metabolismo comunitario de los sistemas lénticos considera básicamente la producción primaria, la respiración, la relación entre estos parámetros y la estructura comunitaria (Odum 1972). El fitoplancton es el principal productor primario en el mundo y constituye la base de las redes tróficas en la mayoría de los sistemas acuáticos. Las variables más importantes que determinan su desarrollo son la cantidad y calidad de luz, la temperatura, diversos nutrientes (amonio, nitrito, nitrato, fosfato, silicato) y cierto grado de turbulencia que contrarreste la tendencia al hundimiento y facilite la presencia regular de la comunidad dentro de la capa fótica (Gatusso *et al.* 1998, Khan y Ansari 2005).

Por otro lado, los principales respiradores de los sistemas acuáticos son el fitoplancton y la comunidad bacteriana (Schwaerter *et al.* 1988 y Jensen *et al.* 1990), estos componentes de la comunidad mantienen complejas relaciones ecológicas entre sí, por ejemplo, el metabolismo bacteriano depende importantemente de la utilización de los productos extracelulares de origen fotosintético (Larsson y Hagström 1979).

Debido a que el oxígeno es producto del proceso fotosintético y es consumido por respiración, en los ambientes acuáticos las concentraciones de oxígeno muestran un patrón diurno característico

con concentraciones que van en incremento desde las primeras horas de luz hasta la mitad de la tarde, mientras la fotosíntesis predomina sobre la respiración. Posteriormente, las concentraciones de oxígeno disminuyen cuando avanza la tarde y decrecen las tasas fotosintéticas, así como por la noche, cuando la fotosíntesis no ocurre pero la respiración sí (Odum 1972).

El estudio de la variación en el espacio y en el tiempo de la producción y la respiración es de gran utilidad para entender la dinámica metabólica de las comunidades acuáticas. El metabolismo es una complicada red de reacciones bioquímicas mediadas por enzimas y que regulan las concentraciones de sustratos, productos y las tasas a las cuales ocurren las reacciones. Si bien una vasta mayoría de individuos utiliza la misma bioquímica básica, las tasas de adquisición de recursos, transformación y asignación de los mismos, presentan una alta variabilidad (Brown *et al.* 2004).

Se ha postulado que factores como la dinámica de nutrientes, la concentración de pigmentos fotosintéticos, la irradiancia solar, la entrada de compuestos orgánicos o el tiempo de residencia del agua de los cuerpos de agua pueden también ser controladores importantes de las tasas metabólicas (D'Avanzo *et al.* 1996, Kemp *et al.* 1997, Smith y Hollibaugh 1997).

Para entender el metabolismo de los ecosistemas, en años recientes se han elaborado amplios estudios interdisciplinarios (dirigidos principalmente por enfoques biogeoquímicos), entre los que destaca la propuesta de la teoría metabólica de la Ecología (Brown *et al.* 2004), basada en la bioquímica universal de la energía metabólica de los seres vivos. El efecto de dos factores principales sobre las tasas metabólicas está sintetizado en esta propuesta: el tamaño corporal y la temperatura.

Mientras se incrementa el tamaño corporal, la tasa metabólica decrece porque hay menos complejos moleculares para la fotosíntesis o el metabolismo, por unidad de biomasa. Las tasas metabólicas o fotosintéticas decrecen con el exponente de $3/4$ de la masa de los organismos dadas las restricciones de tener que distribuir nutrientes y sustratos a través de una red de ramificaciones fractales que crecen en complejidad al aumento de tamaño. La tasa metabólica también varía con la temperatura, de acuerdo con su conocido efecto sobre la velocidad de las reacciones químicas. La combinación de estas relaciones ha originado una expresión general que describe las relaciones

metabólicas (de prácticamente todos los organismos) de acuerdo con la temperatura y el tamaño corporal, ésta es:

$$B = b_0 M^{3/4} e^{-E/kT}$$

donde B es la tasa metabólica, b_0 es una constante independiente de la masa del organismo y de la temperatura, M es la masa del organismo, y el exponente $3/4$ refleja la red de distribución fractal de suministro de recursos a las células en el organismo (añade una 4ª dimensión de análisis a un organismo tridimensional). El factor de Boltzman, $e^{-E/kT}$, describe la dependencia con la temperatura de la tasa metabólica, donde E es el promedio de energía de activación del metabolismo o de la fotosíntesis y k es la constante de Boltzman, $8.62 \times 10^{-5} \text{ eV K}^{-1}$. La expresión provee una forma de sumar las actividades fotosintéticas y respiratorias de comunidades ecológicas enteras.

Planteamiento del trabajo

Si bien, la limnología tropical ha tenido gran desarrollo en el sentido de la definición de la estructura de los ecosistemas y su relación con parámetros ambientales, todavía se requiere de mucho trabajo interdisciplinario para comprender las interacciones ecológicas de las comunidades que los pueblan, el metabolismo de las mismas y las redes biogeoquímicas que operan en ellos.

El presente trabajo forma parte del proyecto “Estudio integral del embalse de Valle de Bravo para su manejo sustentable: un marco científico aplicable a los cuerpos de agua eutrofizados del país” que ha sido financiado por el fondo sectorial SEMARNAT-CONACYT a través del proyecto SEMARNAT-2002-C01-1125 y está dedicado al entendimiento integral de los procesos (físicos, biogeoquímicos y ecológicos) que operan en el embalse de Valle de Bravo. En el presente trabajo se exploran, en particular, aquellos que tienen mayor influencia en la producción primaria.

Como ya se ha mencionado, la eutrofización del embalse de Valle de Bravo se ha ido registrando desde 1992 (Olvera-Viascán *et al.* 1998); localmente, el atractivo paisajístico de la zona se ha ido deteriorando así como las actividades (recreativas, económicas) asociadas al lago.

El deterioro de la calidad del agua en este reservorio es un tema de gran relevancia para el país y consiste un reto en términos de saneamiento y abasto de agua potable ya que los recursos hídricos de la zona central tienen como destino principal a la Ciudad de México (megaurbe de ~ 20 millones de habitantes, situada a una altitud de 2240 msnm).

Dado que se ha considerado que la medida de la producción primaria es el mejor indicador para determinar la eutrofización de los sistemas (Goldman 1988), se plantea evaluar la producción primaria y la respiración comunitaria del embalse a través de la evolución y el consumo de oxígeno disuelto en incubaciones *in situ*, método que ha mostrado gran eficiencia en sistemas de alta productividad (Wetzel y Likens 1991, Zhang *et al.* 2002), como Valle de Bravo.

Dado que los balances metabólicos de la comunidad entera, o bien, los cambios en el equilibrio entre la producción primaria y la respiración de la comunidad, son el resultado de procesos fisiológicos y ecológicos a diferentes escalas -que involucran tanto a la comunidad biótica como a las características hidrológicas propias de los sistemas-, se analizará la variación espacial y temporal de la producción primaria bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) en 4 estaciones de muestreo en el embalse de Valle de Bravo, durante un ciclo anual y en relación con otros parámetros limnológicos.

Objetivos

Objetivo general

Estudiar la variación espacial y temporal de la producción bruta, la respiración y la producción neta mediante la dinámica del oxígeno en el embalse de Valle de Bravo

Objetivos particulares

- Utilizar las variaciones en la dinámica del oxígeno para determinar la producción bruta (PB), la respiración (R), la producción neta (PN) a escala *quasi*-mensual durante un ciclo anual
- Estudiar las variaciones espaciales de PB, R y PN en los ejes horizontal y vertical
- Estudiar las variaciones de PB, R y PN en el tiempo para estimar el balance metabólico neto del embalse
- Estimar la biomasa fitoplanctónica a través de la concentración de clorofila-*a* en la superficie, epi e hipolimnion del embalse
- Examinar los factores de mayor influencia en la producción primaria y en la respiración del embalse de Valle de Bravo durante el periodo de estudio
- Comparar los resultados obtenidos con los de otros sistemas

Área de estudio

El territorio municipal de Valle de Bravo se localiza al poniente del Estado de México, entre las coordenadas geográficas: 99° 57' 34" y 100° 15' 54" de longitud oeste, y entre 19° 04' 37" y 19° 17' 28" de latitud norte.

El embalse de Valle de Bravo fue construido en 1947 como parte del Sistema Hidroeléctrico "Miguel Alemán"; las presas que lo conformaban ahora son parte del Sistema Hidráulico Cutzamala, cuyo manejo está a cargo de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA) y tiene como fin el abastecimiento de agua potable a la zona metropolitana de la Ciudad de México y a la ciudad de Toluca en el Estado de México. El Sistema Cutzamala es el sistema hidráulico más importante del centro del país, aporta $16 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (SARH 1987), beneficia a 5 millones de habitantes del Distrito Federal y el Estado de México y se estima que el suministro puede incrementarse en los años siguientes hasta $19 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (CONAGUA, SEMARNAT 2008).

La Presa Valle de Bravo, al aportar el 38% del agua total del Sistema (SARH 1987), es la más grande y relevante del mismo; además, su belleza escénica ha permitido un desarrollo turístico muy relevante para la región. El clima es templado subhúmedo y semicálido, con lluvias en verano que alcanzan entre los 1000 a 1300 mm al año. El embalse está rodeado de bosques de pino-encino, vegetación secundaria, zonas agrícolas y un creciente desarrollo urbano (INEGI 2000).

El embalse tiene una profundidad promedio de 21 m y está situado a una altura de 1830 msnm, ocupando una superficie de 18.55 km^2 . Tiene una longitud máxima de 7.3 km y una anchura máxima de 6.3 km con una capacidad de almacenamiento de $4.57 \cdot 10^8 \text{ m}^3$. Las entradas más importantes de agua son a través de la lluvia y por los ríos Amanalco, Molino, González, Tizates y Carrizal (Figura 1.). Las salidas de agua son la evaporación y la extracción de agua por la cortina, donde el embalse presenta su profundidad máxima ($\sim 32 \text{ m}$). El embalse presenta un particular régimen de viento fuerte diurno (12:00 a 18:00 h) de dirección noreste (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.* en prensa).

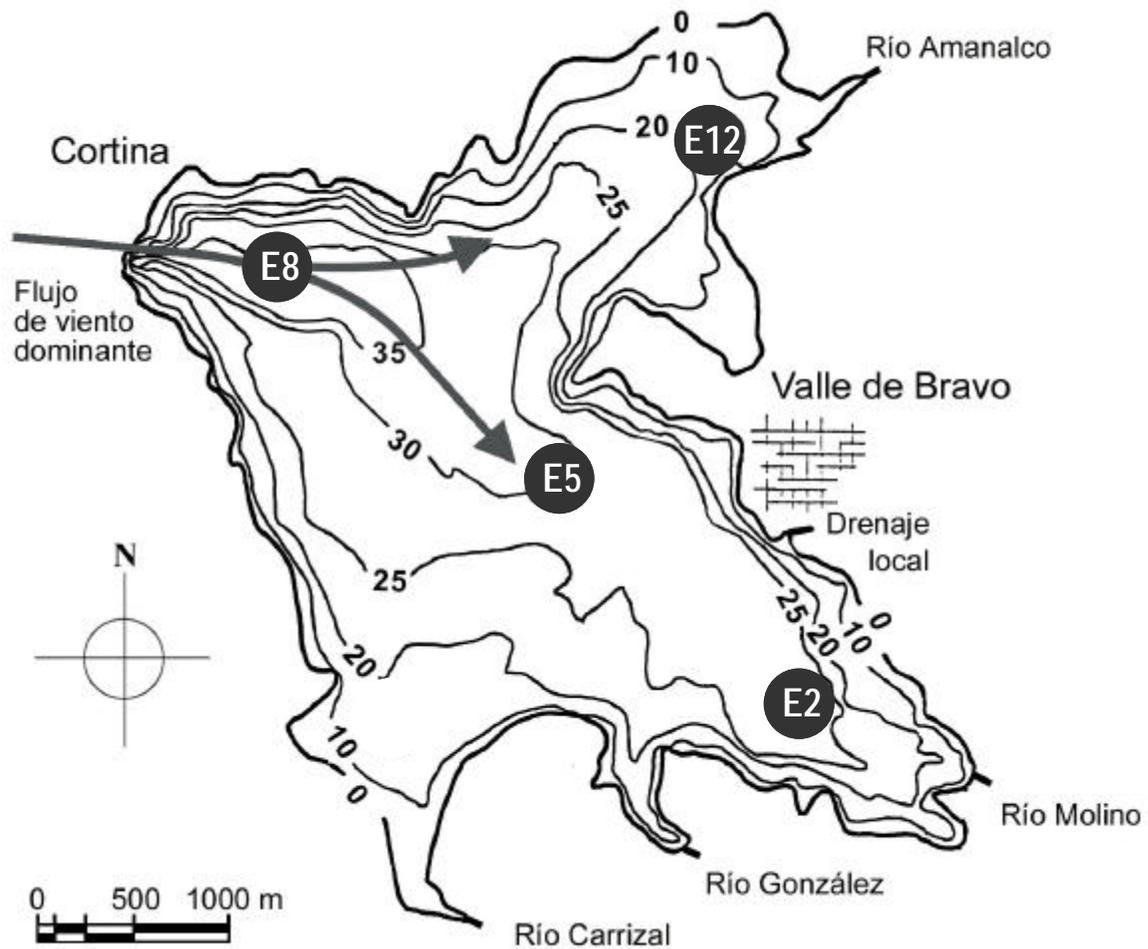


Figura 1. Embalse de Valle de Bravo, Edo. de México. Localización de la zona urbana, la cortina del embalse, los afluentes principales y el drenaje local. Se muestran también la batimetría (profundidades por debajo del nivel máximo del embalse) y la dirección del flujo de viento dominante durante el día. Los círculos muestran la localización de las estaciones de muestreo correspondientes al presente estudio (Modificada de Monroy 2004).

Este embalse ha sido clasificado como un cuerpo de agua cálido monomítico (Monroy 2004, Merino-Ibarra *et al.* en prensa). Durante el periodo de estratificación se observan una termoclina y una oxiclina bien definidas: de marzo a abril entre los 6 y 12 m, y entre 8 y 12 m de mayo a octubre, con un hipolimnion anóxico (Monroy 2004, Murueta 2006). El periodo de circulación ocurre entre noviembre y marzo, meses donde la concentración de oxígeno disuelto es aproximadamente homogénea en toda la columna de agua.

A través de estudiar la transparencia del agua (profundidad de Secchi) y las concentraciones de clorofila-a y de coliformes totales, se ha postulado que este embalse pasó de ser un sistema oligotrófico (1980) a mesotrófico en 1987 y posteriormente a eutrófico desde 1992 (Olvera-Viascán 1998).

A continuación se describen algunos de los hallazgos recientes -en el marco del proyecto del estudio integral de Valle de Bravo- que son de utilidad en la comprensión de las particularidades del embalse:

a. A diferencia de otros sistemas de alta producción, VB es un cuerpo de agua en altitud que tiene importante influencia del viento. La acción del viento fuerte diurno parece impulsar el intercambio de agua más allá de la capa de mezcla, entre el epi y el hipolimnion; estos movimientos definen una característica muy particular en este cuerpo de agua, que es el calentamiento gradual del hipolimnion durante el periodo de estratificación (Merino-Ibarra *et al.* en prensa). Monroy (2004) encontró que el viento genera una onda interna estacionaria que podría inducir pequeños eventos de mezcla durante la estratificación.

b. El estudio de la abundancia de zooplancton y su relación con los parámetros físicos del embalse en el periodo de noviembre-2004 a octubre-2005 llevó a Nandini *et al.* (en prensa) a plantear que los mecanismos que inciden localmente en el embalse (como lo son extracciones e inyecciones de agua en la cortina o entrada de descargas con alto contenido de materia orgánica), afectan al sistema en su conjunto.

c. A través del análisis del registro sedimentario, Carnero (2008) ha reconstruido la historia trófica del embalse, las fluctuaciones en el carbono, nitrógeno, fósforo y manganeso en el tiempo han sido de gran utilidad para señalar alternancias entre periodos de baja y alta producción en el tiempo. Entre estos periodos, Ramírez-Zierold (en elaboración) estudió una serie de tiempo (2002 - 2004) en la que el lago mostró una gran capacidad de exportación de materia hacia fuera de la zona fótica, lo cual es característico de sistemas muy productivos. En este trabajo analiza con detalle los flujos de N y de P en el sistema, sus resultados previos pueden encontrarse en Ramírez-Zierold *et al.* (2005, 2007).

Métodos

Muestreo

En el embalse de Valle de Bravo se realizaron muestreos con frecuencia de 28 días en cuatro diferentes estaciones o puntos de muestreo (E2, E5, E8 y E12; ver Figura 1) en el periodo comprendido entre agosto de 2006 y agosto de 2007. Adicionalmente a la metodología utilizada en el presente trabajo (incubaciones *in situ* de botellas claras y oscuras) se realizó en cada estación el muestreo sistemático del proyecto integral del estudio de Valle de Bravo (que viene realizándose de 2001 a la fecha) que enmarca al presente trabajo, donde es recabada información en cada punto de muestreo sobre la variación vertical de: la temperatura, concentración y saturación de oxígeno, pH y potencial redox. Cada estación fue explorada en dos momentos durante el día (mañana y tarde). También se toman muestras para determinar la densidad y la diversidad de fitoplancton y zooplancton, concentración de clorofila-*a* y nutrientes. Además del nivel máximo del lago, profundidad de Secchi, movimientos de la termoclina e influencia del viento en la circulación del mismo.

A continuación se encuentran detallados los métodos y los instrumentos utilizados específicamente para el trabajo de esta tesis.

Muestras de agua

Para estudiar el fitoplancton y determinar concentraciones de clorofila-*a* y nutrientes, en cada estación se tomaron muestras de agua de superficie y de diferentes profundidades (1, 2, 4, 6, 8 y 12 m) con una botella tipo Niskin en dos momentos del día (mañana y tarde).

Temperatura y oxígeno disuelto

Se realizó un monitoreo en cada metro de la columna de agua de temperatura (°C), concentración de oxígeno disuelto (mg L⁻¹) y del porcentaje de saturación del gas en cada capa con una sonda multiparamétrica marca Yellow Springs Instruments, modelo 6600.

Producción y consumo de oxígeno disuelto

Las tasas de producción primaria neta (PN), producción bruta (PB) y respiración (R), fueron determinadas de acuerdo con el método propuesto por Wetzel y Likens (1991):

$$\text{Respiración} = \mathbf{O_i} - \mathbf{O_o}$$

$$\text{Producción neta} = \mathbf{O_c} - \mathbf{O_i}$$

$$\text{Producción bruta} = (\mathbf{O_c} - \mathbf{O_i}) + (\mathbf{O_i} - \mathbf{O_o}) = \mathbf{O_c} - \mathbf{O_o}$$

donde: $\mathbf{O_i}$: concentración de oxígeno inicial

$\mathbf{O_o}$: concentración de oxígeno tras la incubación oscura

$\mathbf{O_c}$: concentración de oxígeno tras la incubación clara

Por convención y para sugerir consumo de oxígeno se utilizó signo negativo en los valores de respiración, es decir, el cálculo fue: Respiración = $\mathbf{O_o} - \mathbf{O_i}$.

Estas tasas de producción y de consumo de oxígeno fueron determinadas según el método de botellas claras y oscuras incubadas *in situ* (Vollenweider 1974, Wetzel y Likens 1991). Las botellas fueron incubadas en un lapso entre 4 y 6 h (horas-luz) a las profundidades: 0, 1, 2, 4, 6 y 8 m (por triplicado en cada profundidad: tres tomas de agua a cada profundidad y de cada una de ellas resulta una muestra inicial, una muestra para la incubación clara y una para la oscura; es decir se incuban por profundidad tres botellas claras y tres oscuras). Para las incubaciones bajo luz se utilizaron botellas de vidrio translúcido mientras que las botellas para la incubación oscura fueron totalmente aisladas de la luz.

La concentración inicial de oxígeno fue determinada en botellas similares, inmediatamente después de colectar el agua. Fueron fijadas con sulfato manganoso y yoduro alcalino tal como se haría posteriormente con las botellas claras y oscuras después de la incubación. 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).

Respiración aeróbica afótica (RAA)

En el periodo de noviembre a marzo se extendió el análisis de consumo de oxígeno (incubaciones oscuras) hacia toda la columna de agua, dado que había disponibilidad de oxígeno. Las incubaciones se extendieron frecuentemente hasta 1 ó 2 m antes del fondo con el fin de evitar el consumo de oxígeno asociado a los sedimentos.

Integración vertical de la producción

Después de calcular las tasas de producción y consumo de oxígeno en las diferentes profundidades muestreadas (cuyas unidades son $\text{gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$), se realizaron integraciones verticales para obtener tasas de evolución y consumo de oxígeno por unidad de área ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$); para calcular estos valores se calculó el producto de la tasa media (de producción o consumo de oxígeno) de dos profundidades adyacentes por el ancho (m) de la capa que representan, posteriormente se realizó una suma de estos productos para representar la producción de toda la capa de producción en un m^2 . Es importante señalar que el límite de la profundidad a integrar correspondió a la profundidad donde la PB era igual a cero, esta profundidad varió entre muestreos (entre 4 y 8 m) y corresponde al punto de compensación de la fotosíntesis, debajo de este punto ya no hay producción neta de oxígeno, sólo respiración.

Determinación de clorofila- a

Se realizaron filtraciones de agua en cuatro estratos: superficie, 1 m, epilimnion (muestras integradas de 1 a 8 m de profundidad) e hipolimnion (de 12 m hacia el fondo). El filtrado fue realizado en filtros de nitrocelulosa de $0.45 \mu\text{m}$ de tamaño de poro. Para la extracción del pigmento se añadieron 5 ml de acetona 90% a cada muestra; estos filtrados fueron conservados en oscuridad y en refrigeración un lapso entre 24 y 36 h; y posteriormente fueron centrifugados 15 min a 4500 rpm.

Para determinar la concentración de clorofila-*a* se utilizó un espectrofotómetro ELY-2000 (Elyptica instruments), donde se realizaron lecturas a 750 nm como corrección de turbidez y lecturas a las longitudes de onda de 664, 647 y 630 nm para determinar la concentración de *clorofila- a* con base a las ecuaciones de Jeffrey y Humpfrey (1975):

$$\text{clorofila- } a \text{ (mg m}^{-3}\text{)} = \frac{11.8 A_{664} - 1.54 A_{647} - 0.08 A_{630} (v)}{V (l)}$$

donde:

A = absorbancia a la longitud de onda indicada como subíndice

v = volumen del solvente (ml)

V = volumen de agua filtrado (l)

l = paso óptico de la celda (cm)

Nutrientes

Las muestras de agua utilizadas para analizar el fósforo reactivo disuelto (FRD), según el método de Murphy y Riley (1962), el amonio según Solórzano (1969), el nitrato y el silicio reactivo disuelto (SRD), ambos mediante los métodos descritos por Strickland y Parsons (1972), fueron filtradas con filtros de nitrocelulosa Millipore™ de 0.22 μm y almacenadas en contenedores de polipropileno a una temperatura de -4°C aproximadamente. Para su análisis se utilizó un autoanalizador de flujo segmentado (SKALAR San-plus). La concentración de los nutrientes fue reportada en μmol L⁻¹ (Merino-Ibarra *et al.* en prensa).

Radiación solar

De acuerdo con la fecha y los tiempos de incubación, se cuantificó la cantidad de luz total recibida (W m⁻²) por las botellas claras durante el periodo de cada incubación. Los datos presentados son una medida relativa de la cantidad de energía (luz proveniente del sol) que recibió la superficie del lago en los diferentes momentos de muestreo. Las medidas fueron tomadas con la estación meteorológica marca Davies.

Cálculo de la densidad y el parámetro de estratificación

La densidad de las diferentes capas fue calculada con la ecuación internacional de estado del agua de mar determinada por la UNESCO (1981), que depende sólo de la temperatura, pero que puede utilizarse en sistemas que presenten valores de salinidad práctica entre 0 y 42:

$$\rho_0 = 999.842594 + 6.793952 \times 10^{-2}T - 9.09529 \times 10^{-3}T^2 + 1.001685 \times 10^{-4}T^3 - 1.120083 \times 10^{-6}T^4 + 6.536332 \times 10^{-9}T^5$$

El parámetro de estratificación, a su vez, fue calculado utilizando 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

z = profundidad en cada microcapa considerada

Análisis de datos

Las bases para el análisis de los datos contenidos en el presente trabajo fueron generadas en el programa Microsoft Office Excel (2003). Para graficar las secuencias espaciotemporales de temperatura y oxígeno disuelto se utilizó el programa Surfer 8.02 (Golden Software 2002). El algoritmo de triangulación con interpolación lineal y anisotropía variable (0.5-6) fue utilizado para describir horizontal/vertical de la separación de los datos.

Resultados

Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN)

La distribución vertical de la producción y la respiración en el eje vertical mostró cierta variación entre estaciones. La forma de los perfiles corresponde, en general, con la forma de la penetración de la luz en el agua, sobre todo durante los meses en que el embalse se encuentra estratificado. El límite vertical de la producción varió entre 4 y 8 m según el muestreo, siendo 6 m la moda estadística.

Es interesante notar que los perfiles no mostraron datos anómalos, lo cual confirma la utilidad del método y la eficacia de las estrategias utilizadas para reducir el riesgo de errores, en particular, dos de estas precauciones:

1. Evitar la contaminación con burbujas de aire en todo momento, particularmente cuando se llenan las botellas para preparar las incubaciones y,
2. Tomar muestras de agua por triplicado, así como preparar las incubaciones y titularlas por el método de Winkler, también por triplicado (ver Métodos). Los triplicados permiten recoger la variabilidad tanto natural (debida a la comunidad muestreada en cada botella) como la debida al manejo de muestras y a la determinación analítica.

A continuación se muestran los perfiles verticales de PB, PN y R ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) obtenidos a través del análisis de la producción y el consumo de oxígeno (Figuras 2 a 14). Se han mantenido las mismas escalas y su proporción en todo el conjunto de figuras, con la finalidad de facilitar la comparación visual directa de las diferencias y similitudes entre las diferentes estaciones y fechas estudiadas.

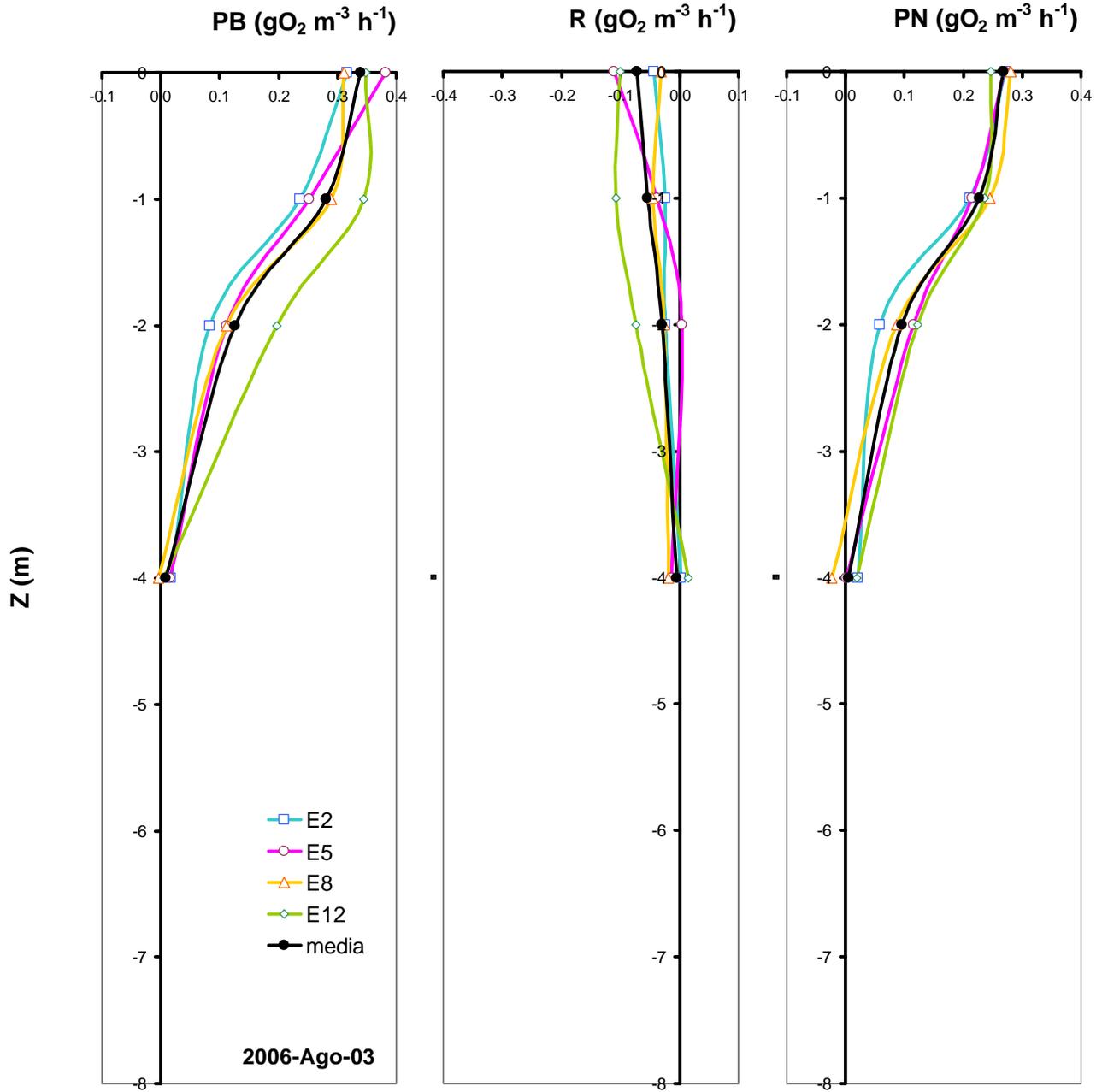


Figura 2. Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en las estaciones de muestreo (E2, E5, E8 y E12) y su media, obtenidas durante la incubación realizada el día 3 de agosto de 2006.

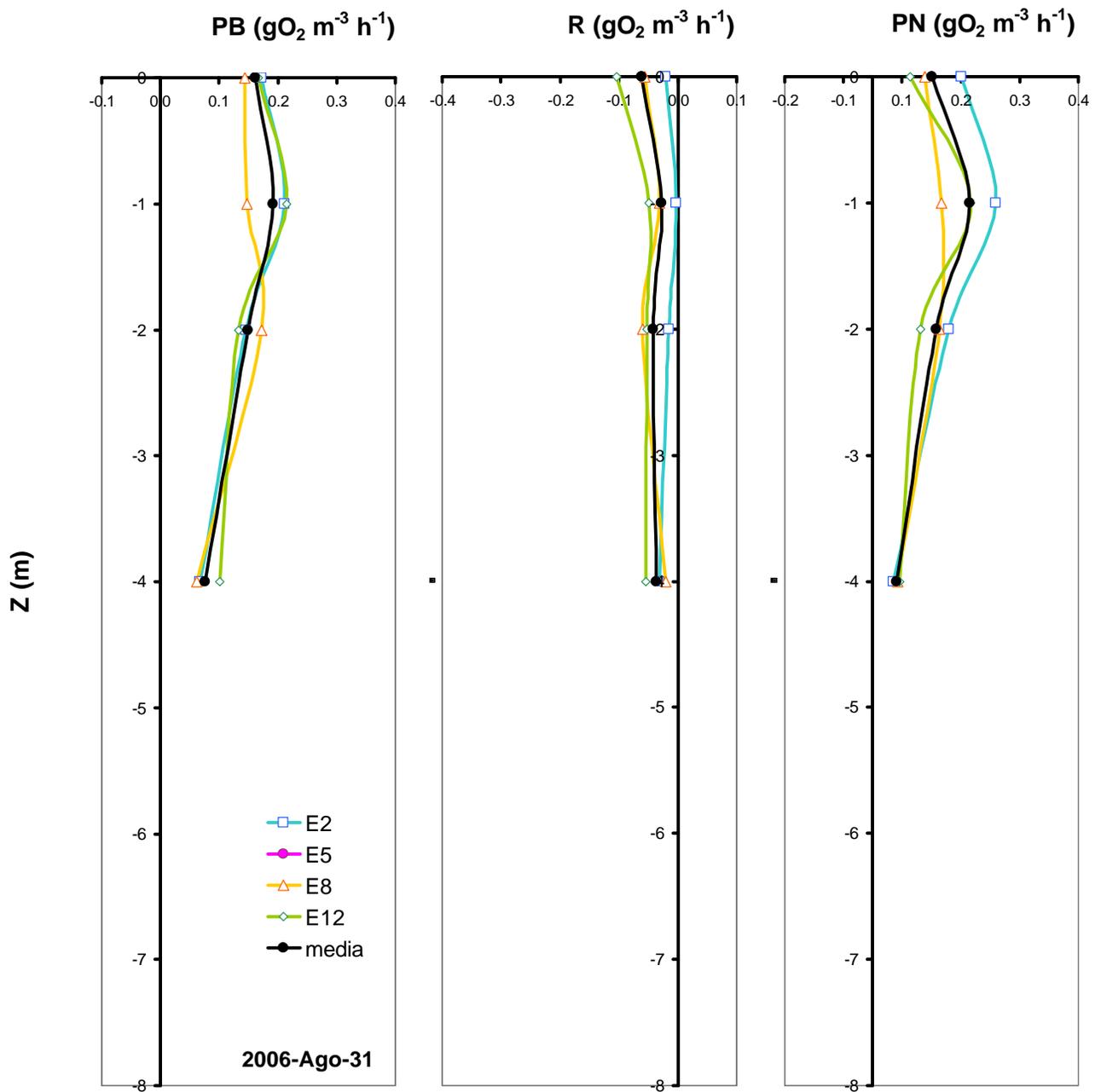


Figura 3. Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en las estaciones de muestreo (E2, E5, E8 y E12) y su media, obtenidas durante la incubación realizada el día 31 de agosto de 2006.

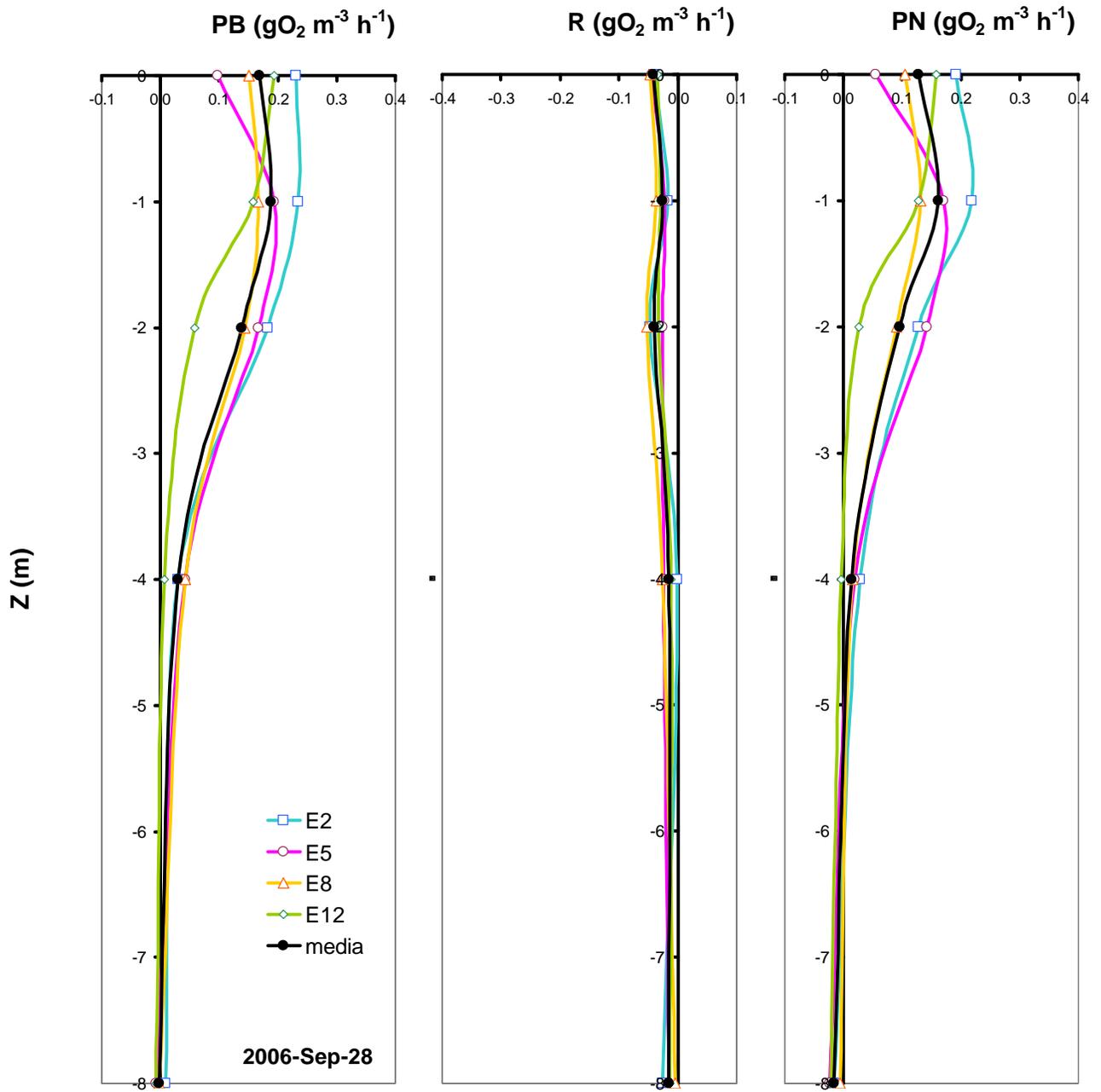


Figura 4. Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) (g O₂ m⁻³ h⁻¹) en las estaciones de muestreo (E2, E5, E8 y E12) y su media, obtenidas durante la incubación realizada el día 28 de septiembre de 2006.

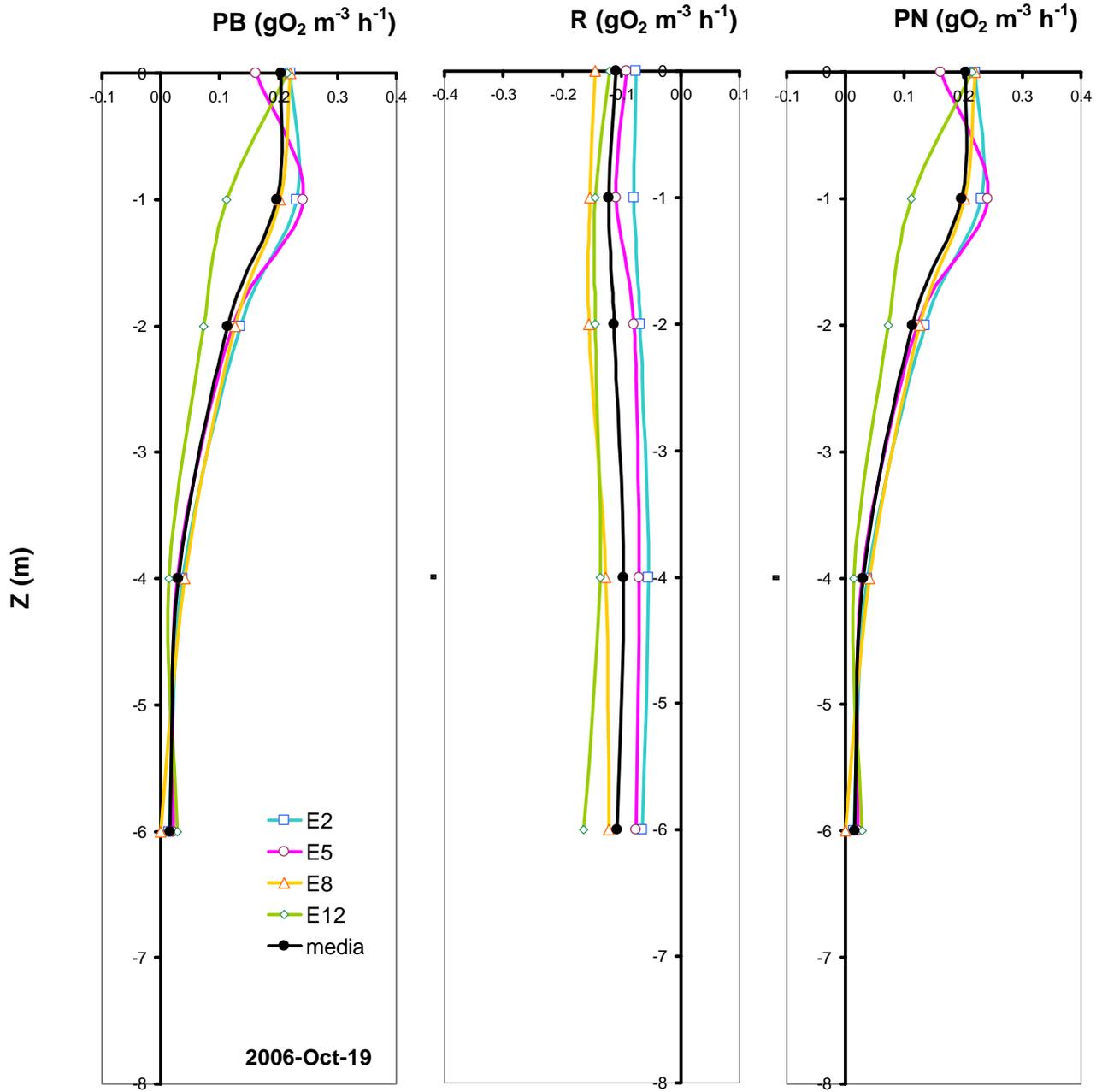


Figura 5. Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en las estaciones de muestreo (E2, E5, E8 y E12) y su media, obtenidas durante la incubación realizada el día 19 de octubre de 2006.

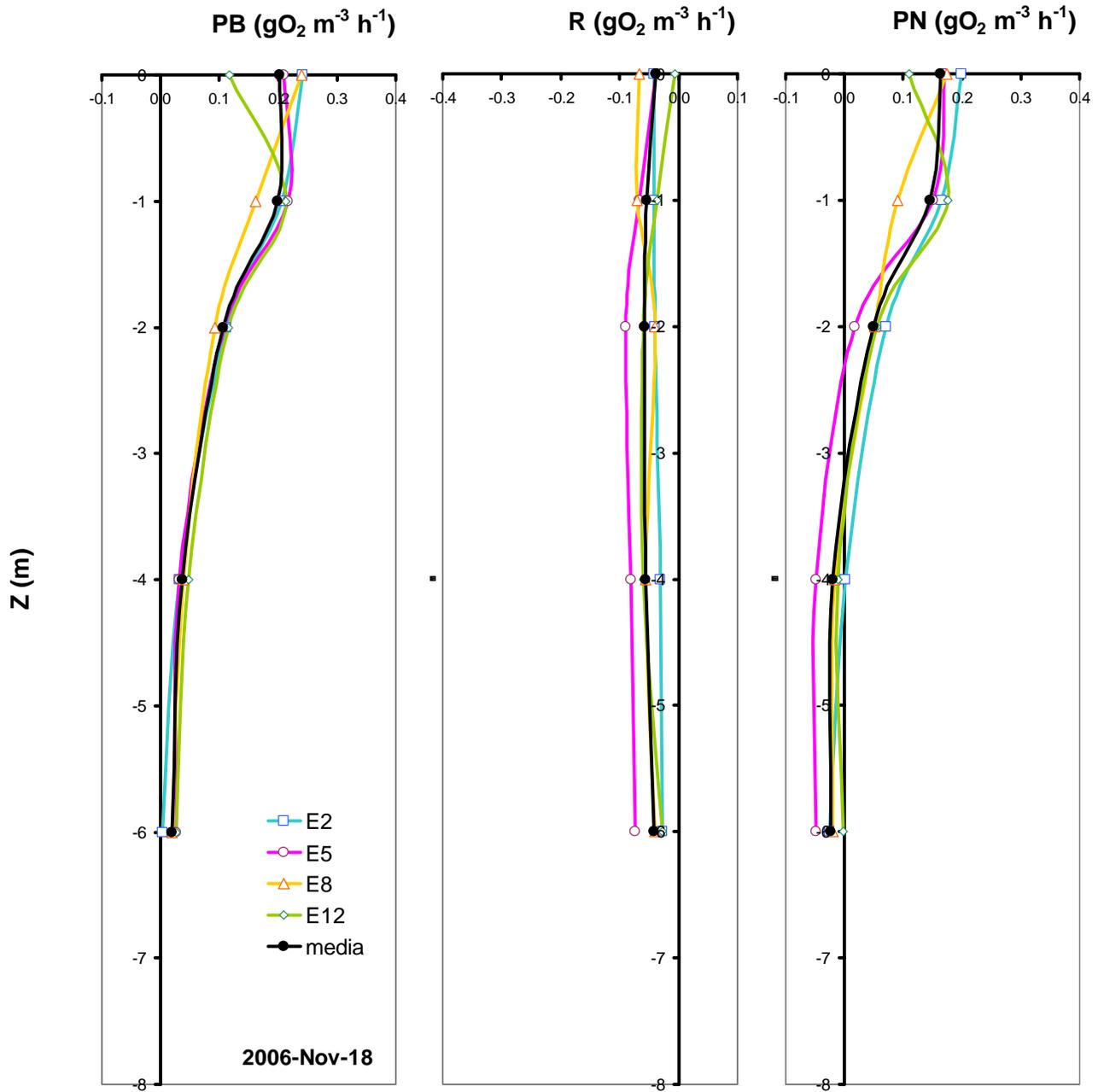


Figura 6. Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en las estaciones de muestreo (E2, E5, E8 y E12) y su media, obtenidas durante la incubación realizada el día 18 de noviembre de 2006.

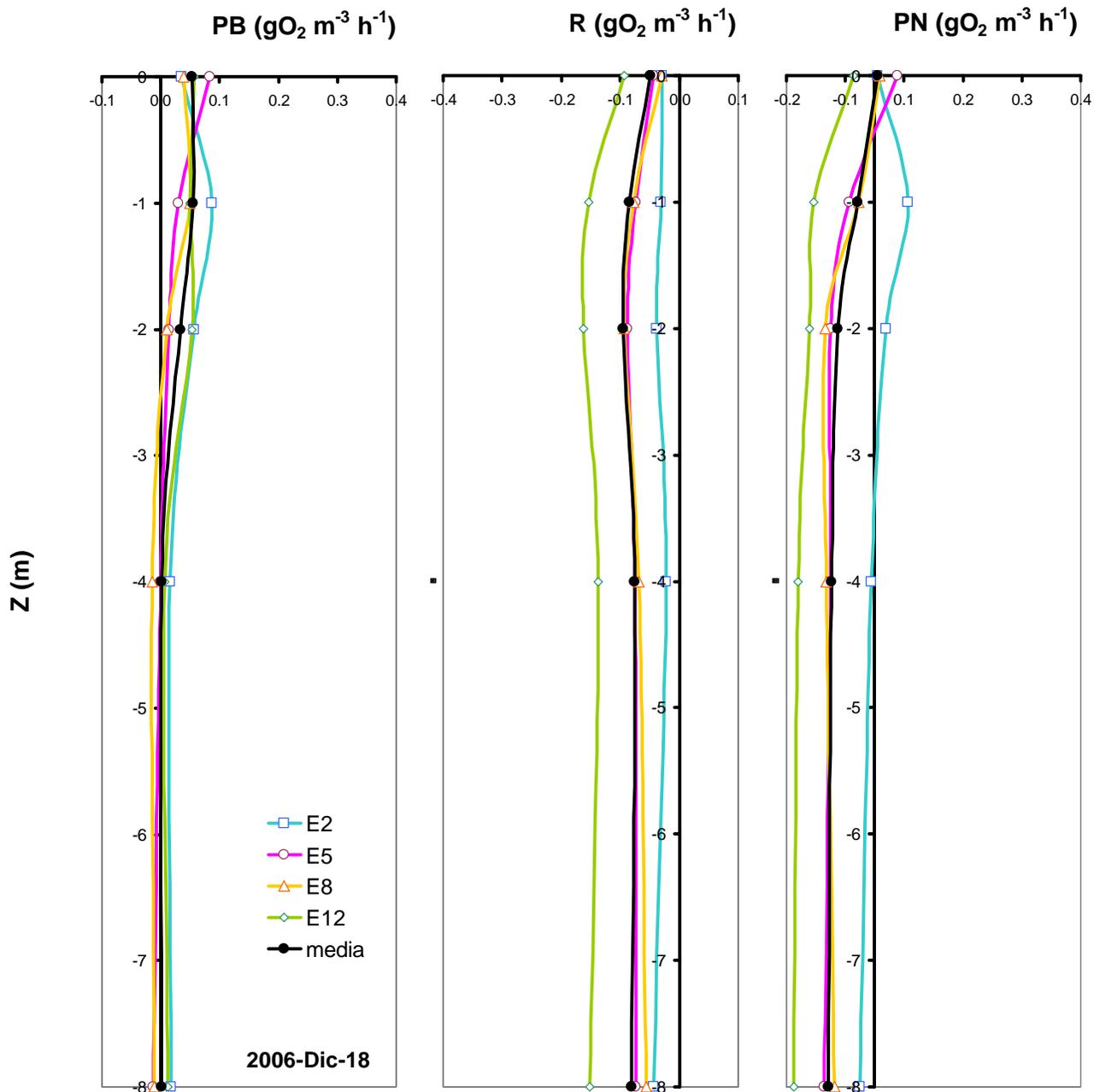


Figura 7. Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en las estaciones de muestreo (E2, E5, E8 y E12) y su media, obtenidas durante la incubación realizada el día 18 de diciembre de 2006.

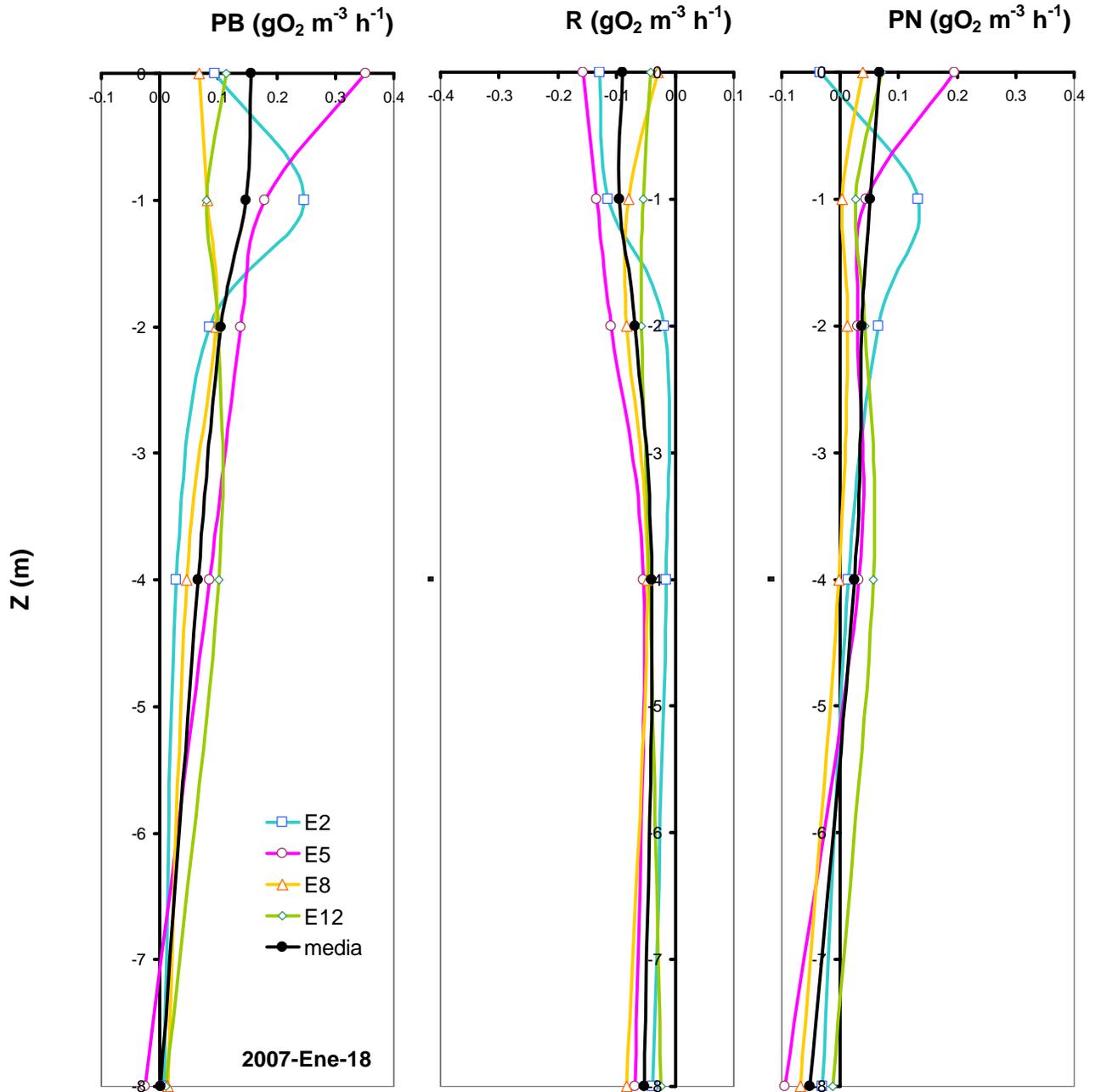


Figura 8. Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) (g O₂ m⁻³ h⁻¹) en las estaciones de muestreo (E2, E5, E8 y E12) y su media, obtenidas durante la incubación realizada el día 18 de enero de 2007.

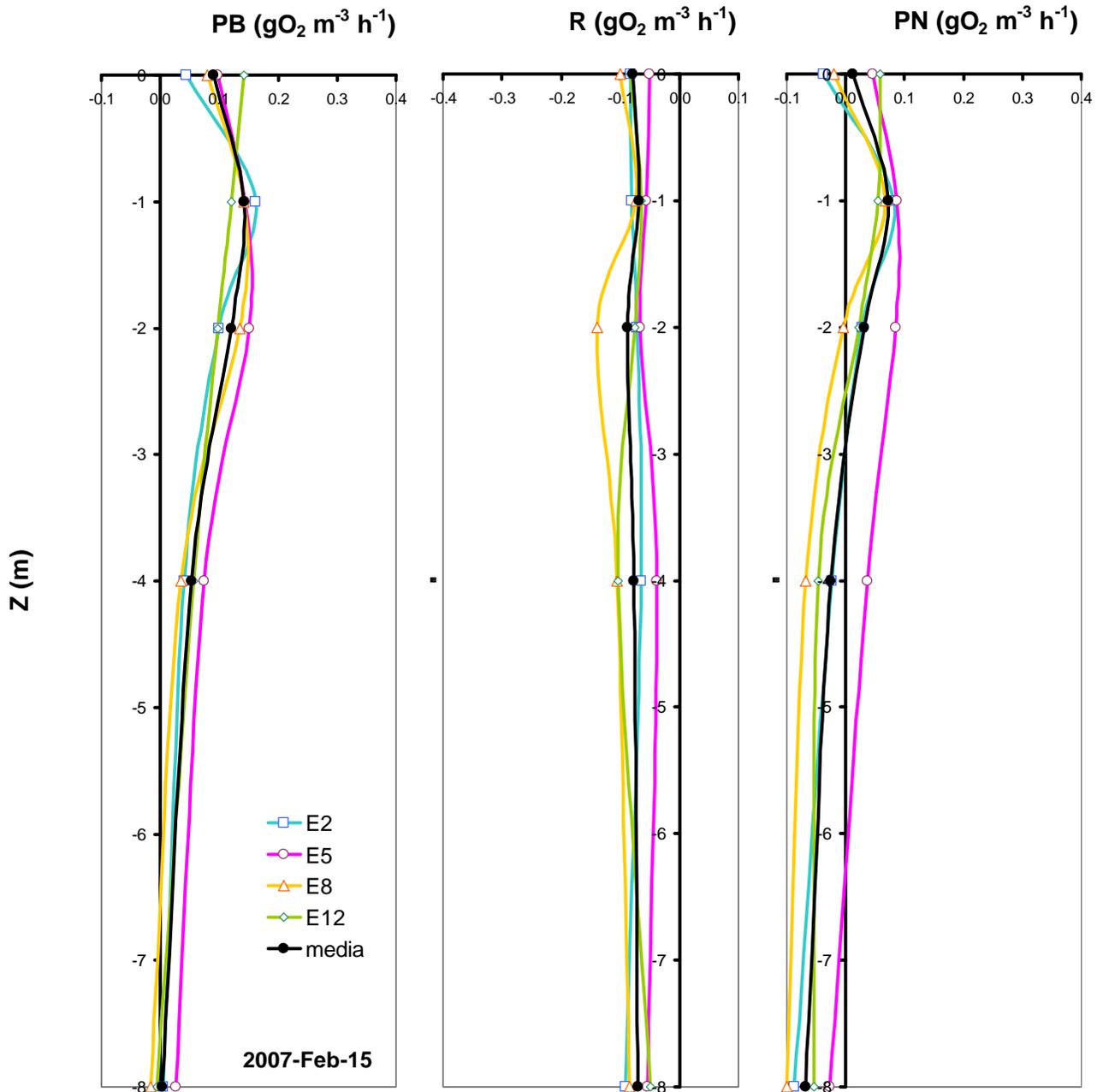


Figura 9. Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en las estaciones de muestreo (E2, E5, E8 y E12) y su media, obtenidas durante la incubación realizada el día 15 de febrero de 2007.

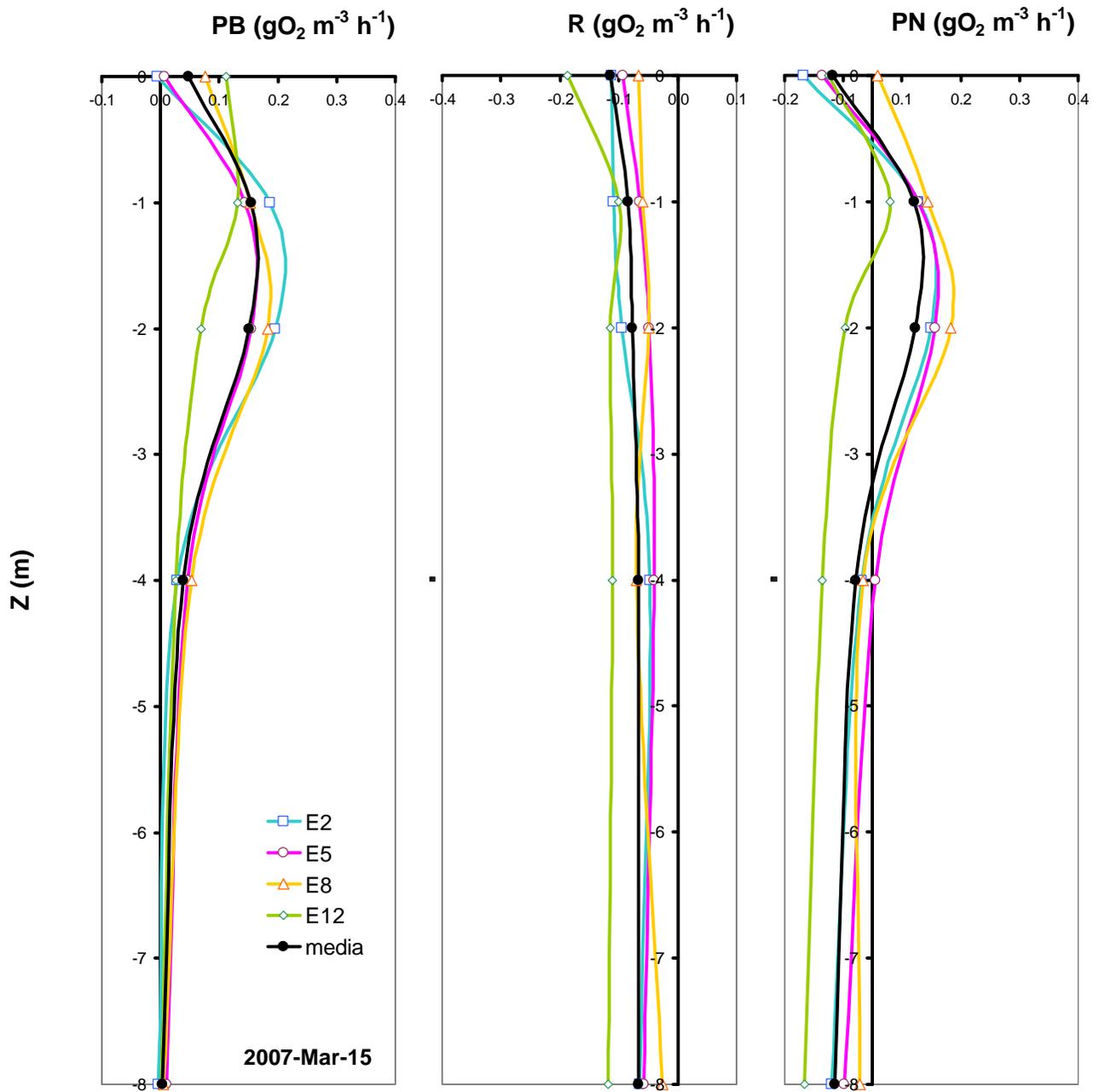


Figura 10. Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en las estaciones de muestreo (E2, E5, E8 y E12) y su media, obtenidas durante la incubación realizada el día 15 de marzo de 2007.

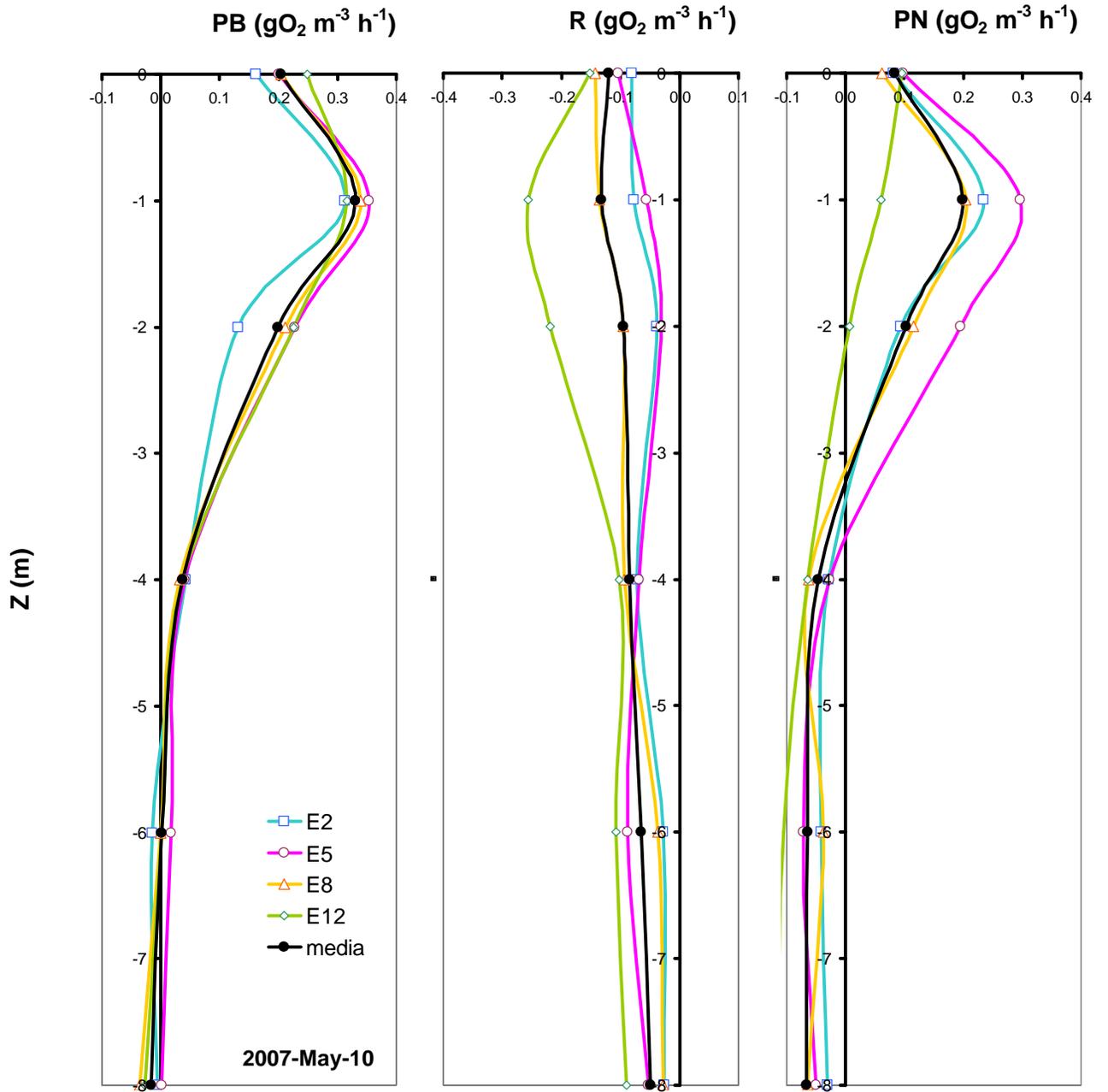


Figura 11. Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) ($\text{g O}_2 \text{m}^{-3} \text{h}^{-1}$) en las estaciones de muestreo (E2, E5, E8 y E12) y su media, obtenidas durante la incubación realizada el día 10 de mayo de 2007.

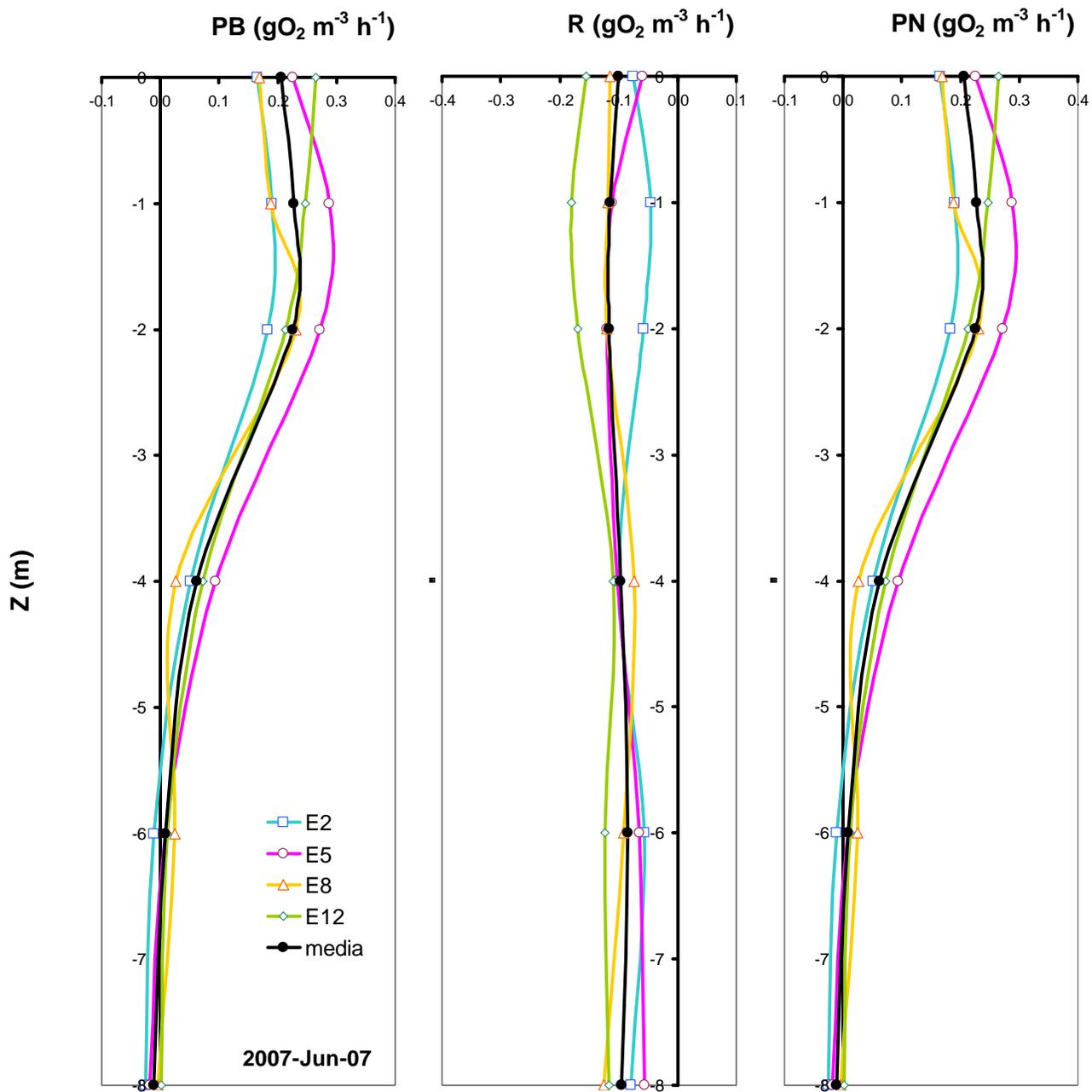


Figura 12. Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) ($\text{g O}_2 \text{m}^{-3} \text{h}^{-1}$) en las estaciones de muestreo (E2, E5, E8 y E12) y su media, obtenidas durante la incubación realizada el día 7 de junio de 2007.

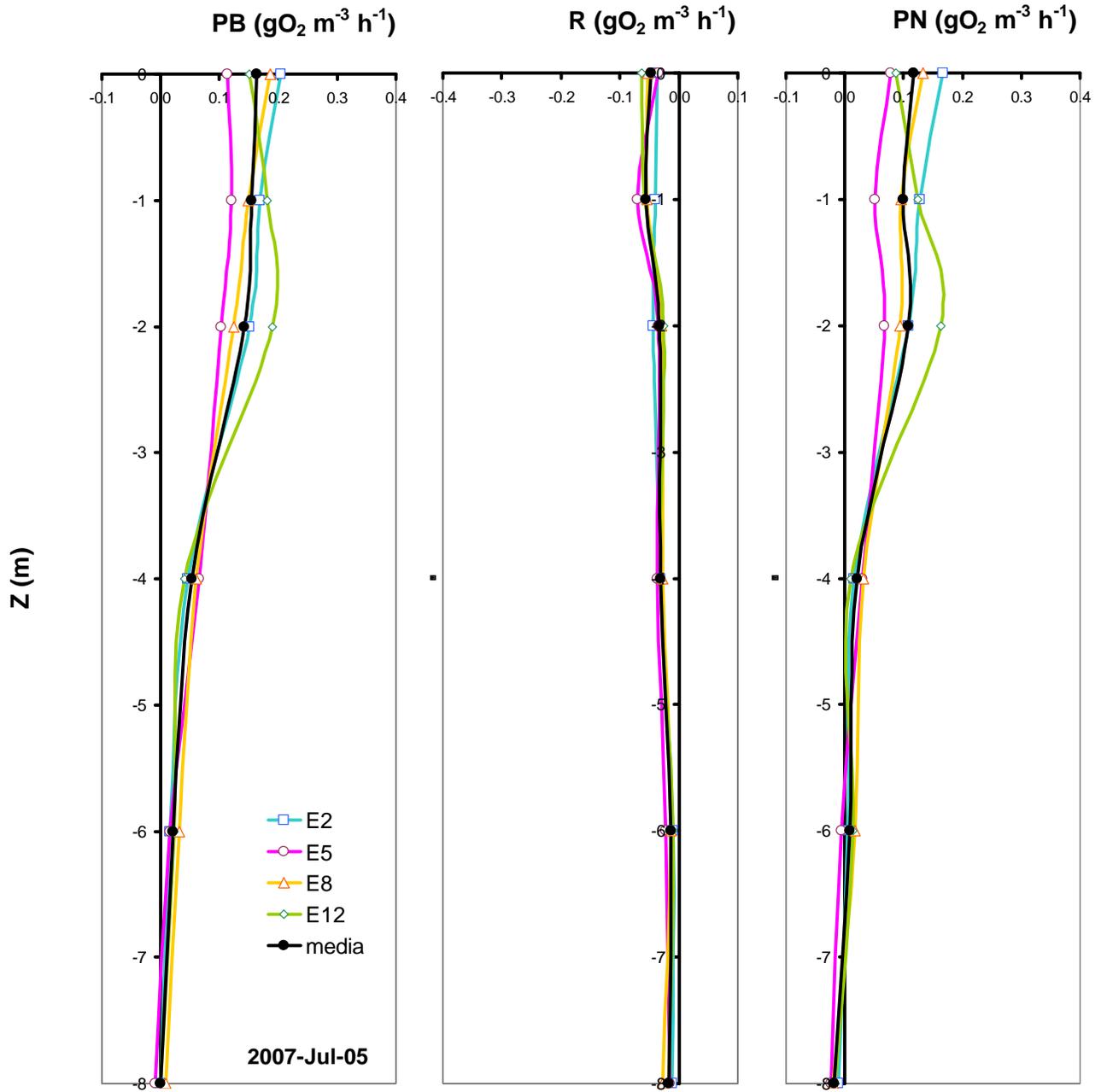


Figura 13. Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) ($g O_2 m^{-3} h^{-1}$) en las estaciones de muestreo (E2, E5, E8 y E12) y su media, obtenidas durante la incubación realizada el día 5 de julio de 2007.

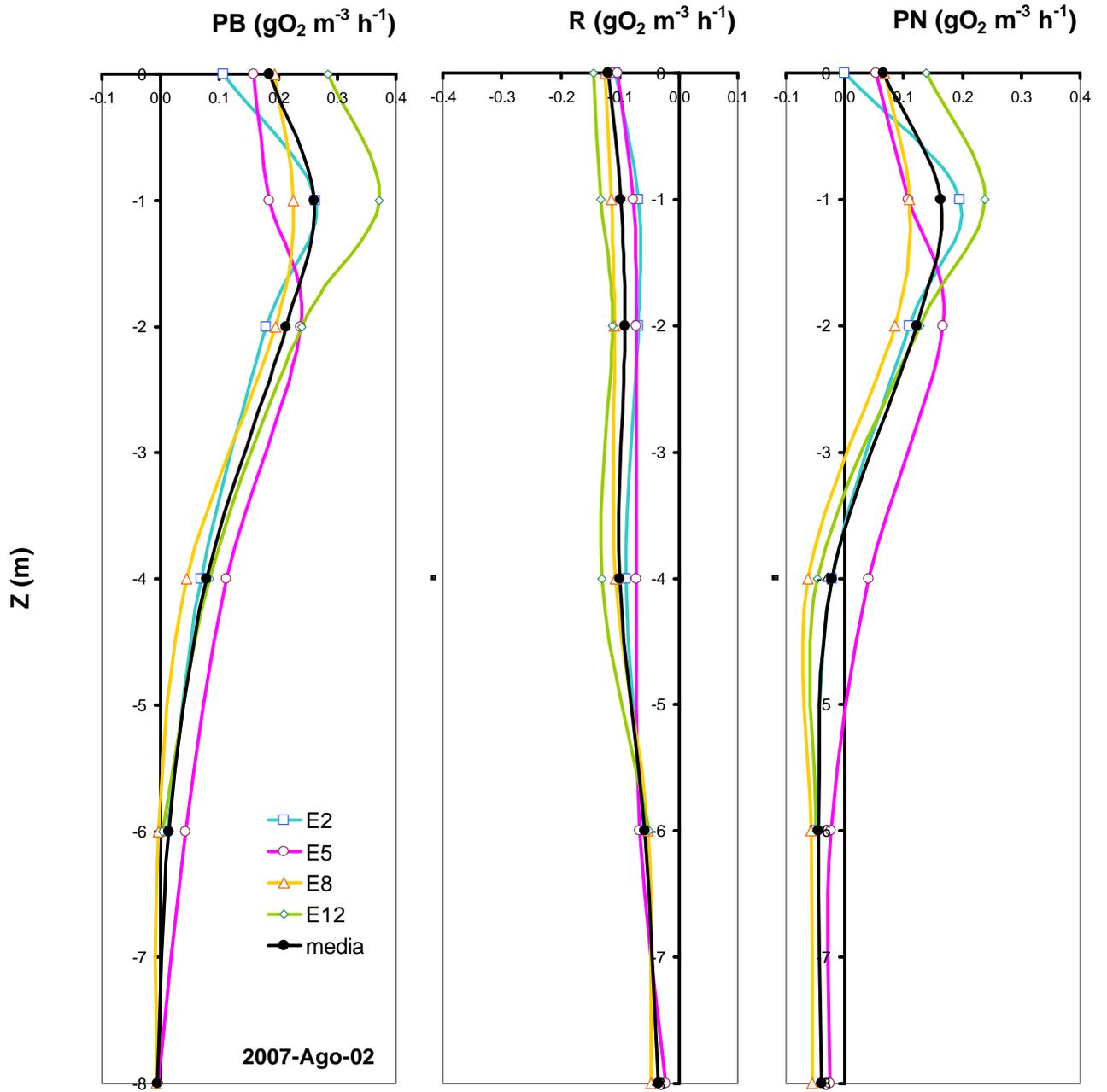


Figura 14. Variación vertical de la producción bruta (PB), la respiración (R) y la producción neta (PN) ($g O_2 m^{-3} h^{-1}$) en las estaciones de muestreo (E2, E5, E8 y E12) y su media, obtenidas durante la incubación realizada el día 2 de agosto de 2007.

Producción y consumo de de O_2 en 1 m de profundidad

Para analizar la variación en la PB, la R y la PN por unidad de volumen se utilizaron las mediciones a 1 m de profundidad. A través del análisis de los perfiles de PB en el tiempo (Figuras 2 a 14) se observó que la profundidad de muestreo que más frecuentemente mostró la máxima PB fue 1 m (61% de los muestreos, mientras que la capa superficial mostró la máxima PB el 33% de las veces y la profundidad de 2 m, el 6%); presumiblemente debido a que en ella se conjugan las mejores condiciones (luz, oxígeno disuelto [OD], nutrientes, etc.) para el desarrollo del fitoplancton y, por tanto, las variaciones presentadas en esta capa serían las más indicativas de los procesos que regulan el crecimiento de dicha comunidad. Por lo anterior, se utilizó esta profundidad para estudiar las variaciones temporales y espaciales (entre estaciones) de la producción en unidades por volumen. Las figuras 15 a 17 muestran la evolución temporal de PB, R y PN a esta profundidad en las 4 estaciones de muestreo.

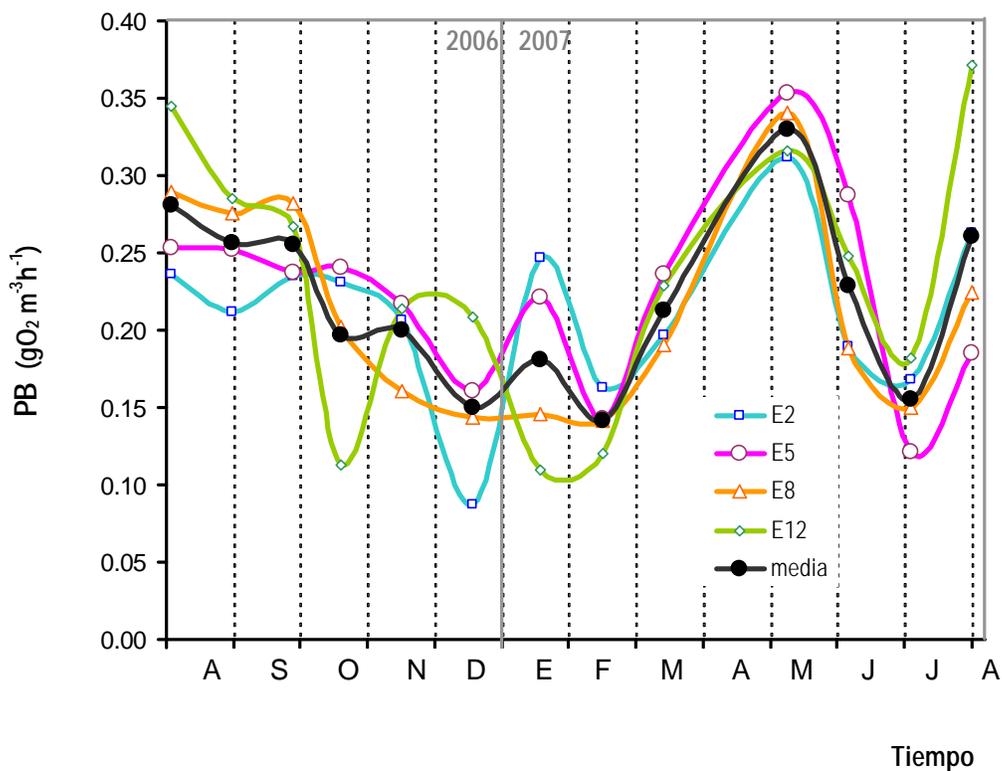


Figura 15. Variación temporal de la producción bruta (PB, $g O_2 m^{-3} h^{-1}$) a 1 m de profundidad en las estaciones de muestreo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007, y su promedio.

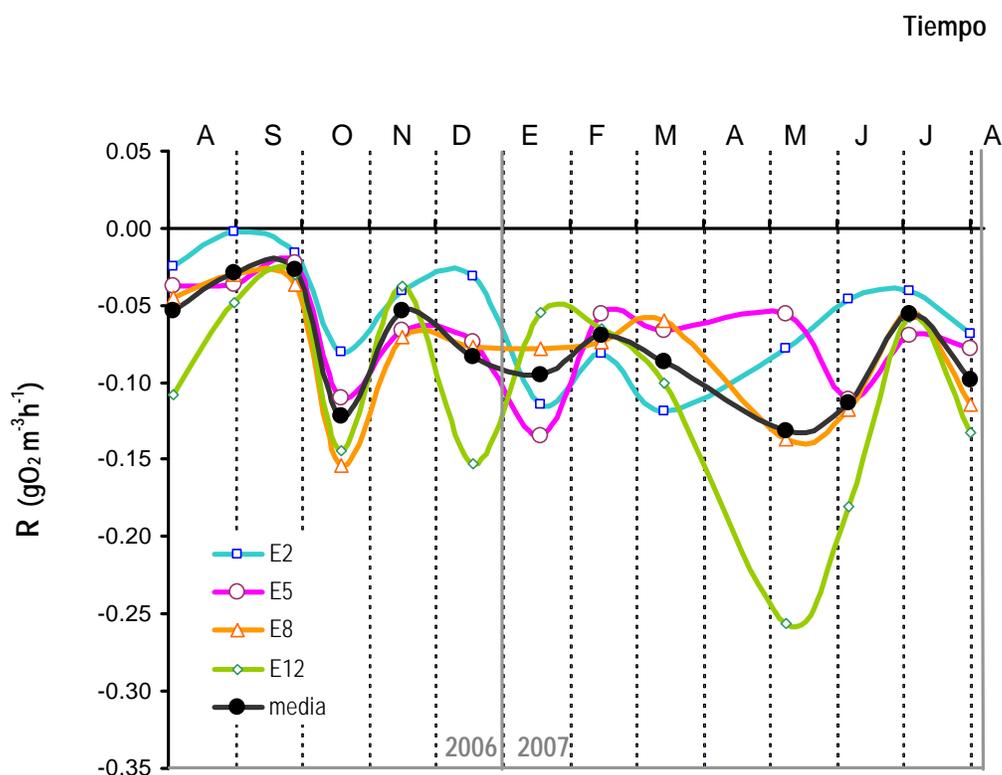


Figura 16. Variación temporal de la respiración (R , $\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) a 1 m de profundidad en las estaciones de muestreo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007, y su promedio.

La PB en 1 m de profundidad varió en el año en el intervalo entre 0.14 y $0.33 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ (febrero-2007 y mayo-2007, respectivamente), la R varió entre -0.03 (septiembre-2006) y -0.13 (mayo-2007) $\text{gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$; mientras que la PN, entre 0.07 (diciembre-2006) y 0.23 (agosto y septiembre de 2006) $\text{gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$.

Si bien la E12 presentó una tendencia a valores de mayor R y menor PN que las otras estaciones (Figuras 16 y 17), puede afirmarse que, en general, la PB, R y PN a 1 m de profundidad no presentaron diferencias importantes entre estaciones, durante el periodo estudiado.

En contraste, en la escala temporal sí sobresalen algunos cambios importantes, como son: menor PB en la época de circulación, acompañada de mayor respiración y, por otro lado, la diferencia entre los periodos estratificados (2006 y 2007) donde la estratificación de 2007 presenta al, mismo tiempo que mayor producción, mayor respiración que la estratificación de 2006. El periodo de

estratificación de 2007 también mostró variaciones importantes en la PB (Figura15): inició con un constante incremento hasta alcanzar, en mayo, la máxima PB, bajando hasta un mínimo en julio, para volver a subir en agosto.

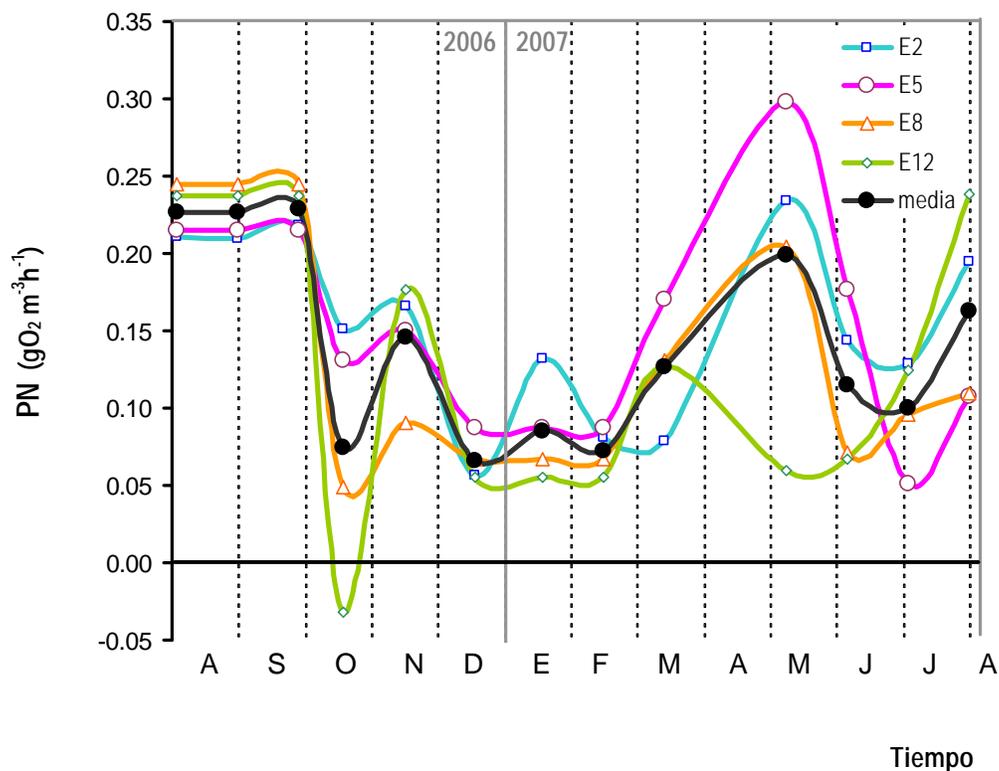


Figura 17. Variación temporal de la producción neta (PN, g O₂ m⁻³ h⁻¹) a 1 m de profundidad en las estaciones de muestreo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007, y su promedio.

Producción y consumo de O₂ en la capa trofогénica

Las tasas de producción y respiración fueron integradas verticalmente para obtener tasas por unidad de área (gO₂ m⁻² h⁻¹), representativas de lo que ocurre en la comunidad en su conjunto. Al revisar las figuras de 2 a 14, se puede observar que la profundidad máxima de integración fue variable entre muestreos y corresponde con las condiciones que definían cada momento, en particular, la penetración de la luz y el balance producción-respiración. Por ejemplo se observa en estos perfiles verticales que en los meses de circulación la producción se restringe a los primeros metros del epilimnion, a pesar de que la penetración de la luz alcanzaba de 8 a 10 m. Los valores de la

profundidad de Secchi durante la circulación variaron entre 1.3 y 2.8 m, mientras que durante la estratificación variaron entre 0.5 y 1.8 m.

Las figuras 18, 19 y 20 muestran, respectivamente, la secuencia en el tiempo de las tasas de PB, R y PN integradas por área en cada estación, así como la media de todas las estaciones. Se usaron las mismas escalas en las gráficas para facilitar la evaluación visual de las diferencias en los patrones.

En relación con las otras dos tasas, la PB por área presentó variaciones menores, salvo en un momento del año, diciembre de 2006, cuando la producción media descendió hasta los $0.15 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. En el resto del año, la tasa promedio de PB varió entre 0.53 y $0.85 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

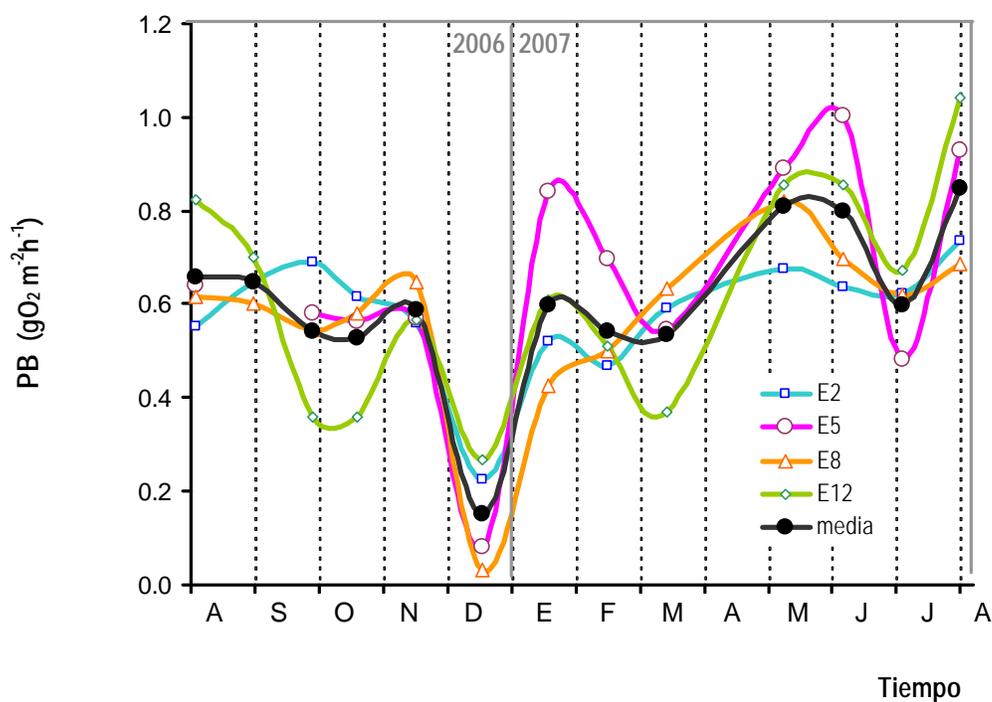


Figura 18. Variación temporal de la producción bruta (PB) en la capa de producción, integrada por área ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) en las estaciones de muestreo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007, y su promedio.

La media de R en la capa de producción varió en el tiempo entre -0.14 y $-0.63 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ y mostró cierta heterogeneidad espacial, en particular pulsos de grandes aumentos en la E12 (Figura 19). Las tasas de respiración más bajas se presentaron en los meses de estratificación de 2006 (3-agosto y

28-septiembre de 2006). En contraste, en octubre de 2006 la R aumentó drásticamente con los primeros procesos de mezcla del inicio de la circulación, según lo indica la presencia de oxígeno disuelto en parte del hipolimnion, que hasta ese momento se había mantenido anóxico. La R volvió a incrementarse con el pleno establecimiento de la circulación, y se mantuvo elevada durante todo 2007, con excepción del mes de julio.

La estación E12 resultó presentó mayor variación que las demás, mostrando las tasas más altas de R y las oscilaciones más grandes entre meses.

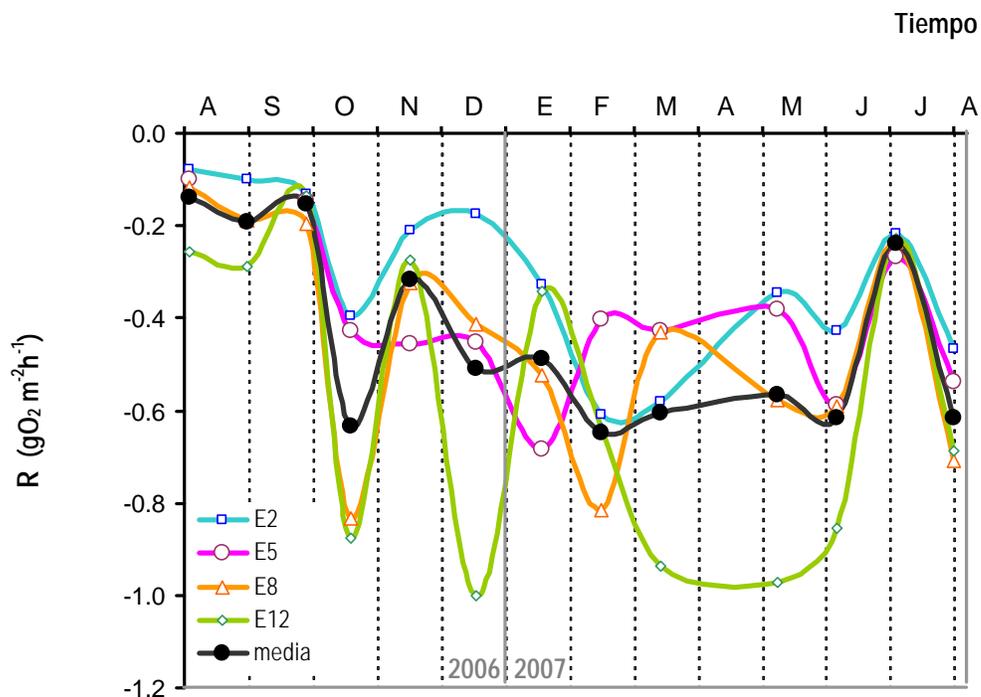


Figura 19. Variación temporal de la respiración (R) en la capa de producción, integrada por área ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) en las estaciones de muestreo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007, y su promedio.

Las tasas de PN mostraron, en general, más variabilidad entre estaciones y en el tiempo en comparación con la PB (Figura 20). La tasa promedio exhibió valores negativos en los análisis de octubre y diciembre de 2006, febrero y marzo de 2007. El resto del tiempo, mostró valores positivos entre 0.52 y 0.11 $\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

Es notable que las estaciones E2 y E5 sólo en una ocasión mostraran un valor negativo: la E5 en diciembre de 2006 y la E2 en febrero de 2007. Por otro lado, la E12 fue nuevamente la estación con oscilaciones más grandes, mostrando valores negativos entre -0.52 y -0.73 $\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

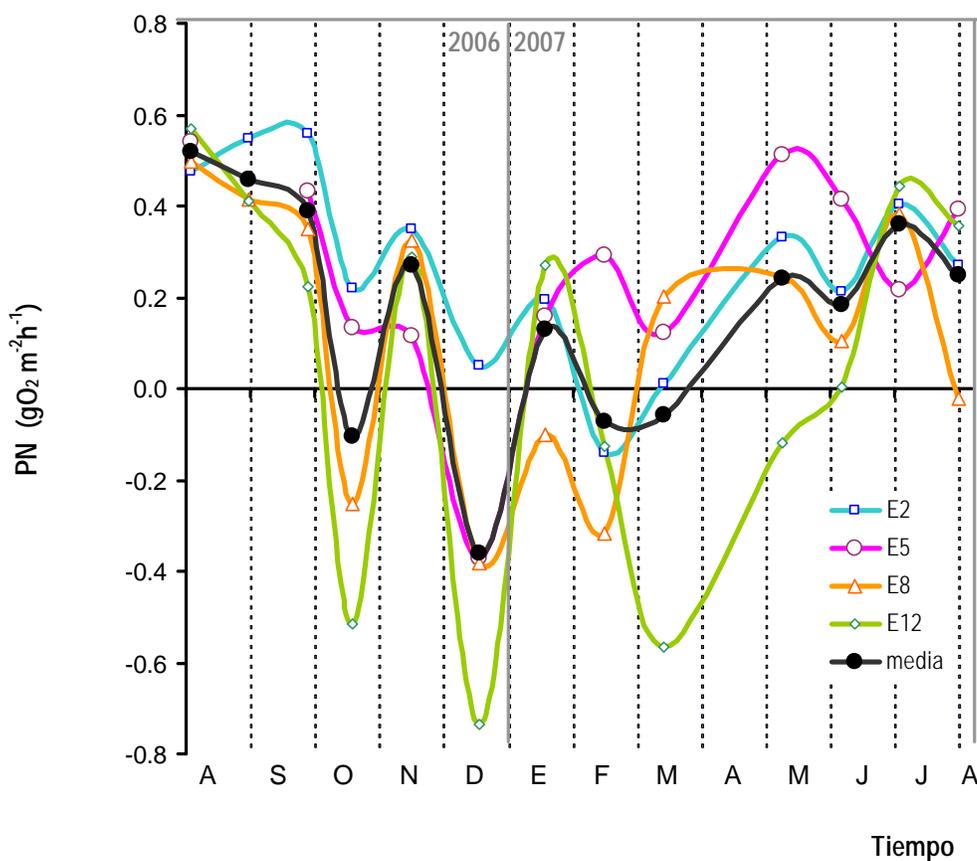


Figura 20. Variación temporal de la producción neta (PN) en la capa de producción, integrada por área ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) en las estaciones de muestreo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007, y su promedio.

Respiración aeróbica afótica (RAA)

Si bien la fotosíntesis está restringida a la capa fótica, la R encuentra sus límites con la disponibilidad de oxígeno. El embalse de VB se ha caracterizado por presentar un hipolimnion anóxico en la estratificación, por lo cual las incubaciones se realizaron exclusivamente en el epilimnion durante esta parte del ciclo anual. En cambio, dado que durante la circulación la disponibilidad de oxígeno permite la respiración aeróbica en el estrato profundo del embalse, se cuantificó la respiración aeróbica afótica (correspondiente a la capa entre el punto donde la PB llega a cero y el fondo) de noviembre de 2006 a marzo de 2007. En la Figura 21(a,b,c,d,e) se muestran los perfiles completos de respiración, incluyendo tanto la RAA como la respiración en la capa de producción ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$).

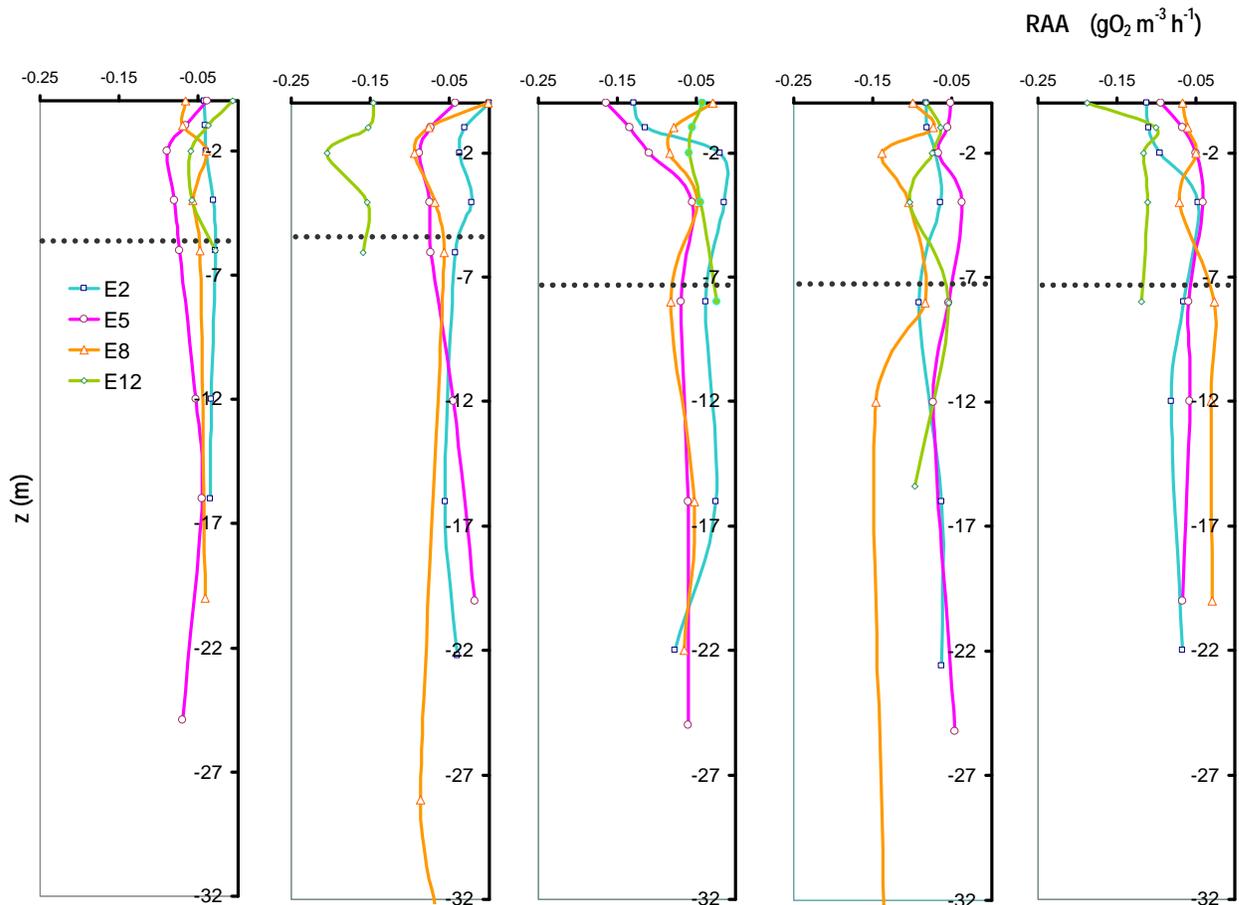


Figura 21. Perfiles de respiración aeróbica afótica (RAA, $\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) durante el periodo de circulación del embalse de Valle de Bravo: a) 16 de noviembre de 2006, b) 18 de diciembre de 2006, c) 18 de enero de 2007, d) 15 de febrero de 2007, e) 15 de marzo de 2007. La línea punteada indica la profundidad donde $\text{PB}=0$ (límite entre las capas trofógena y trofólita). La RAA se determinó hasta 1 a 2 m por encima del fondo de cada estación.

Clorofila- a

Los valores de clorofila-a determinados durante el periodo estudiado se muestran en la Figura 22. El promedio de clorofila-a en el epilimnion (0-8 m de profundidad) fue de $12.1 \mu\text{g clorofila-a L}^{-1}$, ubicando su mínimo en los meses de diciembre y enero de 2006 (5.8 y $6.2 \mu\text{g clorofila-a L}^{-1}$, respectivamente) y su máximos valores en agosto-2006 y marzo-2007 (20.3 y $19.7 \mu\text{g clorofila-a L}^{-1}$, respectivamente). El promedio de clorofila-a correspondiente a la capa superficial (0 - 0.02 m de profundidad) fue de $20.5 \mu\text{g clorofila-a L}^{-1}$, variando entre 9.2 y $39.4 \mu\text{g clorofila-a L}^{-1}$.

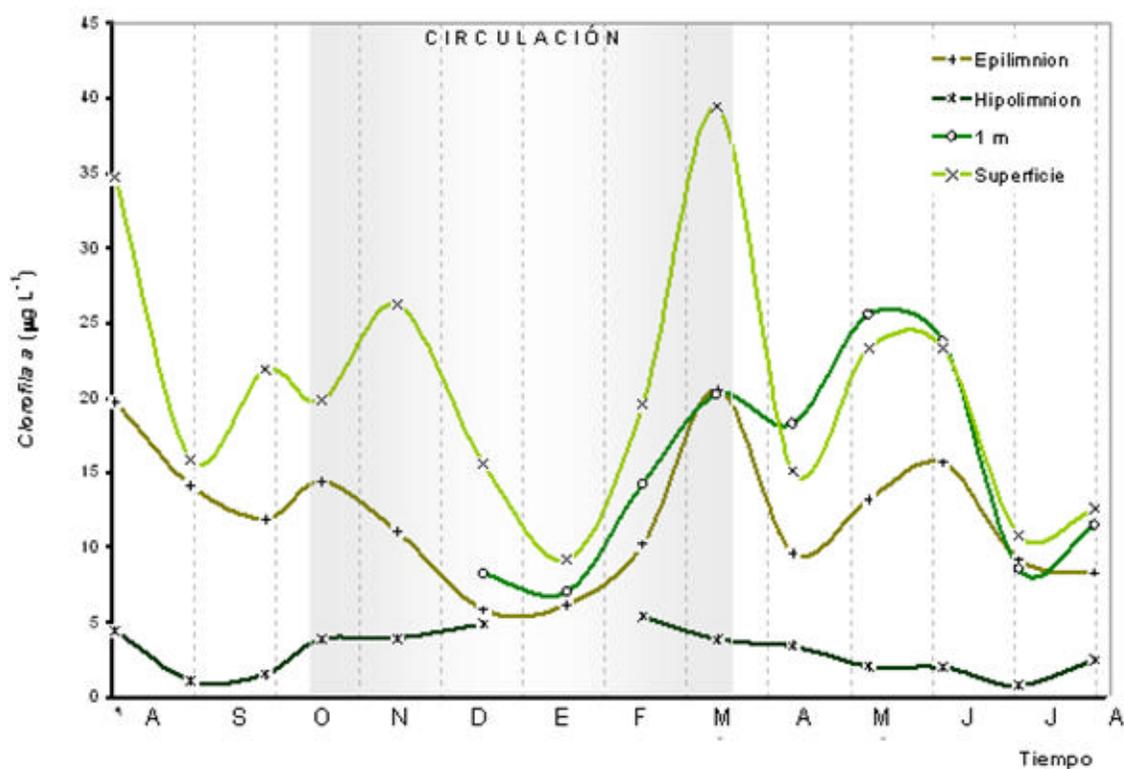


Figura 22. Variación temporal de la concentración de clorofila-a ($\mu\text{g clorofila-a L}^{-1}$) en el embalse de Valle de Bravo en la capa superficial (0.0 a 0.02 m de profundidad), a 1 m de profundidad, en el epilimnion (0 a 8 m de profundidad) y en el hipolimnion, durante el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. Bajo el área sombreada se señala el periodo de circulación.

A partir de diciembre de 2006 se extendió el análisis de clorofila-*a* en la profundidad de 1 m, el valor promedio en esta profundidad fue 15.3 μg clorofila-*a* L^{-1} , variando entre 7.0 y 25.6 μg clorofila-*a* L^{-1} . El promedio de clorofila-*a* en el hipolimnion fue 3.1 μg clorofila-*a* L^{-1} , varió entre 0.8 y 5.4 μg clorofila-*a* L^{-1} . Como era esperado, en este estrato los valores más altos corresponden al periodo de circulación, cuando se observan valores muy similares a los de la capa de 0 a 8 m, para disminuir nuevamente en los meses de estratificación.

Es importante señalar que el eje de mayor variación fue nuevamente el temporal: se observó menor concentración del pigmento durante la circulación del embalse (sobre todo en el mes de diciembre de 2006), además de la homogeneización de su concentración en toda la columna de agua. Otro rasgo interesante es el amplísimo intervalo de variación en el tiempo de la concentración de clorofila-*a* en la capa superficial, la cual se observó ligada a florecimientos fitoplanctónicos que se acumulan en la superficie cuando no hay oleaje o viento, principalmente en las mañanas, antes de que sople el viento (Merino-Ibarra *et al.* en prensa).

En VB, la concentración de clorofila-*a* en el periodo de estudio se ubica dentro de los intervalos de concentraciones reportado para sistemas eutróficos: 3 – 78 μg clorofila-*a* L^{-1} (Wetzel 1983), 7.3 – 20 μg clorofila-*a* L^{-1} (Carlson y Simpson 1996); cabe mencionar que estos intervalos son amplios y variables según distintos autores, y que para la definición del estado trófico de los sistemas se toman en cuenta, además, otros parámetros *e.g.*, la concentración de fósforo y la claridad del agua.

Parámetros físicos, químicos y biológicos

La ubicación del presente trabajo dentro de un amplio proyecto que estudia el embalse integralmente desde 2001, permite la disposición aquí de los diversos datos obtenidos previa y simultáneamente a los aquí reportados, y que se ubican en diferentes documentos (tesis, artículos, etc.).

A continuación se presentan los valores observados de los parámetros que pueden influir en la producción primaria del embalse de Valle de Bravo, durante el periodo estudiado.

Temperatura

La Figura 23 muestra la variación espacio-temporal de la temperatura promedio ($^{\circ}\text{C}$) de la estación de muestreo E5. Esta figura confirma el carácter monomíctico del embalse, previamente descrito por Monroy (2004) y Merino-Ibarra *et al.* (en prensa). Es interesante notar que el periodo de estratificación de 2007 (abril a agosto) muestra un epilimnion más compacto y más caliente que el del periodo estratificado de 2006 (agosto a octubre). La termoclina por tanto, está ubicada a mayor profundidad en el periodo estratificado de 2006 en relación con la del 2007.

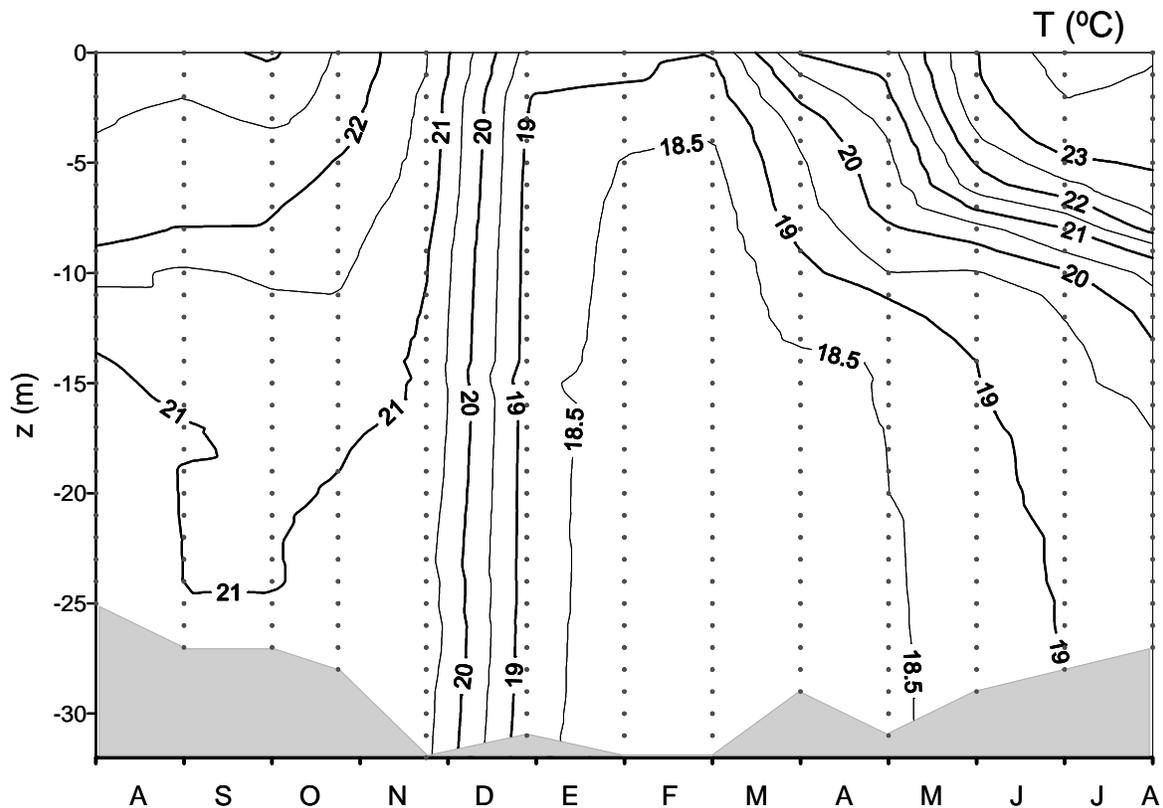


Figura 23. Variación espacio temporal de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) (en la E5) en el embalse de Valle de Bravo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007.

En la Figura 24 se muestra el promedio de temperatura en la capa de producción para cada una de las estaciones de este estudio, la cual registró su mínimo valor en enero-2007 (18.54 $^{\circ}\text{C}$) y su máximo en junio-2007 (23.28 $^{\circ}\text{C}$). Es notoria la gran homogeneidad entre las estaciones, que

presentan un mismo patrón térmico temporal. La temperatura del agua varía intensamente entre dos épocas del año (invierno y verano), las cuales corresponden con el ciclo estratificación-circulación del embalse. El cambio térmico más importante entre muestreos ocurre entre noviembre y diciembre de 2006, donde la temperatura desciende 2.37 °C de un mes al otro, la temperatura de la época de circulación asciende posteriormente hasta recuperar los valores de la estratificación (más gradualmente entre los meses de marzo y mayo de 2007).

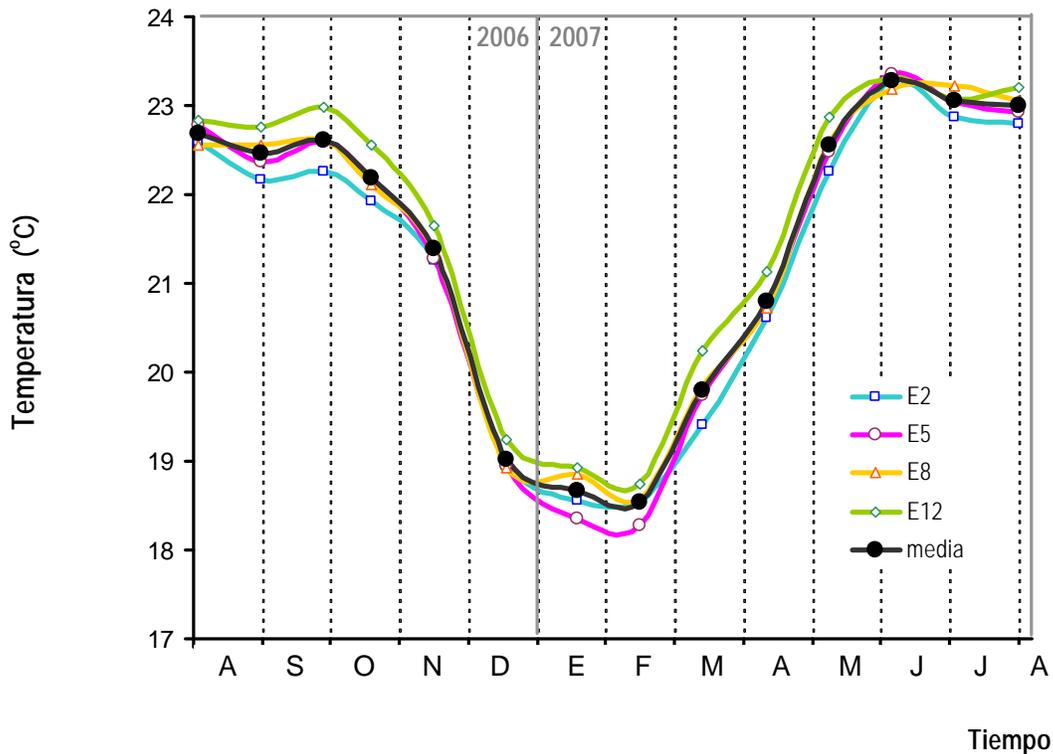


Figura 24. Variación de la temperatura media (°C) de la capa de producción del embalse de Valle de Bravo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. Los valores mensuales representan el promedio de temperatura en cada fecha de muestreo, en cada estación y el promedio de todas las estaciones.

Radiación solar

La Figura 25 muestra la cantidad de luz que recibió la superficie del lago en cada estación en los diferentes muestreos realizados entre agosto de 2006 y agosto de 2007. Se muestran aquí valores integrados de luz ($W m^{-2}$) durante las horas de incubación en cada estación y el promedio de las mismas.

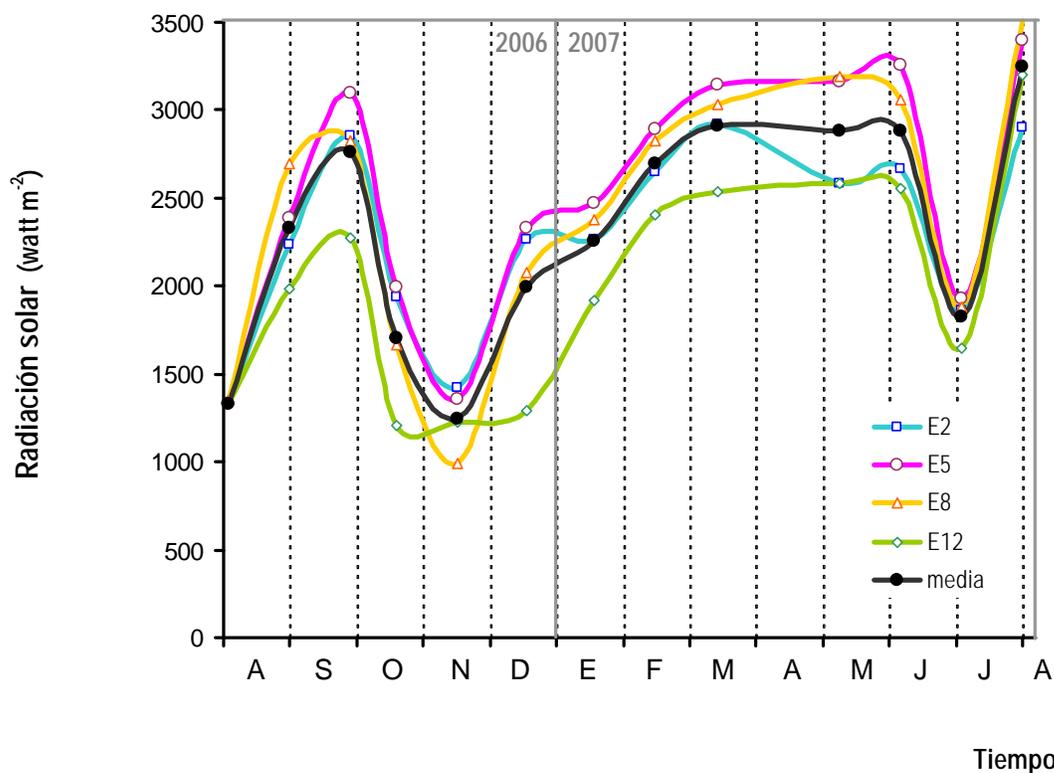


Figura 25. Variación temporal de la cantidad de luz ($W m^{-2}$) recibida en la superficie del lago durante los periodos de incubación correspondientes a cada estación en cada muestreo.

La radiación solar recibida varió en el intervalo entre 1246 y $3250 W m^{-2}$ durante el periodo estudiado. La variación entre estaciones fue baja. La E12 fue la estación con menor radiación (13% menos que en las otras), a pesar de que los tiempos de incubación fueron de duración similar. Esto probablemente se relaciona con el hecho de que las incubaciones en la E12 se recuperaban al atardecer, cuando la cantidad de luz es menor.

Los registros más bajos ocurrieron en los muestreos de agosto (día 3), octubre y noviembre de 2006 y julio de 2007; valores que corresponden a días con una gran cobertura de nubes de acuerdo a las observaciones de campo. Estas marcadas variaciones son de una magnitud mucho mayor que la suave oscilación estacional (invierno-verano) a la que se superponen, lo cual resalta la importancia de considerar la radiación solar como un factor que puede afectar la producción que corresponda a estas incubaciones.

Oxígeno disuelto

La Figura 26 representa la distribución espacio-temporal de la concentración de OD ($\text{mgO}_2 \text{L}^{-1}$) en el ciclo anual, considera para ello la media de las 4 estaciones de muestreo.

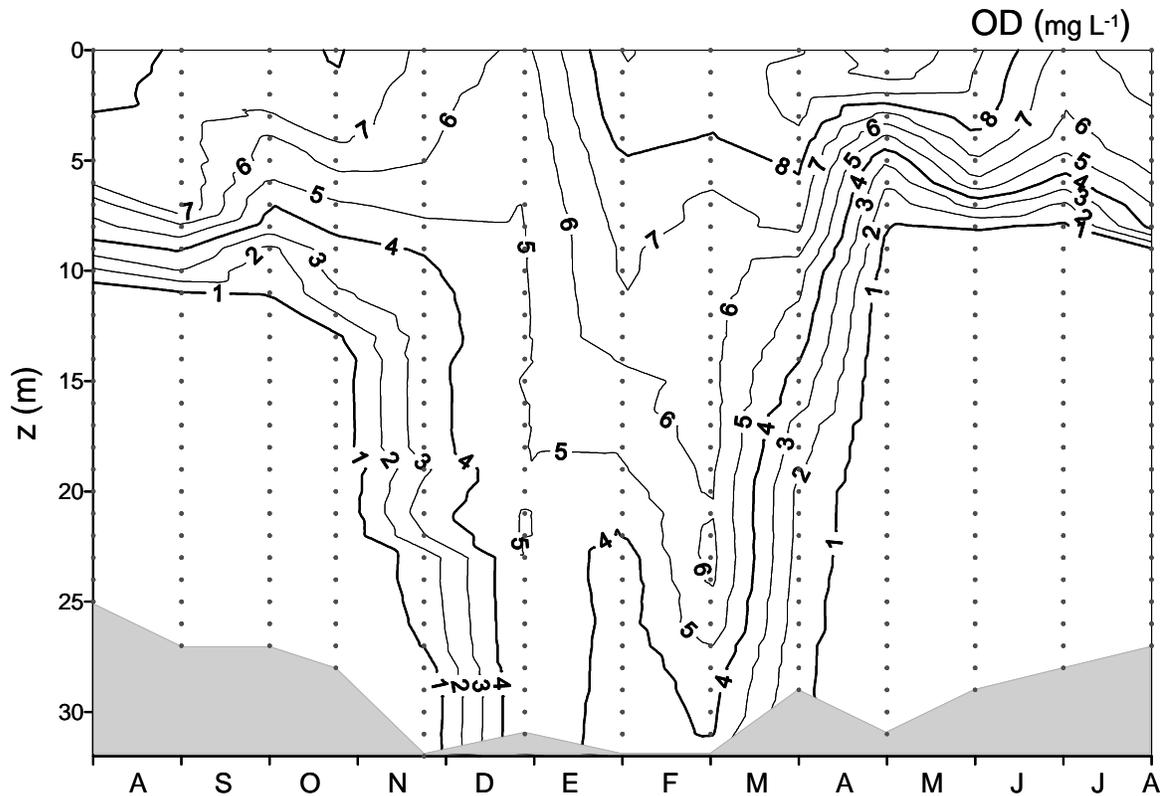


Figura 26. Variación espacio temporal de la concentración de oxígeno disuelto ($\text{mgO}_2 \text{L}^{-1}$) en el embalse de Valle de Bravo en el periodo entre agosto de 2006 a y agosto de 2007. El diagrama fue construido con el promedio de las 4 estaciones de muestreo.

De forma similar a la distribución de temperatura (Figura 23), el epilimnion del periodo de estratificación de 2007 es un poco más compacto que el correspondiente a la estratificación de 2006; en este último, la oxiclina se encuentra a mayor profundidad. Si se compara la distribución del OD con la de la temperatura durante el periodo de circulación, se observa mayor heterogeneidad del oxígeno en la zona más profunda, en parte debida al permanente consumo de oxígeno en las capas profundas.

Parámetro de estratificación

Con el fin de obtener información sobre la estabilidad de la columna de agua y la energía necesaria para mezclarla, se calculó el parámetro de estratificación (ϕ) (Simpson *et al.* 1977) para el periodo estudiado. El promedio de las 4 estaciones de estudio en ese periodo varía entre 0.90 y 2.53 J m⁻³. Como se esperaba, la Figura 27 muestra que los valores mínimos corresponden con el periodo de circulación del lago, de noviembre-2006 a febrero-2007.

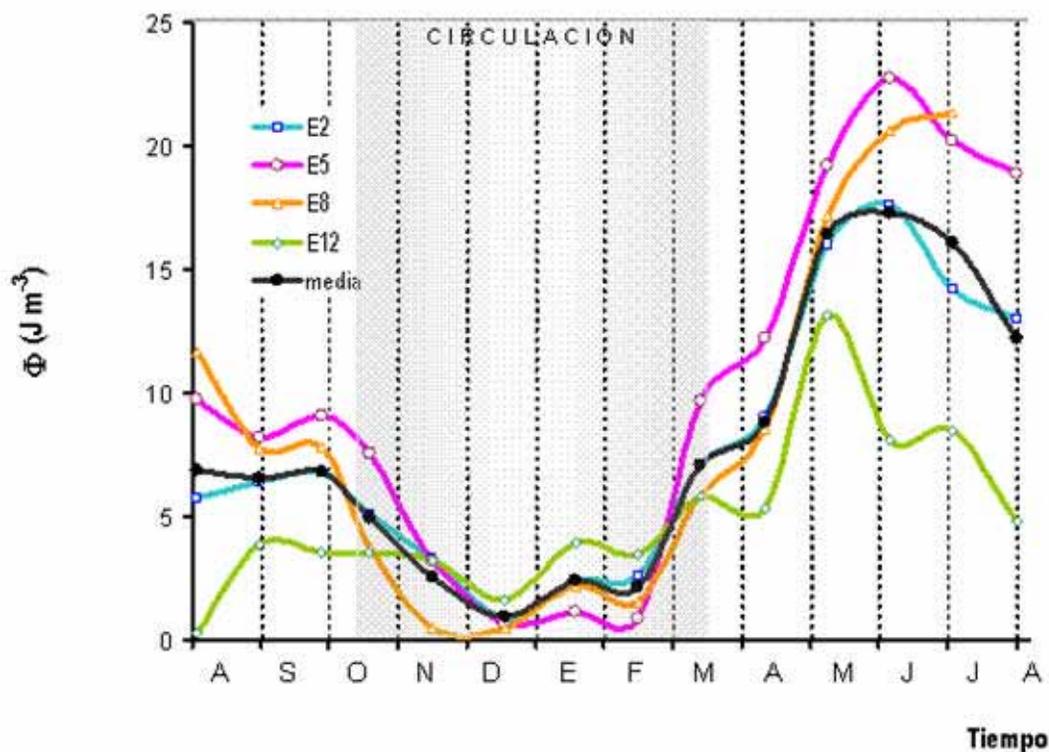


Figura 27. Variación del parámetro de estratificación ϕ (J m⁻³) en el embalse de Valle de Bravo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. Los puntos en cada muestreo representan cada estación de muestreo y el promedio de todas ellas. El área sombreada señala el periodo de circulación. Nota: los valores aquí expuestos poseen un sesgo al ser comparadas las estaciones de estudio entre sí, ya que la columna de agua era de diferente profundidad en cada estación. Sin embargo, ofrece una medida relativa de la facilidad para interrumpir la estabilidad de la columna de agua (romper la estratificación).

Durante el periodo de estratificación de 2006, la media de este parámetro varió entre 4.95 y 6.85 J m⁻³, mientras que al estratificarse el lago en 2007, el parámetro se elevó hasta 17.26 J m⁻³ y se mantuvo por encima de 7.09 J m⁻³. Esta diferencia corresponde a la de la distribución térmica (Figuras 23 y 24), en la que la estratificación de 2007 presentó un epilimnion más compacto y más caliente que la de 2006. Así, la diferencia entre los dos periodos de estratificación puede deberse a variaciones interanuales, pero también a que se trata de la estratificación temprana (abril a agosto) en el caso de 2007, y la tardía (agosto a octubre) en el de 2006.

Nutrientes

Para evaluar las condiciones de nutrientes disponibles para la comunidad fitoplanctónica activa, se promediaron los valores de las profundidades muestreadas (1, 2, 4 y 8 m) dentro de la capa de producción primaria. A continuación se muestran las variaciones de dichos promedios verticales de FRD, amonio, NO₃⁻, NID y SRD en los muestreos realizados en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007.

Fósforo reactivo disuelto (FRD)

Los media de fósforo reactivo disuelto (FRD) de las 4 estaciones oscila en el intervalo entre 0.08 y 0.30 μmol L⁻¹ (Figura 28). Se puede observar que la concentración de FRD no mostró un patrón temporal claro. Los valores máximos se registraron en diciembre de 2006, junio y julio de 2007, y los mínimos ocurrieron en enero y febrero de 2007. Entre estaciones de estudio se registró también poca variación, sólo es notable el pico de alta concentración de la E2 en agosto de 2006.

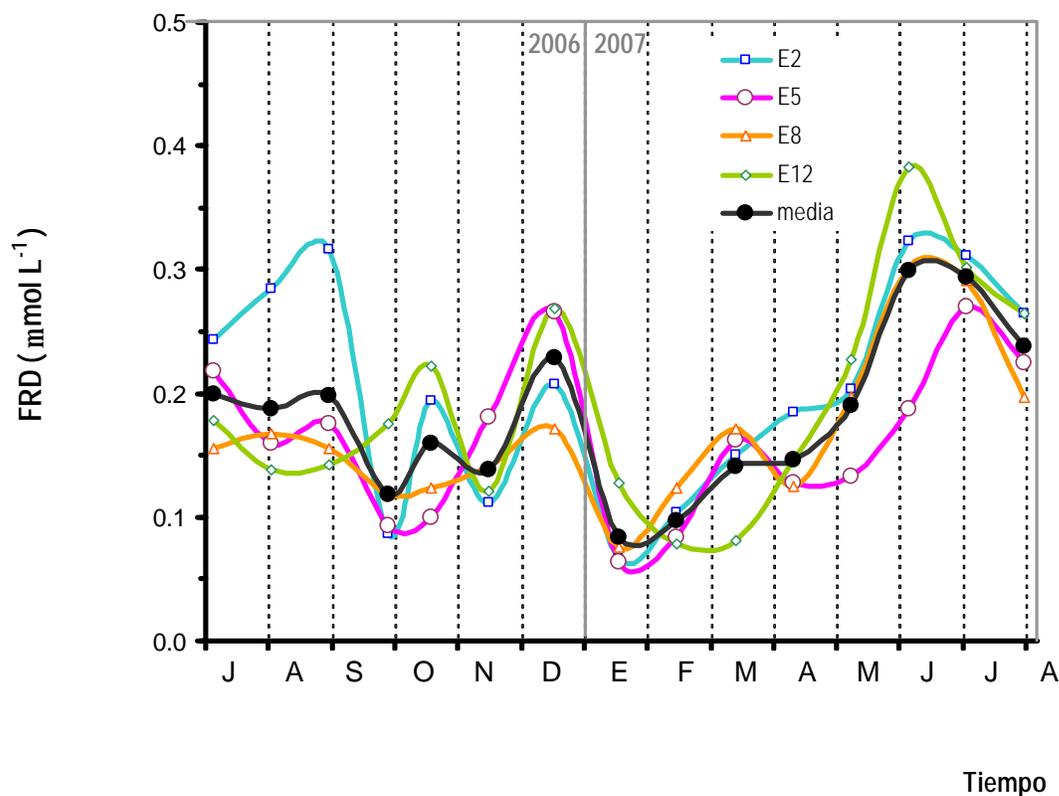


Figura 28. Variación de la concentración de fósforo reactivo disuelto (FRD) en la capa de producción en el embalse de Valle de Bravo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. Los valores representan concentraciones ($\mu\text{mol L}^{-1}$) en cada estación de muestreo y la media espacial.

Amonio

El amonio es el nutriente que presentó mayor variabilidad, tanto entre estaciones como en el tiempo. La concentración promedio varió en el intervalo entre 1.5 y $8.3 \mu\text{mol L}^{-1}$, siendo enero-2007 el muestreo que presentó los valores mínimos de este nutriente en la capa de producción. La E12 fue la estación que, en general, presentó los menores valores. Las estaciones E2, E5 y E12 mostraron valores máximos entre el 31 de agosto y el 19 de octubre de 2006. La E8 mostró cuatro pulsos en la concentración de este nutriente en el año: en 31 de agosto y 18 de diciembre de 2006 (los dos mayores) y dos más de menor intensidad en abril y junio de 2006. Las variaciones en esta

estación pueden estar influenciadas por los movimientos verticales de la termoclina (Merino-Ibarra *et al.* en prensa) y por las inyecciones y extracciones de agua en la cortina de la presa (Ramirez-Zierold, tesis de doctorado en elaboración).

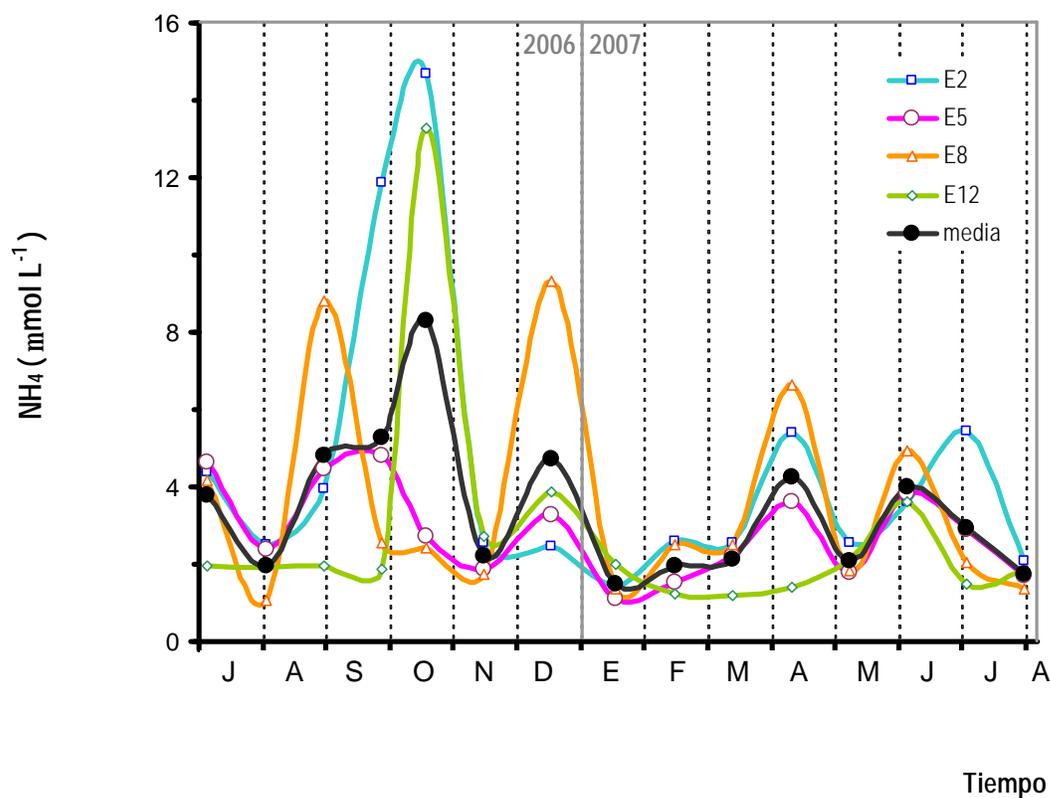


Figura 29. Variación de la concentración de amonio (NH_4^+) en la capa de producción en el embalse de Valle de Bravo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. Los valores representan concentraciones ($\mu\text{mol L}^{-1}$) en cada estación de muestreo y la media espacial.

Nitrato

La distribución de nitrato mostró gran homogeneidad entre estaciones, a pesar de su amplia variación temporal (entre 0.6 y $23.2 \mu\text{mol L}^{-1}$, Figura 30). La concentración de este nutriente en la capa de producción siguió un marcado patrón temporal, caracterizado por valores elevados ($> 15 \mu\text{mol L}^{-1}$) durante el periodo de circulación, cuando predomina la nitrificación del amonio

acumulado en el hipolimnion; mientras que se mantuvo en valores mínimos (0.6 a $5 \mu\text{mol L}^{-1}$) durante los periodos de estratificación.

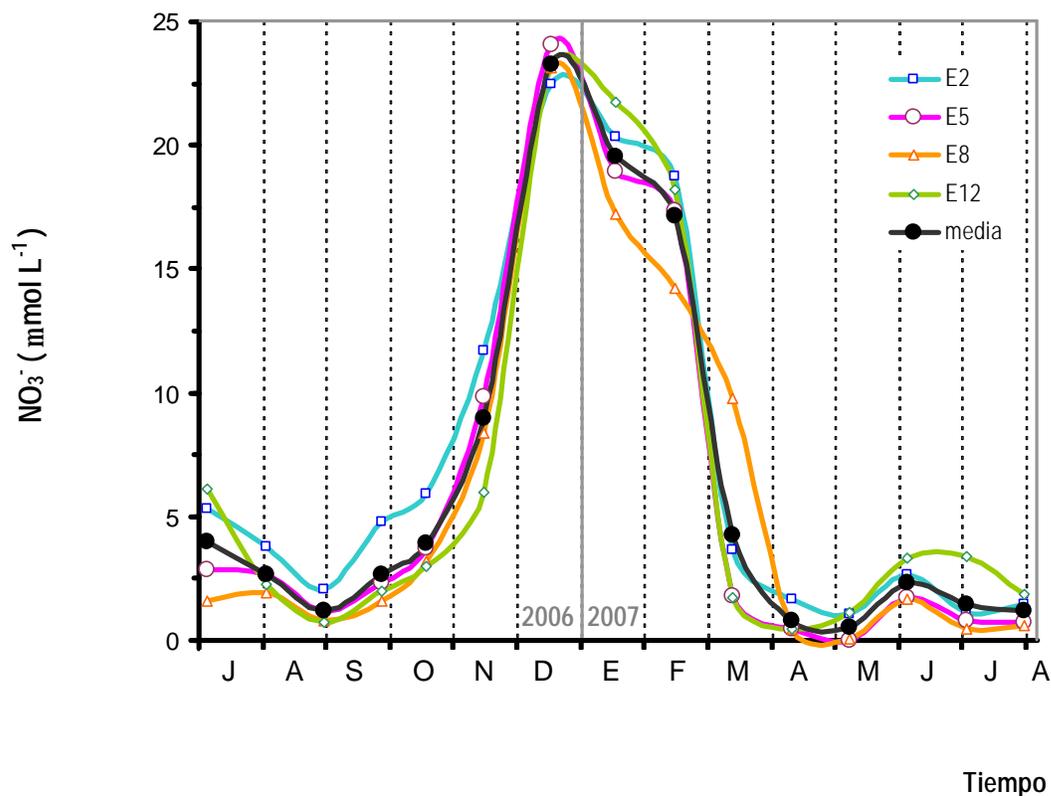


Figura 30. Variación de la concentración de nitrato (NO_3^-) en la capa de producción en el embalse de Valle de Bravo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. Los valores representan concentraciones ($\mu\text{mol L}^{-1}$) en cada estación de muestreo y la media espacial.

Nitrógeno inorgánico disuelto (NID)

La concentración de NID, que representa la disponibilidad total de nitrógeno inorgánico para el fitoplancton, mostró un patrón estacional claro a lo largo del periodo de estudio, dominado por la dinámica del NO_3^- . Las estaciones mostraron desviaciones menores respecto a su media, la cual varió en un intervalo amplio entre 2.8 y $28.8 \mu\text{mol L}^{-1}$. Las concentraciones más altas se observaron en el invierno (de diciembre a febrero), mientras que en el periodo estratificado las concentraciones fueron más bajas ($< 13 \mu\text{mol L}^{-1}$). La estratificación de 2006 mostró concentraciones promedio

mayores que las de 2007. Son notables las altas concentraciones de octubre de 2006 en las estaciones E2 y E12, cuando se presentaron los primeros procesos de mezcla invernal.

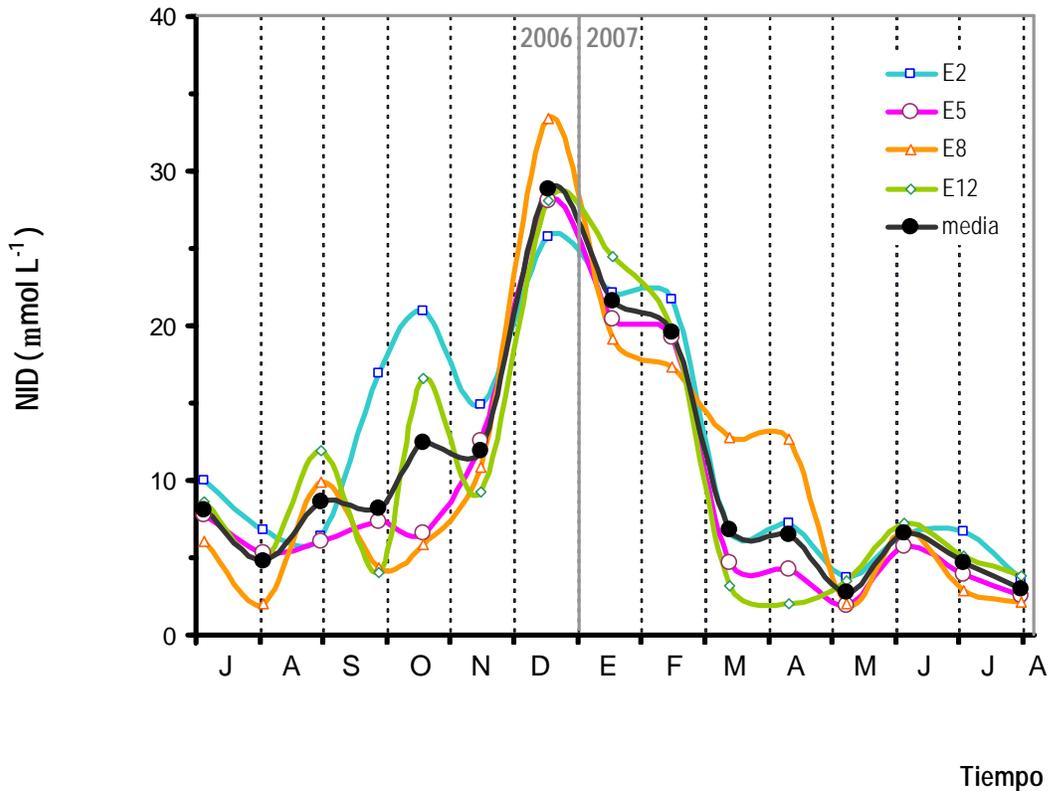


Figura 31. Variación de la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) en la capa de producción en el embalse de Valle de Bravo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. Los valores representan concentraciones ($\mu\text{mol L}^{-1}$) en cada estación de muestreo y la media espacial.

Silicio reactivo disuelto (SRD)

La concentración de SRD en la capa de producción varió muy ampliamente, entre 56 y 645 $\mu\text{mol L}^{-1}$, durante el periodo estudiado (Figura 32). Al mismo tiempo, es éste uno de los nutrientes que mostró más homogeneidad entre las estaciones de muestreo. El patrón temporal que presentó el silicato fue bien definido, con concentraciones que se fueron incrementando a partir de agosto, alcanzando dos máximos de muy elevada concentración ($> 600 \mu\text{mol L}^{-1}$) durante el periodo de circulación, para luego disminuir marcadamente de febrero a abril y mantenerse en

concentraciones un orden de magnitud menores durante los siguientes dos meses. Es notoria la extrema homogeneidad entre las estaciones durante esta caída del SRD, lo que indica que ésta se debió a un proceso que ocurrió simultáneamente en todo el embalse.

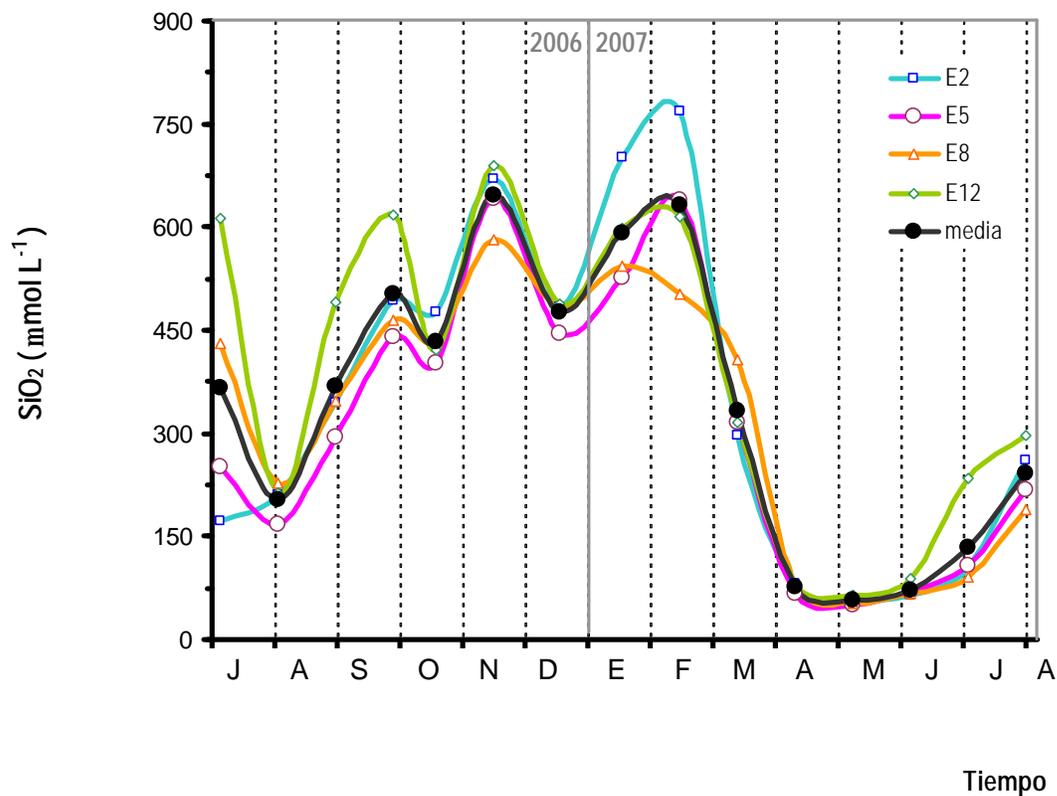


Figura 32. Variación de la concentración de silicio reactivo disuelto (SRD) en la capa de producción en el embalse de Valle de Bravo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. Los valores representan concentraciones ($\mu\text{mol L}^{-1}$) en cada estación de muestreo y la media espacial.

Discusión

El estudio de las relaciones entre producción y respiración, o bien del metabolismo de los sistemas, se encaja en la actualidad en marcos interdisciplinarios de estudio que permiten analizar los ciclos biogeoquímicos, tanto a escalas local y regional como global.

La medición de la productividad primaria ha evolucionado en las últimas 4 décadas desde técnicas fisiológicas (^{14}C y oxígeno disuelto) a una variedad de nuevas técnicas fisiológico- moleculares y más recientemente a cambios en oxígeno en mesoescalas, bióxido de carbono, nitrato y sensores remotos (Li y Maestrini 1995), sobre todo en el estudio de los ecosistemas terrestres. En los sistemas acuáticos, el análisis de oxígeno disuelto (OD) ha sido un instrumento ampliamente utilizado en las estimaciones de producción primaria y respiración, en particular en los marinos, aunque ha acompañado también a los estudios limnológicos desde sus inicios (ver Odum 1956). El método de incubaciones en botellas claras y oscuras, en las que se mide el diferencial de OD, es ideal para lagos donde hay mucho fitoplancton y, en comparación con otros métodos, es relativamente sencillo, económico y requiere pocas horas de incubación; adicionalmente, la titulación por el método de Winkler es simple y de alta precisión (Li y Maestrini 1995) y las muestras provenientes del trabajo de campo pueden conservarse en buen estado por largo tiempo (Zhang *et al.* 2002).

Partiendo del análisis para obtener tasas de producción y consumo de oxígeno en diferentes profundidades de la columna de agua, en los siguientes párrafos discutiremos cómo las variaciones del metabolismo comunitario en los estratos del lago de Valle de Bravo (VB), en el tiempo, se ven reflejadas en procesos a otras escalas (comunidad biótica del lago, productores primarios, productores secundarios, poblaciones, etc.). Para ello, se utilizarán principalmente las tasas medidas de PB, R y PN por unidad de área, dado que son más representativas de lo que sucede en el ecosistema en su conjunto, recurriendo a los datos por unidad de volumen a 1m de profundidad para poder comparar lo que sucede en la capa de máxima producción con el resto de la columna de agua.

Ubicación de los resultados en el entorno global

El Cuadro 1 muestra una recopilación de valores de producción bruta, neta y respiración determinados por el método de evolución de oxígeno reportados en la literatura. Es importante señalar que muchos estudios reportan la producción y respiración en gramos de C, más frecuentemente que en gramos de O₂. Por ello, el número de referencias en el Cuadro 1 correspondientes a ambientes similares a VB es limitado respecto a los disponibles en gramos de C, que se analizan más adelante (Cuadro 8) en el contexto del análisis del balance de carbono del sistema. A pesar de lo anterior, resulta de suma importancia comparar los datos desde los resultados basales, es decir directamente en términos del flujo de oxígeno medido.

Puede observarse que las tasas de producción y consumo de oxígeno en el embalse de Valle de Bravo presentaron valores ubicados claramente dentro de los intervalos reportados para otros sistemas acuáticos estudiados con este método. Los valores de PB de VB (media 0.60, rango 0.15 a 0.85 gO₂ m⁻² h⁻¹) se mantuvieron dentro del de rango de 0.28 a 2.62 gO₂ m⁻² h⁻¹ que abarcan los estudios concentrados en el Cuadro 1. Lo mismo sucede con los de respiración y producción neta, aunque en este último caso, el valor mínimo de VB fue ligeramente menor a los abarcados en los estudios enlistados.

Así, además de proporcionar un marco de validez para los datos del presente estudio, el Cuadro 1 permite ubicar a VB en un rango amplio de variabilidad intra e inter ecosistémica en las tasas de producción y consumo de oxígeno. De aquí que subrayemos la importancia de enmarcar con referentes de tiempo y espacio los datos recabados en los estudios de este tipo, como se plantea en este trabajo; sobre todo en el entorno actual de cambio de uso de suelo de las cuencas hidrológicas y de eventos climáticos anómalos o posibles desviaciones de los patrones climáticos locales. En consecuencia con lo anterior, a continuación se examinarán las variaciones espaciales y temporales derivadas del estudio en un periodo de 12 meses, en 4 estaciones de muestreo, en el embalse de Valle de Bravo.

Cuadro 1. Tasas de producción bruta (PB), respiración (R) y producción neta (PN) por unidad de área (gO₂ m⁻² h⁻¹) en sistemas acuáticos (lagos y embalses) eutróficos

| Lago o embalse | Latitud | Estado trófico | Somero/ profundo | Altitud | PB (intervalo) (gO ₂ m ⁻² h ⁻¹) | R (intervalo) (gO ₂ m ⁻² h ⁻¹) | PN (intervalo) (gO ₂ m ⁻² h ⁻¹) | Referencia | |
|--|---------|----------------|------------------|---------|---|--|---|---|--------------------------------|
| Lago Tana, Etiopía ^o | Tr | O | P ^o | A | 0.19 a 0.79 | -0.04 a -0.25 | 0.03 a 0.51 | Wondie <i>et al.</i> 2007 | |
| Bojórquez, Quintana Roo | Tr | | S | Nm | 1.40 | -0.63 | 0.16 | Reyes y Merino 1991 ⁺ | |
| Bojórquez A ¹ , Quintana Roo | Tr | | S | Nm | 1.93 | -0.84 | 0.25 | Reyes y Merino 1991 ⁺ | |
| Bojórquez E, Quintana Roo | Tr | | S | Nm | 2.62 | -1.35 | -0.0075 | Reyes y Merino 1991 ⁺ | |
| Nichupté D ² , Quintana Roo | Tr | | S | Nm | 1.32 | -0.64 | 0.04 | Reyes y Merino 1991 ⁺ | |
| Laguna Madre ⁴ , Texas | | | | Nm | 0.61 | -0.28 | 0.07 | Odum y Wilson 1962 ⁺ | |
| Laguna Madre ⁵ , Texas | | | | Nm | 1.81 | -0.60 | 0.62 | Odum y Wilson 1962 ⁺ | |
| El Verde ⁶ , Sinaloa | | | | Nm | 1.36 | -0.55 | 0.27 | Flores 1988 ⁺ | |
| Sewage discharge Ponds, Texas | | | | | 2.42 | -0.95 | 0.52 | Odum y Wilson 1962 ⁺ | |
| Laguna Mitla ⁷ , Guerrero | Tr | | | | 2.35 | -1.25 | -0.15 | Mee 1977 ⁺⁺⁺ | |
| Seafood waste discharge ⁷ | | | | | 1.41 | -0.76 | -0.1 | Odum <i>et al.</i> 1963 ⁺ | |
| España ^E | N | H | | | 0.28 | 0.06 a 0.60 | -0.31 | Cobelas <i>et al.</i> | |
| Victoria, Uganda | Tr | | S | | | 1.16 a 1.86 | | Mugilde 1993 ^Y | |
| Parakkrama Samudra, Sri Lanka ^K | Tr | E | S | | 0.69 | | | Dokulil <i>et al.</i> 1983 ^Y | |
| Tissawewa, Sri Lanka ^U | Tr | E | S | | | 0.44 a 0.69 | -0.14 a -0.23 | 0.16 a 0.28 | Amarasinghe <i>et al.</i> 2002 |
| Lago Muzahi, Ruanda ^R | Tr | H | S | | | 0.50 a 0.80 | | Mukankomeje <i>et al.</i> 1993 | |
| Valle de Bravo, México | Tr | E | P | A | 0.60 | 0.15 a 0.85 | -0.44 -0.14 a -0.65 | 0.17 -0.36 a 0.52 | Este estudio ⁺⁺⁺⁺ |

Latitud: Tr = tropical, St = subtropical, Te = templado, N > 40° N

Estado trófico: O = bajo contenido de nutrientes u oligotrófico, M = mesotrófico, E = eutrófico, H = hipertrófico

Somero/profundo: S = somero, P = profundo, P^o = Zmax es 14 m

Altitud: Nm = nivel del mar, A = en altitud

Fotótrofos dominantes: ¹ Macroalgas y pastos, ² *Thalassia*, ³ Fitoplancton ⁴ *Halodule*, ⁵ No especifica vegetación dominante, ⁶ *Ruppia*, ⁷ Fitoplancton

Métodos: ⁺Curva diurna de OD, ⁺⁺Curva diurna con contador robótico, ⁺⁺⁺⁺incubaciones *in situ* en botellas claras y oscuras

Variaciones espaciales y temporales

Los Cuadros 2 a 4 presentan las tasas de PB, R y PN por unidad de área en cada muestreo del año de estudio. En el caso de la PB (Cuadro 2), es notorio que las cuatro estaciones presentan medias anuales muy similares, (0.57 a 0.65 gO₂ m⁻² h⁻¹). Es decir, hubo poca variación entre estaciones alrededor de la media general (0.60 \pm desviación estándar [DS] de 0.04, coeficiente de variación [CV] de 6%) para el periodo de estudio. En contraste, la variación temporal fue mucho mayor (la media de todas las estaciones varió entre meses en un intervalo entre 0.15 a 0.85 gO₂ m⁻² h⁻¹, [CV] 29%), confirmando lo descrito en la sección de resultados: los datos aquí generados indican que, en VB, en términos de producción primaria, la variación temporal es significativamente mayor a la espacial.

Cuadro 2. Tasas de producción bruta (PB) integradas por área (gO₂ m² h⁻¹) en las diferentes estaciones de muestreo, en el periodo de agosto de 2006 a agosto de 2007)

| Fecha o periodo | Estaciones | | | | Media espacial | DS | CV (%) |
|-----------------|-------------|-------------|-------------|-------------|----------------|-------------|----------|
| | E2 | E5 | E8 | E12 | | | |
| 02-Ago-07 | 0.55 | 0.64 | 0.61 | 0.82 | 0.66 | 0.12 | 18 |
| 31-Ago-06 | 0.65 | - | 0.60 | 0.70 | 0.65 | 0.05 | 8 |
| 28-Sep-06 | 0.69 | 0.58 | 0.54 | 0.36 | 0.54 | 0.14 | 26 |
| 19-Oct-06 | 0.62 | 0.56 | 0.58 | 0.36 | 0.53 | 0.12 | 22 |
| 16-Nov-06 | 0.56 | 0.57 | 0.65 | 0.57 | 0.59 | 0.04 | 7 |
| 18-Dic-06 | 0.22 | 0.08 | 0.03 | 0.27 | 0.15 | 0.11 | 75 |
| 18-Ene-07 | 0.52 | 0.84 | 0.42 | 0.61 | 0.60 | 0.18 | 30 |
| 15-Feb-07 | 0.47 | 0.70 | 0.50 | 0.51 | 0.54 | 0.10 | 19 |
| 15-Mar-07 | 0.59 | 0.55 | 0.63 | 0.37 | 0.54 | 0.12 | 22 |
| 10-May-07 | 0.67 | 0.89 | 0.82 | 0.85 | 0.81 | 0.09 | 12 |
| 07-Jun-07 | 0.64 | 1.00 | 0.70 | 0.86 | 0.80 | 0.16 | 21 |
| 05-Jul-07 | 0.62 | 0.48 | 0.62 | 0.67 | 0.60 | 0.08 | 13 |
| 02-Ago-07 | 0.73 | 0.93 | 0.69 | 1.04 | 0.85 | 0.17 | 20 |
| Media anual | 0.58 | 0.65 | 0.57 | 0.61 | 0.60 | 0.04 | 6 |
| DS | 0.13 | 0.25 | 0.19 | 0.24 | 0.18 | | |
| CV (%) | 22 | 38 | 33 | 39 | 29 | | |

Aunque la R (Cuadro 3) fue un poco más variable entre las estaciones (media $-0.44 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, [DS] 0.11, [CV] 25%), la variabilidad temporal fue mayor, tanto para la media entre estaciones ([DS] 0.20, [CV] 46%), como para cada una de las estaciones, las cuales mostraron coeficientes de variación de entre 42 y 57%.

Cuadro 3. Tasas de respiración (R) integradas por área ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) en las diferentes estaciones de muestreo, en el periodo de agosto de 2006 a agosto de 2007

| Fecha o periodo | Estaciones | | | | Media espacial | DS | CV (%) |
|-----------------|--------------|--------------|--------------|--------------|----------------|-------------|-----------|
| | E2 | E5 | E8 | E12 | | | |
| 02-Ago-07 | -0.08 | -0.10 | -0.12 | -0.26 | -0.14 | 0.08 | 58 |
| 31-Ago-06 | -0.10 | - | -0.19 | -0.29 | -0.19 | 0.09 | 49 |
| 28-Sep-06 | -0.13 | -0.15 | -0.20 | -0.14 | -0.15 | 0.03 | 19 |
| 19-Oct-06 | -0.40 | -0.43 | -0.83 | -0.87 | -0.63 | 0.26 | 41 |
| 16-Nov-06 | -0.21 | -0.46 | -0.33 | -0.28 | -0.32 | 0.10 | 33 |
| 18-Dic-06 | -0.17 | -0.45 | -0.41 | -1.00 | -0.51 | 0.35 | 69 |
| 18-Ene-07 | -0.33 | -0.68 | -0.52 | -0.34 | -0.49 | 0.17 | 36 |
| 15-Feb-07 | -0.61 | -0.40 | -0.81 | -0.64 | -0.65 | 0.17 | 27 |
| 15-Mar-07 | -0.58 | -0.43 | -0.43 | -0.94 | -0.61 | 0.24 | 40 |
| 10-May-07 | -0.34 | -0.38 | -0.58 | -0.97 | -0.57 | 0.29 | 51 |
| 07-Jun-07 | -0.43 | -0.59 | -0.59 | -0.85 | -0.61 | 0.18 | 29 |
| 05-Jul-07 | -0.22 | -0.27 | -0.24 | -0.23 | -0.24 | 0.02 | 9 |
| 02-Ago-07 | -0.47 | -0.54 | -0.71 | -0.69 | -0.62 | 0.12 | 20 |
| Media anual | -0.31 | -0.41 | -0.46 | -0.58 | -0.44 | 0.11 | 25 |
| DS | 0.18 | 0.17 | 0.24 | 0.33 | 0.20 | | |
| CV (%) | 57 | 42 | 52 | 57 | 46 | | |

La PN fue el parámetro que más variabilidad mostró, tanto entre estaciones como de manera más importante, en el tiempo (Cuadro 4). La variación entre estaciones fue más grande que la de la PB y que la de la R (PN media $0.17 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, [DS] 0.11, [CV] 66%). Sin embargo, la variabilidad temporal fue mucho mayor, tanto en el análisis intra-anual de la media de las estaciones ([DS] 0.25 y [CV] 150%), como para cada estación (variando el CV, de 78% en la E2 a 1106% en la E12).

Cuadro 4. Tasas de producción neta (PN) integradas por área ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) en las diferentes estaciones de muestreo, en el periodo de agosto de 2006 a agosto de 2007

| Fecha o periodo | Estaciones | | | | Media espacial | DS | CV (%) |
|--------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|----------------|-------------|-----------|
| | E2 | E5 | E8 | E12 | | | |
| 02-Ago-07 | 0.47 | 0.54 | 0.50 | 0.57 | 0.52 | 0.04 | 8 |
| 31-Ago-06 | 0.55 | | 0.41 | 0.41 | 0.46 | 0.08 | 17 |
| 28-Sep-06 | 0.56 | 0.43 | 0.35 | 0.22 | 0.39 | 0.14 | 36 |
| 19-Oct-06 | 0.22 | 0.13 | -0.25 | -0.52 | -0.10 | 0.34 | 332 |
| 16-Nov-06 | 0.35 | 0.12 | 0.32 | 0.29 | 0.27 | 0.11 | 39 |
| 18-Dic-06 | 0.05 | -0.37 | -0.38 | -0.73 | -0.36 | 0.32 | 89 |
| 18-Ene-07 | 0.19 | 0.16 | -0.10 | 0.27 | 0.13 | 0.16 | 123 |
| 15-Feb-07 | -0.14 | 0.29 | -0.32 | -0.13 | -0.07 | 0.26 | 355 |
| 15-Mar-07 | 0.01 | 0.12 | 0.20 | -0.57 | -0.06 | 0.35 | 602 |
| 10-May-07 | 0.33 | 0.51 | 0.25 | -0.12 | 0.24 | 0.26 | 109 |
| 07-Jun-07 | 0.21 | 0.42 | 0.11 | 0.00 | 0.18 | 0.18 | 96 |
| 05-Jul-07 | 0.40 | 0.22 | 0.38 | 0.44 | 0.36 | 0.10 | 28 |
| 02-Ago-07 | 0.27 | 0.39 | -0.02 | 0.36 | 0.25 | 0.19 | 76 |
| Media anual | 0.27 | 0.25 | 0.11 | 0.04 | 0.17 | 0.11 | 66 |
| DS | 0.21 | 0.25 | 0.30 | 0.42 | 0.25 | | |
| CV (%) | 78 | 101 | 268 | 1106 | 150 | | |

La poca variación encontrada entre estaciones respalda el planteamiento de homogeneidad espacial hidrológica en Valle de Bravo, propuesto por Merino *et al.* (en prensa) y Nandini *et al.* (en prensa), autores estos últimos que, a través del estudio de la comunidad del zooplancton, concluyen que los impactos antropogénicos que inciden de forma puntual en el cuerpo de agua (focos de desechos, inyecciones de agua de la presa Colorines, etc.) se reflejan en la dinámica del sistema en su conjunto. Merino *et al.* (en prensa), a su vez, establecen que el régimen de intenso viento que mezcla continuamente el epilimnion determina la homogeneidad espacial del embalse. Estas condiciones las comparten todas las estaciones y, por tanto, la comunidad biótica de la capa de producción.

Las pequeñas diferencias entre estaciones están definidas básicamente por: 1) la ubicación de las estaciones de muestreo (ver Figura 1), donde la E12 es la estación más litoral y tiene influencia de la descarga del río Amanalco, la profundidad de esta estación está cerca de la profundidad media de la termoclina en el lago y dada su baja pendiente, la mezcla se ve favorecida. El parámetro de

estratificación sustenta dicho comportamiento, al mostrar que la columna de agua en la E12 es mucho menos estable que las otras estaciones (ver Figura 27). Por su parte, la E8 está influenciada por inyecciones o extracciones, ejecutadas por la CONAGUA Ramírez-Zierold *et al.* 2007; Ramírez-Zierold, enviado); 2) la cantidad de luz recibida por las incubaciones (la E12 fue la estación que recibió menos luz, dado el itinerario en que se ejecutaban los muestreos, Figura 25). Por lo anterior, podemos considerar que de la poca profundidad y baja estratificación de la E12 no se derivan diferencias fundamentales con las otras estaciones de muestreo, ya que la capa mezclada del embalse comprende la capa de producción, que fue el objeto principal del presente análisis. Por otro lado, las diferencias en la cantidad de luz fueron normalizadas para todas las estaciones, como se presentará en párrafos posteriores (ver relaciones PB/radiación solar, Figura D35).

En virtud de la homogeneidad espacial descrita, discutiremos las variaciones temporales utilizando la media de las estaciones para facilitar el análisis y resaltar los rasgos principales de los patrones observados.

La producción bruta mostró el patrón temporal más regular de los tres parámetros, pero sin exhibir una tendencia neta marcada durante el periodo estudiado (Figura 18). El rasgo más importante en su evolución fue la drástica caída de diciembre a solamente $0.15 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, la cuarta parte de la media (Cuadro 2), en contraste con el resto de los meses en los que la PB se mantuvo por encima de $0.53 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. El otro rasgo importante en el patrón de PB fue un incremento a partir de marzo de 2007 que se mantuvo durante el resto de la estratificación de ese año, con excepción del mes de julio, cuando hubo una nueva caída aislada de la PB (Figura 18).

La respiración sí mostró una tendencia clara durante el periodo de estudio (Figura 19), cuatriplicando su magnitud (de -0.15 a $-0.60 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, Cuadro 3). Sobre este patrón general se observaron dos desviaciones importantes. La primera, en el mes de octubre cuando la R aumentó drásticamente al iniciar la circulación. El segundo caso fue en el muestreo de julio, cuando la respiración se redujo a la cuarta parte, coincidentemente con la reducción de la PB descrita arriba

La variación temporal de PN corresponde a la combinación de los patrones de PB y R. El resultado es un patrón con más variabilidad pero con una forma cóncava (Figura 20), que se asemeja a lo esperado en un ciclo anual: un decremento de la PN hacia el invierno y el periodo de circulación, y

una recuperación con la nueva estratificación y el regreso a la parte cálida del año. Las principales variaciones sobre este patrón son dos importantes caídas aisladas de la PN, que corresponden a: 1) el drástico incremento de la R del muestreo de octubre, y 2) la marcada disminución de PB en el mes de diciembre. Los efectos del otro salto que presentaron tanto PB como R, en julio, se neutralizan uno al otro, por lo que no hubo en ese mes una variación importante de la PN.

Resumiendo de manera global, el rasgo más sobresaliente de la variación temporal observada en VB es el marcado mínimo anual de producción de diciembre. En este momento, tanto PB como PN presentaron los valores más bajos de todo el periodo (Figuras 18 y 20), la biomasa fitoplanctónica también descendió hasta su mínimo anual (Figura 22) y la capa trofогénica de VB mostró un comportamiento netamente heterotrófico (Figuras 20 y 44).

Factores que pueden regular las variaciones del metabolismo en Valle de Bravo

En virtud de que tanto las tasas de producción y respiración, como los diversos factores que podrían modularlas variaron principalmente en el eje temporal, en las siguientes secciones se discute la medida en que dichas variaciones de producción y de respiración podrían explicarse con cada uno de estos factores, y los mecanismos que podrían estar operando en cada caso.

Temperatura

Al comparar las variaciones de la temperatura (Figura 24) con las de PB, R y PN (Figuras 18, 19 y 20), resulta claro que si bien la variación claramente estacional de la temperatura puede estar generando una pequeña parte de la variación de las tasas de producción y respiración, particularmente en el caso de PN, las variaciones de la temperatura no parecen ser claramente responsables de los grandes rasgos que presentan los patrones temporales de PB, R y PN. Solamente al marcado descenso de la temperatura que se presentó entre noviembre y diciembre (descenso de 2.4 °C, Figura 24) podría atribuírsele un cierto efecto sobre el patrón temporal de producción, al postular que pudiese haber afectado a las poblaciones de fitoplancton y a su velocidad de crecimiento, contribuyendo de alguna manera a la ocurrencia del mínimo diciembre de 2006.

Sin embargo, es bien conocido que las tasas de las reacciones bioquímicas, las tasas metabólicas celulares y casi todas las tasas de actividad biológica se incrementan exponencialmente con la temperatura. Esta cinética está descrita como factor de Boltzmann o bien, la relación:

$$e^{-E/kT} \quad (\text{Brown } et al. 2004, \text{ ver detalles en Introducción})$$

que describe la dependencia de la temperatura de, virtualmente todos los organismos, desde microbios unicelulares a plantas y animales multicelulares (Gillooly *et al.* 2001, 2002).

Por ello, para evaluar cuantitativamente la relación de PB, PN y R con la temperatura ambiental se estudió la correlación de los logaritmos naturales de los tres parámetros con dicho factor. Como era esperado, PB y PN se incrementaron con la temperatura, y sus logaritmos mostraron una correlación positiva (Figura 33 a, c), siendo ligeramente menor la de la producción bruta ($R^2=0.032$) que la de la producción neta ($R^2=0.057$). Este último valor es muy similar al de la misma correlación reportada por López-Urrutia *et al.* (2006), estimada sobre el metabolismo del fitoplancton marino ($R^2=0.06$), respaldando que el efecto de la temperatura sobre la producción en VB es de la magnitud establecida, de manera general.

Por otro lado, el hecho de que la correlación entre producción y temperatura concurre con el ciclo circulación-estratificación apunta a que la variación de la producción entre estas dos etapas probablemente responde al conjunto de factores y procesos que cambian en el embalse entre los periodos de circulación y estratificación, más que a la temperatura en sí. También resalta la propuesta de que, a diferencia de otros sistemas, la producción durante el periodo estratificado en VB no estuvo limitada por nutrientes, posiblemente debido a los eventos de mezcla en los márgenes del embalse (boundary-mixing), que proveen pulsos de fertilización (ver Merino-Ibarra *et al.* en prensa). Adicionalmente, el hecho de que la respiración presentó, aparentemente, una relación inversa con la temperatura (Figura 33b), cuando está claramente establecido que a nivel celular dicha relación es positiva, supone la dominancia de otros efectos (posiblemente asociados al ciclo monomítico) sobre la respiración en VB.

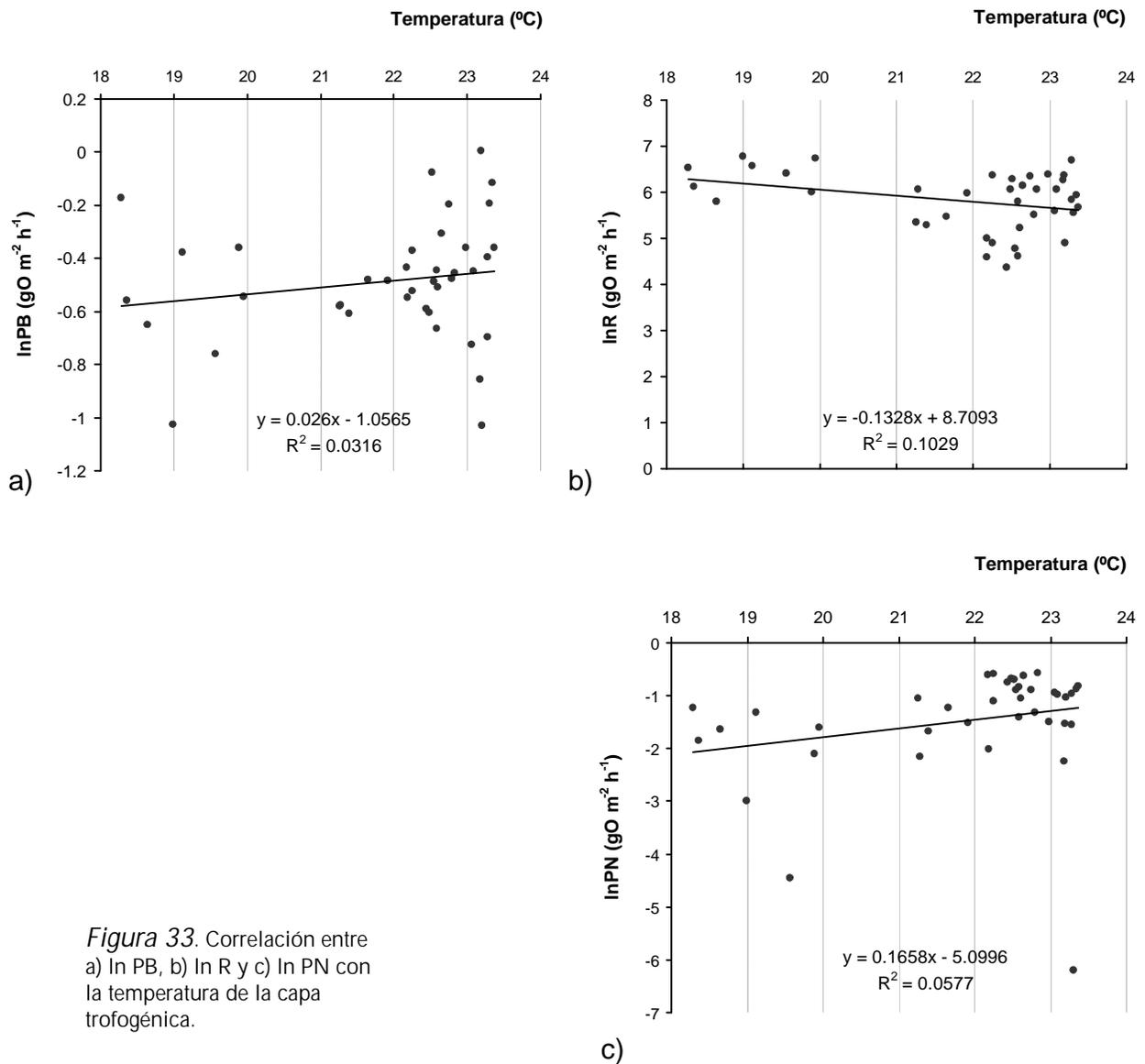


Figura 33. Correlación entre a) ln PB, b) ln R y c) ln PN con la temperatura de la capa trofógena.

Radiación solar

La luz es un factor determinante de la producción primaria (Lewis 1987); aunque en los trópicos no cambia tan drásticamente a lo largo del ciclo anual, en la escala de tiempo de las incubaciones realizadas sí puede presentar variaciones importantes. Así lo reveló el registro de la radiación solar en los días de muestreo de la Figura 25, donde se observan variaciones importantes en los muestreos en días nublados, que se superponen al patrón estacional (verano-invierno) y hacen evidente la necesidad de analizar los datos de PB en función de la cantidad de luz recibida durante los intervalos de incubación. Para ello se normalizaron las tasas de PB (gO₂ m⁻² h⁻¹) con la cantidad

total de luz recibida durante el periodo de incubación específico de cada estación en cada uno de los muestreos. La relación PB/radiación solar así obtenida (Figura 34) muestra el potencial de productividad en el sistema en cada momento.

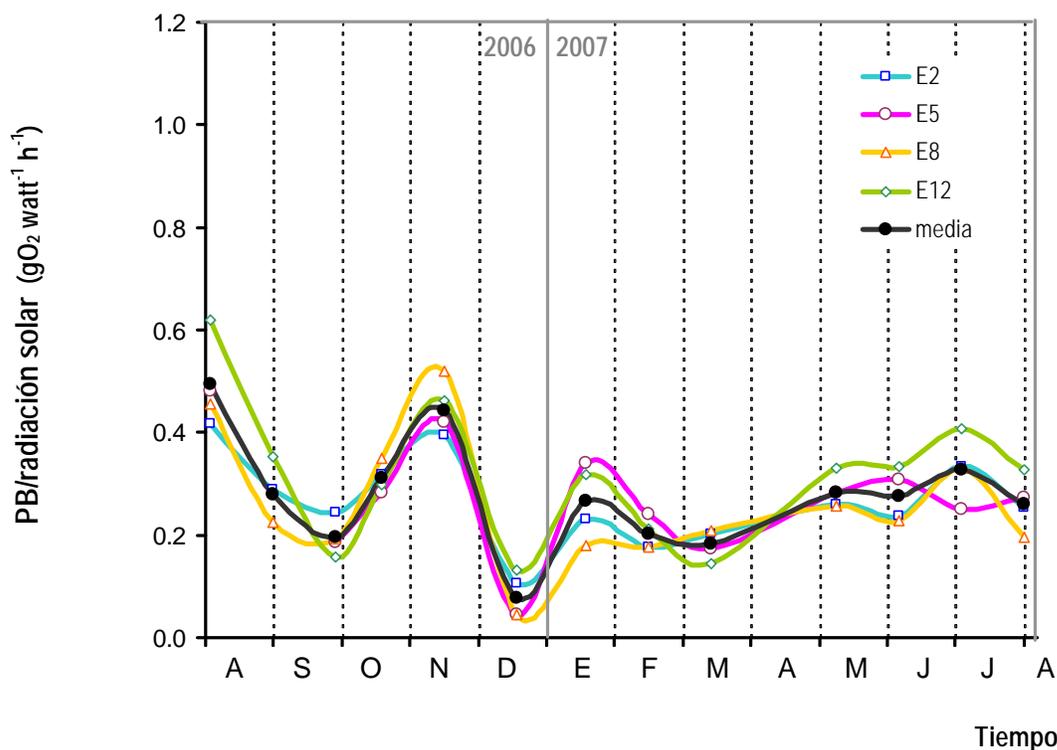


Figura 34. Variación de las relaciones PB/radiación solar en el embalse de Valle de Bravo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. Se muestran valores para cada estación de muestreo y la media espacial. Nota: Los valores PB tras la "corrección" representan valores relativos ya que se utilizó la cantidad de luz que llegó a la superficie del lago ($W m^{-2}$) en lugar de la cantidad de luz (PAR) efectivamente disponible para el fitoplancton a lo largo de la zona fótica.

Uno de los resultados más sobresalientes de esta normalización fue la significativa reducción de la heterogeneidad entre las estaciones de muestreo (compárese la figura 34 con la figura 18). Este resultado respalda la reproducibilidad y validez de los datos (y con ello, de la metodología utilizada). Por otro lado, el hecho de que las pequeñas diferencias de PB observadas entre estaciones se deban principalmente a las diferencias en la cantidad total de luz recibida en cada incubación, respalda la propuesta de alta homogeneidad espacial del sistema y de que las variaciones de su metabolismo se presentan en el eje temporal.

Por otro lado, la Figura 35, en la que se comparan las medias de la PB original y de la PB/radiación solar, permite observar los cambios que experimentó la media espacial de PB al ser corregida por

luz, lo que ayuda a visualizar los rasgos del patrón temporal de la PB debidos a la luz recibida en cada incubación.

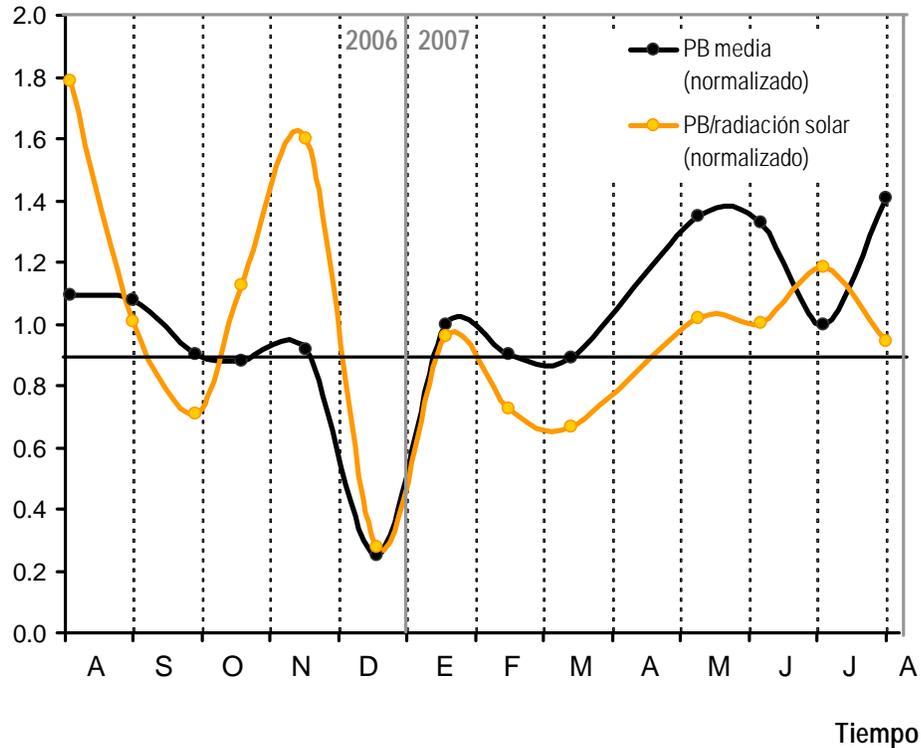


Figura 35. Valores normalizados (X_i/media) de producción bruta (PB) y de PB/radiación solar en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. La normalización permite comparar directamente las dos variables a pesar de que tienen rangos de valores y unidades diferentes.

Puede observarse que la drástica reducción de la PB del mes de julio de 2007 se debió esencialmente a las condiciones de poca luz bajo las cuales se llevó a cabo este muestreo respecto a los otros y, en particular, a los otros meses de la estratificación de 2007 (ver Figura 25). Una vez normalizada por las diferencias en la luz recibida, la PB de julio fue muy similar a la del resto de los meses de la estratificación (Figuras 34 y 35), desapareciendo el salto originalmente presente en el patrón temporal.

Otro rasgo que podría esperarse, se debiese a la baja disponibilidad de luz, es el mínimo de PB de diciembre, dado que éste es el muestreo más cercano al solsticio de invierno, cuando se presentaría el mínimo anual de radiación diaria. Sin embargo, es notable que la PB de diciembre no se

modificó al ser normalizada por la luz recibida durante ese muestreo, a diferencia de lo que ocurrió con otros meses (Figura 35). En este sentido, en contra de lo esperado, queda claro que la luz no fue un factor determinante de la baja producción de diciembre de 2006, por lo que el rasgo más marcado del patrón de PB requiere aún de explicación.

Por otro lado, la normalización de PB también permite obtener información sobre el potencial productivo de la comunidad y su variación en el tiempo. En el patrón original, las tasas más altas de PB se presentaron en tres meses (mayo, junio y agosto) de la estratificación de 2007 (Figuras 18 y 35). En contraste, al ser corregida por la luz, la PB muestra los mayores potenciales productivos en agosto de 2006 y noviembre de 2006. En el mes de noviembre, se trata del inicio del periodo de circulación, cuando la mezcla total del embalse pone a disposición del fitoplancton los nutrientes acumulados en el hipolimnion a lo largo del año, lo que podría explicar el mayor potencial de crecimiento. Para el caso del mes de agosto puede postularse que se debiese a la ocurrencia de pequeños eventos de mezcla como proponen Merino-Ibarra *et al.* (en prensa). Más adelante se abundará sobre esta posibilidad y su relación con el nivel del embalse, utilizando diversas evidencias, como la concentración de OD en profundidad entre otras.

Nutrientes en la capa de producción

La disponibilidad de nutrientes frecuentemente juega un papel importante en la regulación de la producción primaria de los sistemas epicontinentales (Lewis 1987). Al mismo tiempo, las concentraciones de nutrientes son el resultado de la compleja dinámica a que éstos están sujetos, la cual incluye una gran variedad de procesos que ocurren simultáneamente, incluyendo la asimilación por los productores primarios, su remineralización y excreción, así como otras transformaciones heterotróficas, como la nitrificación y la desnitrificación; por lo que la interpretación de los patrones de variación de dichas concentraciones no es generalmente unívoca. En el caso de VB, esta situación se ilustra en la escasa relación entre los patrones de variación de los nutrientes (Figuras 29 a 31) y los de PB y PN (Figuras 18 y 20).

Una estrategia comúnmente usada es la búsqueda del nutriente limitante de la producción, utilizando para ello la proporción entre los nutrientes disponibles en relación con la de los requerimientos del fitoplancton, propuesta por Redfield (1958) en su ya clásico trabajo. Por otro

lado, en los sistemas eutróficos, donde las concentraciones de nutrientes suelen ser elevadas, se ha postulado el uso de umbrales mínimos para determinar si existe limitación o no por un nutriente (Reynolds 1999).

Merino-Ibarra *et al.* (en prensa), con base en la relación nitrógeno inorgánico disuelto: fósforo reactivo disuelto (NID:FRD) en el epilimnion (en 2001 y 2002), sugirieron la posible limitación por nitrógeno durante la estratificación en VB, y por fósforo durante la circulación (NID:FRD de 12 y 86, respectivamente).

Al respecto, el patrón temporal de la relación NID:FRD (Figura 36) no sugiere limitación por nitrógeno en ningún momento del periodo de observación de este trabajo, dado que siempre se presentó una proporción NID:FRD mayor o igual al 16 propuesto por Redfield (1958). Durante el periodo de circulación, la media de la relación NID:FRD fue 153, mientras que en el periodo estratificado, el promedio epilimnético fue de 39. Durante la estratificación de 2007, el promedio de concentración de NID ($5.9 \mu\text{mol L}^{-1}$) en la capa de producción sí fue inferior al umbral de limitación por nitrógeno ($6 - 7 \mu\text{mol L}^{-1}$) propuesto por Reynolds (1999) y Sas (1989). Sin embargo, dado que éste fue precisamente el periodo de mayor producción (Figura 18), no parece que el nitrógeno controlara la producción en este momento tampoco.

Dado que la elevada proporción NID:FRD (Figura 36) estaría indicando la posibilidad de una limitación de la comunidad fitoplanctónica por disponibilidad de fósforo durante todo 2006-2007, conviene comparar las concentraciones de FRD (Figura 28) con el umbral ($0.1 \mu\text{mol L}^{-1}$) propuesto por Reynolds (1999) para la existencia de dicha limitación. Solamente en el mes de enero se presentó una concentración media ligeramente inferior ($0.09 \mu\text{mol L}^{-1}$) a dicho umbral. Sin embargo, la producción en el mes de enero no fue inferior a la media anual (Figura 18). En contraste, durante el mínimo de diciembre la concentración de FRD en la capa de producción fue de más del doble ($0.23 \mu\text{mol L}^{-1}$) del umbral considerado limitante, por lo que tampoco resulta evidente un efecto regulador de la disponibilidad de fósforo sobre la producción en VB durante el periodo estudiado.

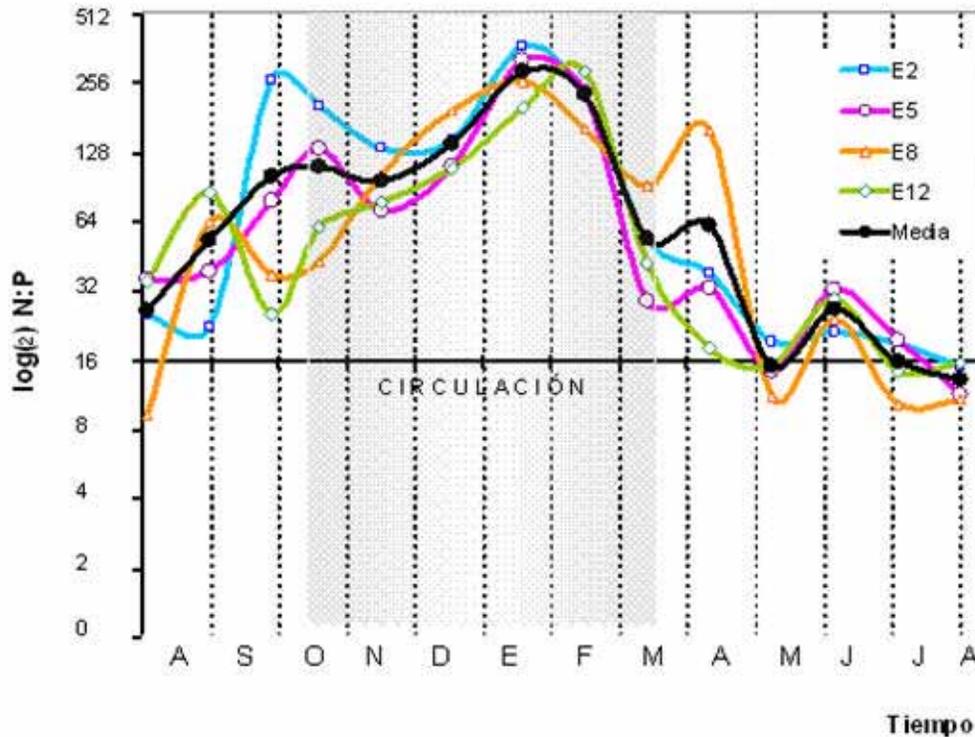


Figura 36. Variación de la proporción nitrógeno inorgánico disuelto:fósforo reactivo disuelto (NID:FRD) en la capa de producción en el embalse de Valle de Bravo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. La escala de las ordenadas es logarítmica en base dos para que cada intervalo corresponda a un cambio similar de la proporción N:P en ambos sentidos. El eje de las abscisas se ha colocado sobre la proporción de Redfield (N:P= 16) para separar las áreas con posible limitación por fósforo de las de nitrógeno. El área sombreada señala el periodo de circulación del embalse.

En la búsqueda de la posible regulación de la producción por los nutrientes en VB, el marcado mínimo anual de producción observado en diciembre es el rasgo que resultaría mejor candidato a una condición de limitación por uno de los nutrientes. Si ocurre un reemplazo de especies en el fitoplancton asociado al periodo de circulación (Cruz 2007), donde las diatomeas son favorecidas sobre las cianobacterias, el silicio podría ser limitante de la producción en este periodo, dado el elevado requerimiento de este elemento por parte de las diatomeas. Sin embargo, las elevadas concentraciones de SRD ($> 450 \mu\text{mol L}^{-1}$) que se presentaron durante todo el periodo de circulación en la capa de producción (Figura 32) y en particular en los meses de noviembre y diciembre de 2006 (645 y $475 \mu\text{mol L}^{-1}$, respectivamente) indican que tampoco se presentó limitación por silicio durante el mínimo de producción.

Herbivoría

Como se ha detallado en las secciones anteriores, resulta difícil explicar plenamente el marcado mínimo anual de la producción primaria mediante los factores hasta ahora analizados (temperatura, luz y nutrientes), dado que ninguno de ellos mostró una variación drástica exclusivamente durante el mes de diciembre, como sí lo hizo la producción bruta.

En este sentido, el efecto de la herbivoría a cargo del zooplancton permite explicar mejor el descenso de la producción primaria de diciembre de 2006. En general, durante el periodo de circulación del embalse de VB es cuando el zooplancton alcanza su mayor densidad (Jiménez-Contreras en elaboración). En 2006 y 2007, este incremento fue particularmente intenso (Figura 37). La biomasa de los copépodos aumentó en un 170% del muestreo de noviembre al de diciembre, mientras que la de los cladóceros se incrementó 1200%, alcanzando el mayor máximo observado entre 2005 y 2007, periodo en el que se ha estudiado el zooplancton en VB en el marco del proyecto en que se ubica también esta tesis. Puede así postularse que la causa más probable de la drástica reducción de la PB durante diciembre fue una intensa herbivoría, que pudo ocasionar una fuerte reducción de la biomasa fitopláctónica en este momento. La reducción en enero de 2007 de la biomasa del zooplancton, nuevamente a la cuarta parte de la de diciembre, permitiría a su vez, la recuperación de la PB a los niveles anteriores al mínimo de diciembre, como se observa en la Figura 18.

Se ha observado que la herbivoría por cladóceros y copépodos tiene un amplio efecto en la dinámica sucesional del fitoplancton de aguas continentales (e.g., Hanson y Butler 1990, Sarnelle 1993, 2005). También se ha señalado la mayor palatabilidad de las diatomeas sobre otros grupos como las cianobacterias (Agasil y Noges 2005). En este sentido, la predominancia de las Bacillariophyceae (diatomeas) durante el periodo de circulación en VB (Cruz 2007) favorecería un mayor efecto de la herbivoría durante esta época que en el periodo estratificado, cuando predominan Cyanophyceae (cianobacterias). Esto también permite explicar que no se presente una reducción similar de la PB durante el segundo incremento del zooplancton que se observa en la Figura 37, dado que éste se presentó durante la estratificación (de 2007).

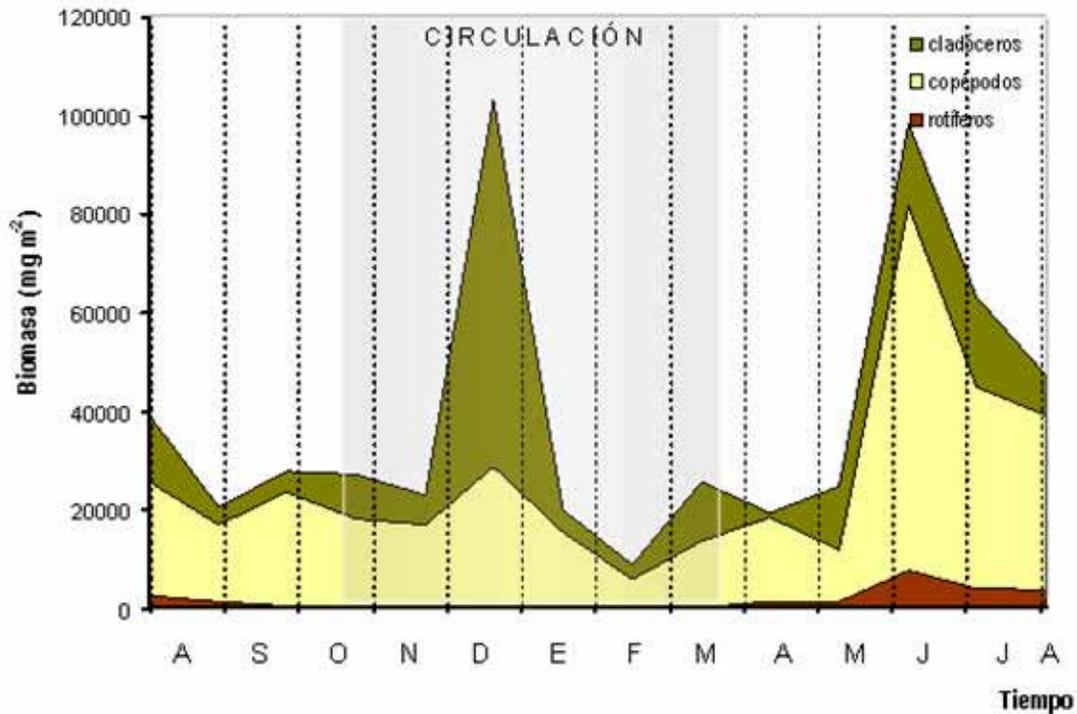


Figura 37. Biomasa de zooplancton (cladóceros, copépodos y rotíferos). Los valores representan la biomasa en la columna de agua por unidad de área (mg m^{-2}) en Valle de Bravo en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007 (Jiménez-Contreras en elaboración). El área sombreada representa el periodo de circulación del embalse.

Particularidades de 2006-2007: los procesos de mezcla y el descenso del nivel del embalse

Circulación y estratificaciones

Gran parte de la variación temporal de la producción y la respiración en VB (Cuadros 2, 3 y 4) ha sido asociada al ciclo estratificación-circulación del embalse. Adicionalmente, por las fechas en que se realizaron los muestreos (agosto a agosto), se obtuvieron observaciones durante dos periodos de estratificación distintos. Por lo anterior, en esta sección se analizarán las diferencias por periodos (la circulación y los dos periodos estratificados), con el propósito de identificar mejor los efectos del

ciclo estratificación-circulación, y la posibilidad de variaciones inter-anales durante la estratificación. Los periodos son: estratificación 2006 (agosto a septiembre de 2006), circulación (octubre de 2006 a marzo de 2007) y estratificación 2007 (mayo a agosto de 2007). En el Cuadro 5 se presentan los valores PB, R y PN para cada uno de estos periodos y la media de todo el año estudiado.

Cuadro 5. Tasas de producción bruta (PB), respiración (R) y producción neta (PN) integradas por área ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) en la capa trofógena, de Valle de Bravo en los tres periodos definidos entre agosto de 2006 y agosto de 2007

| Periodo | PB | R ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) | PN |
|-----------------------------------|-------------|--|--------------|
| Estratificación 2006 ¹ | 0.60 | -0.16 | 0.46 |
| Circulación ² | 0.49 | -0.53 | -0.03 |
| Estratificación 2007 ³ | 0.76 | -0.51 | 0.26 |
| Media (todo el periodo) | 0.60 | -0.44 | 0.17 |

Periodos: ¹Estratificación 2006 (agosto a septiembre de 2006), ²Circulación (octubre de 2006 a marzo de 2007), ³Estratificación 2007 (mayo a agosto de 2007).

La PB mantuvo gran estabilidad a lo largo del año (Cuadros 2 y 5), es notable que disminuyó durante la circulación (sobre todo debido al descenso de diciembre-2006). Otro rasgo interesante es que la PB fue diferente entre los dos periodos estratificados, en el de 2007 fue 14% mayor que en el de 2006. El consumo de oxígeno (R), por otro lado, varió más entre los periodos (Cuadro 5), aumentando significativamente de un periodo estratificado al otro, al triplicarse en la estratificación de 2007 respecto a la de 2006. La PN, por el contrario, fue 43% mayor en el periodo estratificado de 2006 que en el de 2007 (Cuadro 5); su mínimo ocurrió durante la circulación del embalse cuando en la capa de producción se consumió más de lo que se produjo. Llama la atención la existencia de diferencias de tal magnitud entre las dos estratificaciones, por lo que el origen de las mismas amerita ser analizado.

Las diferencias de la circulación con las estratificaciones están dirigidas, como es evidente, por la mezcla que sucede continuamente durante los meses de circulación (con una frecuencia al menos

diaria, debido al ciclo diario de calentamiento-enfriamiento y la convección resultante). Los procesos de mezcla afectan profundamente las condiciones del embalse: se incrementa la turbulencia, aumenta la profundidad de penetración de la luz, se distribuyen homogéneamente en la columna de agua el oxígeno y los nutrientes, así como el fitoplancton mismo; afectando el sistema a tal grado que la comunidad cambia, y por tanto la manera en que ocurren la fotosíntesis y la respiración, es decir, el metabolismo del sistema.

En virtud del gran impacto que la mezcla puede ejercer sobre las comunidades acuáticas, y de que se ha propuesto que en VB pueden presentarse pequeños eventos de mezcla durante la estratificación -como resultado de la interacción de las ondas internas generadas por el viento con las orillas (Merino-Ibarra *et al.* en prensa) y el fondo del embalse (Monroy 2004)-, es posible que la diferencia entre las dos estratificaciones observadas se debiese a la ocurrencia, en mayor o menor grado, de estos eventos.

Se examinaron varias herramientas para evidenciar, indirectamente, la importancia de estos eventos de mezcla durante los periodos estratificados y su impacto en la producción y, sobre todo, en la respiración: 1) el parámetro de estratificación para comparar la estabilidad de la columna de agua en diferentes momentos del ciclo anual, 2) el análisis de la concentración del oxígeno disuelto en el hipolimnion durante el periodo de estratificación, y 3) la disminución de la concentración de silicio reactivo disuelto en la capa de producción.

Parámetro de estratificación

El parámetro de estratificación (Φ), propuesto por Simpson *et al.* (1977), podría aportar información sobre los posibles eventos de mezcla en VB (Figura 38), debido a que es una medida relativa, basada en las diferencias de densidad, de la energía necesaria para mezclar totalmente la columna de agua. De esta forma, a mayor estabilidad de la columna de agua, se requerirá más energía (mayor Φ).

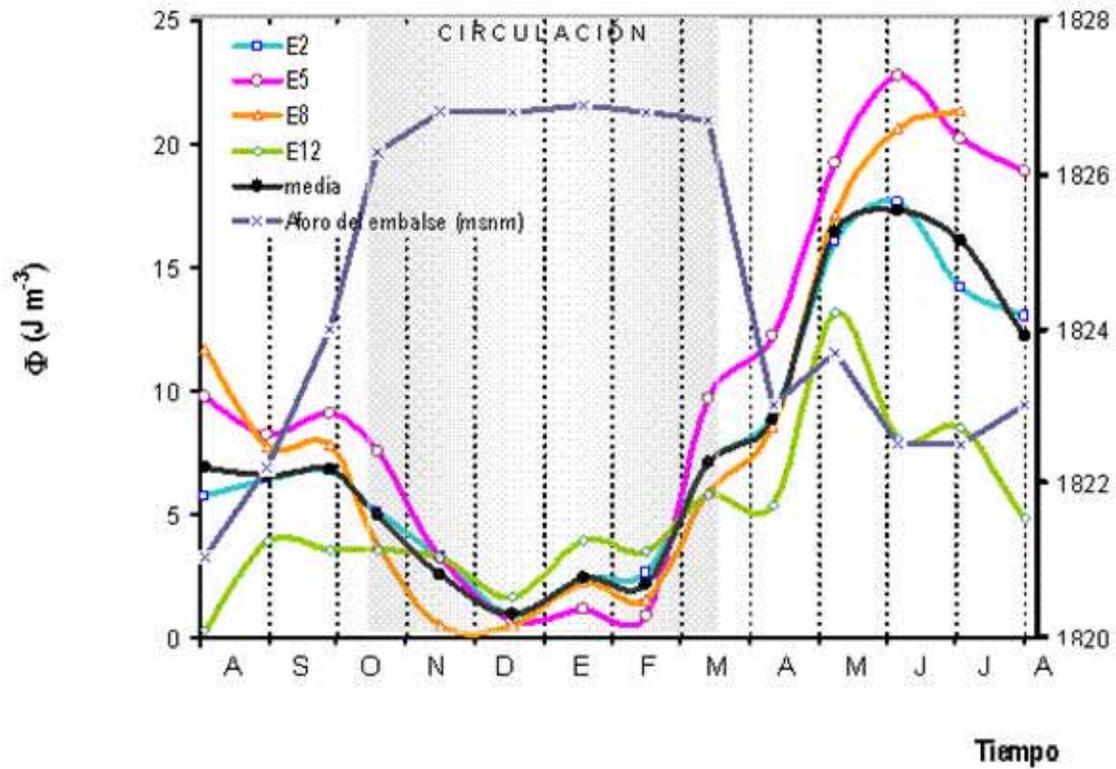


Figura 38. Parámetro de estratificación (Φ , $J m^{-3}$) en las 4 estaciones de muestreo y su promedio; y nivel relativo del embalse (msnm) en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. El área sombreada representa el periodo de circulación del embalse.

Las diferencias entre las estaciones probablemente se relacionan con variaciones de los procesos que estabilizan y desestabilizan la columna de agua, derivadas de su ubicación relativa a la dirección de entrada del viento a la presa y de su intensidad. Así, la posición litoral de la E12, el elevado fetch y su baja profundidad participan en la poca estratificación que mostró su columna de agua en el periodo anual. La E2, por su parte, se encuentra en la zona donde ocurren hundimientos de agua (Merino *et al.* 2003) y donde Monroy (2004) identifica que la turbulencia asociada a las ondas internas sería máxima, dado que pueden tocar fondo cerca de esta estación.

Por otro lado, el parámetro de estratificación ilustra bien el efecto del periodo de circulación, cuando Φ se reduce casi hasta cero, así como el inicio de la estratificación con un marcado incremento entre los meses de febrero y marzo.

El parámetro de estratificación también muestra relación con los cambios en el aforo del lago. Al considerar particularmente los periodos de estratificación 2006 y 2007, la Figura 38 refiere que los bajos valores de estratificación de 2006 están regidos por los niveles más bajos del embalse, el mínimo histórico (al menos de la última década) fue registrado en julio de 2006.

Sin embargo, Φ parece tener una aplicación limitada para la identificación de eventos de mezcla. Un problema deriva de que su valor puede aumentar por el calentamiento intenso de la capa superficial, que incrementaría el gradiente vertical de densidad. Así, la diferencia entre las estratificaciones de 2006 y 2007 podría deberse a las temperaturas superiores (alrededor de 0.5 °C, ver Figura 24) alcanzadas en la de 2007 respecto a la de 2006. Otra limitante, radica en la ausencia de otros referentes de la magnitud de dicho parámetro para compararlos con VB. En todo caso, lo que sí indican los valores de Φ es que durante la estratificación de 2007 se requería mayor energía que en la de 2006 para mezclar totalmente la columna.

La presencia de oxígeno disuelto en el hipolimnion

Al iniciar la estratificación en VB, el oxígeno se agota rápidamente en el hipolimnion, y éste permanece completamente anóxico desde abril hasta septiembre (Merino-Ibarra *et al.* en prensa). Así sucedió durante 2001 y 2002 (Monroy 2004), 2003, 2004 y 2005 (Ramírez-Zierold enviado), por lo que se esperaba que en el periodo de observación de esta tesis también fuese así. En contraste, hay evidencia de la presencia de oxígeno en el hipolimnion durante el periodo de estratificación de 2007. Así lo muestran los perfiles de oxígeno de la estación 2 durante los muestreos de mayo, junio, julio y agosto, cuya parte más profunda se presenta en la Figura 39.

Como puede apreciarse, aunque en el mes de abril ya se habían alcanzado condiciones anóxicas en el hipolimnion, en los cuatro meses siguientes se observaron concentraciones que oscilaron entre 0.2 y 0.4 mg L⁻¹. La presencia de oxígeno por debajo de los 10 m de profundidad en VB en esta época del año solamente puede deberse a procesos físicos, dado que la capa fótica termina alrededor de los 8 m. Estos procesos no pueden ser más que eventos de mezcla de extensión y duración relativamente restringidas (como los propuestos por Merino-Ibarra *et al.* en prensa), dado que el sistema permanece estratificado.

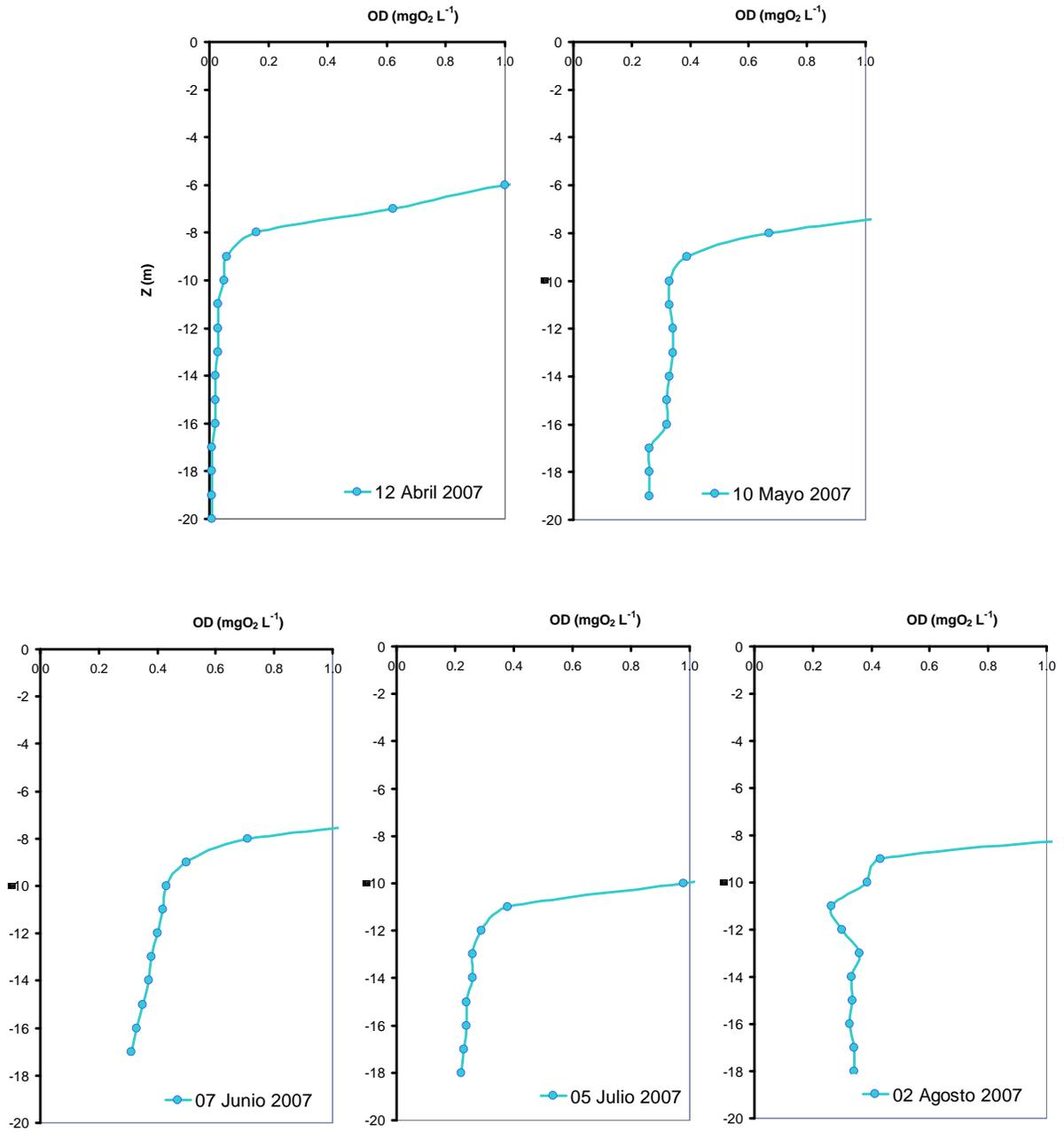


Figura 39. Concentración hipolimnética de oxígeno disuelto ($\text{mgO}_2 \text{L}^{-1}$) en el periodo de estratificación de 2007. Los valores corresponden a la Estación 2 entre abril y agosto de 2007.

Por otro lado, la presencia de oxígeno hipolimnético en cuatro muestreos consecutivos indica que dichos eventos tienen una frecuencia relativamente elevada. En un ejercicio teórico, si utilizáramos las tasas de respiración (en la profundidad donde $\text{PB}=0$, en $\text{mgO}_2 \text{L}^{-1} \text{h}^{-1}$) de estos momentos y si no hubiera mezcla ni entrada de OD al hipolimnion; dicha respiración consumiría todo el oxígeno

presente a los 14 m de profundidad en menos de un día (entre 4.7 y 13.2 h) a las tasas de respiración de mayo, junio y agosto de 2007 y en un lapso de 15.5 días a la particularmente baja tasa de respiración del mes de julio de 2007.

Lo anterior implica tanto que deben existir procesos de reposición del oxígeno en el hipolimnion (e.g., eventos de mezcla), como que estos eventos suceden con una alta periodicidad, cercana a la diurna, dado que de no ser así sus efectos en la distribución de oxígeno serían rápidamente borrados por la intensa actividad metabólica que presenta VB en estos momentos (Cuadros 3 y 4). Esto es consistente con lo postulado por Merino-Ibarra *et al.* (en prensa), quienes plantean que dichos eventos de mezcla se deberían a la oscilación de ondas internas generadas por el viento.

La disminución de la concentración de SRD en la capa de producción

El descenso en la concentración de SRD en aguas naturales y en experimentos en laboratorio ha sido asociado con el crecimiento de diatomeas (Reynolds 1984, Brzezinski *et al.* 1998, Brown *et al.* 2003). Reynolds (1984) mostró que en las poblaciones de la diatomea *Asterionella*, el máximo poblacional en el tiempo fue consistente con el agotamiento del sílice disuelto hasta un nivel de 0.5 mg L⁻¹ (8 mmol Si(OH)₄ L⁻¹) desde un nivel inicial de 1.5 y 2 mg L⁻¹. El contenido de sílice en las células de *Asterionella* se calculó en 140 pgSiO₂ célula⁻¹. La conclusión del trabajo es que el agotamiento ambiental de silicio puede atribuirse con certeza a su asimilación por la diatomea dominante u otras diatomeas presentes.

El SRD se comporta de forma *cuasi*-conservativa en Valle de Bravo de acuerdo con Merino-Ibarra *et al.* (en prensa), quienes no encontraron variaciones significativas durante el 2001, cuando las concentraciones de SRD se mantuvieron relativamente altas, promediando 522 μmol L⁻¹. La remineralización del silicio es muy lenta comparada con la del N y el P, que tienen una dinámica de reciclaje muy alta, por lo que el SRD incorporado al fitoplancton (diatomeas) tarda del orden de meses en ser remineralizado y regresar a la columna de agua. Tomando en cuenta lo anterior y de forma indirecta (sin conocer con precisión la estructura del fitoplancton), en este trabajo se postula que la marcada disminución de SRD observada en la capa de producción a principios de 2007

(Figura 32) fue resultado de la asimilación del SRD por parte de las poblaciones de Bacillariophyceae.

De ser correcta esta propuesta, implicaría un aumento en las poblaciones de diatomeas a partir de febrero de 2007, en contraste con lo encontrado por Cruz (2007), quien identificó la dominancia de cianobacterias durante la estratificación en VB. A diferencia de las cianobacterias, el desarrollo de las diatomeas se ve favorecido por la mezcla (Hecky y Kling 1981). En distintos lagos del mundo, la mezcla ha llevado al reemplazo de especies desde cianobacterias flotadoras hacia algas verdes y diatomeas (Reynolds *et al.* 1983, Bailey-Watts *et al.* 1987, Harris y Baxter 1996); debido a que la turbulencia afecta importantemente las interacciones entre especies (Levin 1974, Hassell *et al.* 1994, Hulot y Huisman 2004). Por ejemplo, eventos de mezcla promovidos artificialmente en el lago hipertrófico Nieuwve Meer, en Holanda también provocaron cambios mayores en la composición del fitoplancton (Huisman *et al.* 2004). En ellos, *Microcystis* fue reemplazada por una mezcla de diatomeas (principalmente *Cyclotella* y *Stephanodiscus*) y algas verdes (principalmente especies de *Scenedesmus*).

Por lo anterior, al igual que la presencia recurrente de oxígeno hipolimnético, la marcada reducción del SRD durante la estratificación de 2007 también respalda, indirectamente, la probable ocurrencia de eventos de mezcla durante esta época.

Por otro lado, dado que en años anteriores (específicamente en 2002, Cruz 2007) no se ha observado en VB la dominancia de diatomeas en esta época del año, para evaluar mejor la validez de la propuesta anterior, se extendió el análisis de las variaciones del SRD hasta el 2001 (Figura 40), aprovechando la base de datos generada en el proyecto en que se enmarca esta tesis.

La figura muestra que, hasta 2005, el SRD no había presentado una disminución de la magnitud de la observada en 2007, lo que sí ocurrió durante el en 2006. Este contraste ubica al periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007 como un periodo "atípico" en la historia reciente del embalse.

La inclusión en la Figura 40 de la variación del aforo del lago durante el mismo periodo aporta un elemento que permite explicar el incremento en los eventos de mezcla propuestos en relación con la profundidad en el embalse. La figura muestra que cuando el nivel del embalse baja más de cierto

límite (aproximadamente 1825 msnm), las concentraciones de SRD se reducen rápidamente por debajo de los $300 \mu\text{mol L}^{-1}$, hasta alcanzar mínimos menores a los $100 \mu\text{mol L}^{-1}$ durante las estratificaciones de 2006 (de abril a junio) y de 2007 (de mayo a julio).

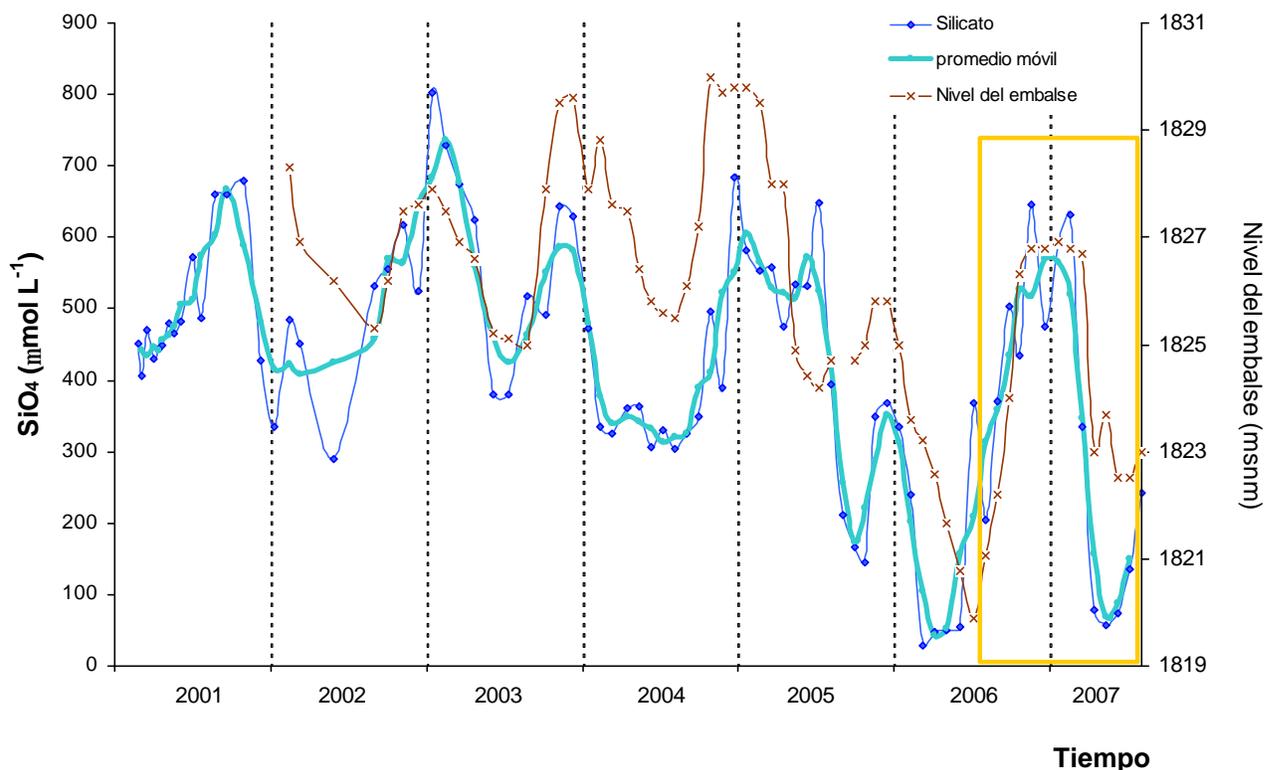


Figura 40. Concentración de silicio reactivo disuelto (SRD, $\mu\text{mol L}^{-1}$) en la capa de producción, promedio móvil de esta concentración y nivel relativo del lago en el embalse de Valle de Bravo en el periodo entre 2001 y 2007 (En el recuadro se señala el periodo estudiado en el presente trabajo). Fuente: Laboratorio de Biogeoquímica acuática. ICMYL. UNAM.

Como se ha mencionado anteriormente, esta posibilidad fue prevista por Monroy (2004), quien identificó la presencia de una onda interna generada por el viento en VB. Monroy (2004) desarrolló un modelo para determinar las características de esta onda interna, considerando la diferencia de densidad entre capas, el espesor de éstas, y las dimensiones del embalse, en particular el nivel y la longitud del mismo. Se plantea que la onda podría romper al reducirse la profundidad, aunque no se propone un nivel específico del lago a partir del cual sucedería esto. El modelo estima que la onda hace oscilar la termoclina, con una amplitud de hasta 8 m, la cual se ubica en promedio entre los 10 y los 12 m. Cuando el embalse está en su máximo nivel (1830 msnm) su profundidad media es de 21 m, el espesor medio del hipolimnion restante es de 9 a 11 m. Cuando el nivel baja a la

cota de 1825 msnm, el espesor remanente del hipolimnion será de solamente 4 a 6 m. Por lo tanto, bajo estas condiciones de nivel, la onda no solamente estaría “sintiendo” el fondo, sino que prácticamente estaría llegando al fondo y rompiendo.

Aún cuando no lleguen a romper, se ha observado que las ondas internas producen eventos de mezcla en las fronteras (“boundary-mixing”) de los cuerpos de agua donde el viento las genera, como el Lago Kinneret en Israel (Ostrovsky *et al.* 1996). En el caso de VB, involucran considerables movimientos verticales de agua (0.58 a 1.10 m h⁻¹, ver Merino *et al.* 2003) durante la estratificación.

Según lo anterior en relación a los casi siete años de seguimiento, las condiciones del embalse entre mayo y agosto de 2007 representan un periodo “extraordinario”, donde se postula que se ha promovido el desarrollo de comunidades de diatomeas durante la estratificación como resultado del incremento de los eventos de mezcla derivado de la disminución del nivel del embalse por debajo de la cota de los 1825 msnm. Estos cambios pueden tener importante influencia en la ecología del sistema (cambios en el metabolismo comunitario, en los flujos de energía del sistema, en la estequiometría del mismo) que apuntan hacia la heterotrofia neta, como se discutirá en detalle más adelante.

Balance metabólico

Comparación de la producción y la respiración entre 1 m de profundidad y la capa de producción

Se ha señalado que la zona donde ocurre la máxima producción se localiza frecuentemente debajo y cerca de la superficie (Reynolds 1999). La capa de 1 m, además de tener alta saturación de OD y un aporte similar de nutrientes que el epilimnion completo, tiene una temperatura ligeramente mayor que éste en su conjunto. A diferencia de la capa superficial, en términos de energía lumínica, la infiltración de luz a 1 m de profundidad es grande, pero en esta capa disminuyen las posibilidades de fotoinhibición y gastos celulares ocasionados por fotodaño, que pueden sufrir los autótrofos en la superficie. El análisis de esta capa es de utilidad al considerar las escalas en que ocurren los procesos que dominan la producción primaria del sistema.

En el ciclo anual pudo observarse que no hay variaciones sobresalientes en el metabolismo en la capa de 1 m de profundidad, la cual parece funcionar como un sistema netamente autótrofo, donde la producción de oxígeno excede continuamente su consumo. La Figura 41 muestra que en esta capa, la PN fue siempre positiva a lo largo de todo el año de observación. En esta profundidad, el metabolismo está claramente dominado por la comunidad fitoplanctónica, que tiene una capacidad de exportación de biomasa similar a la de las grandes zonas de surgencia de los océanos, con una relación PN:PB de entre 0.25 y 0.90 (ver Figura 44).

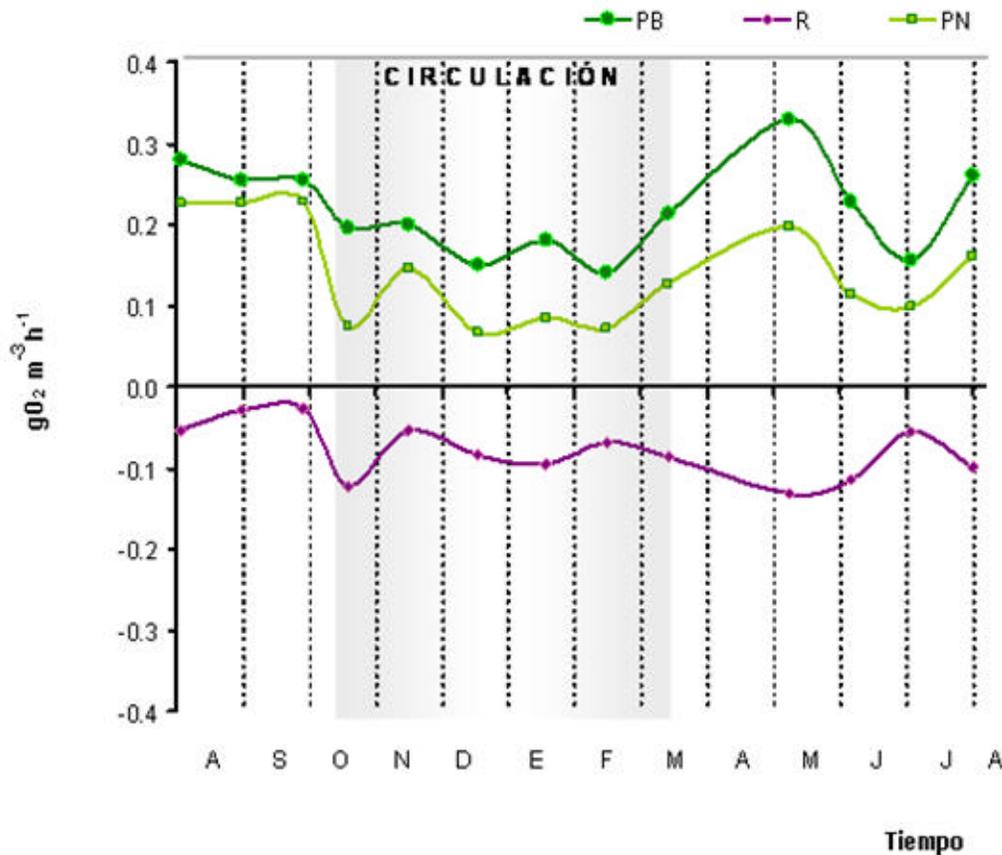


Figura 41. Balance metabólico (producción bruta, respiración y producción neta) (PB, R y PN; $\text{gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en la capa de 1 m de profundidad en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007). El área sombreada representa el periodo de circulación del embalse.

Aún así, puede observarse el impacto en el balance metabólico asociado al inicio de la circulación (octubre de 2006, donde a pesar de que la PB se sostiene, la R aumentó considerablemente y como resultado disminuyó la PN, ambos en un marcado pulso); como se verá más adelante, esta inflexión se intensificará aún más al considerar toda la capa de producción. Otro rasgo a notar es el

significativo crecimiento que la PB, la R y la PN presentan nuevamente entre marzo y mayo de 2007.

Las tasas de PB, PN y R que representan el metabolismo de la comunidad entre 0 y 8 m de profundidad, es decir, de toda la capa de producción, mostraron un patrón en el tiempo sustancialmente diferente al de la capa de 1 m de profundidad. A diferencia de 1 m, la secuencia temporal de la PB asociada a la capa de producción o capa trofógena (Figura 42) mostró un drástico descenso en diciembre de 2006 ($0.15 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, Cuadro 2). El resto del periodo, la PB mostró poca variación con valores entre 0.53 y $0.85 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

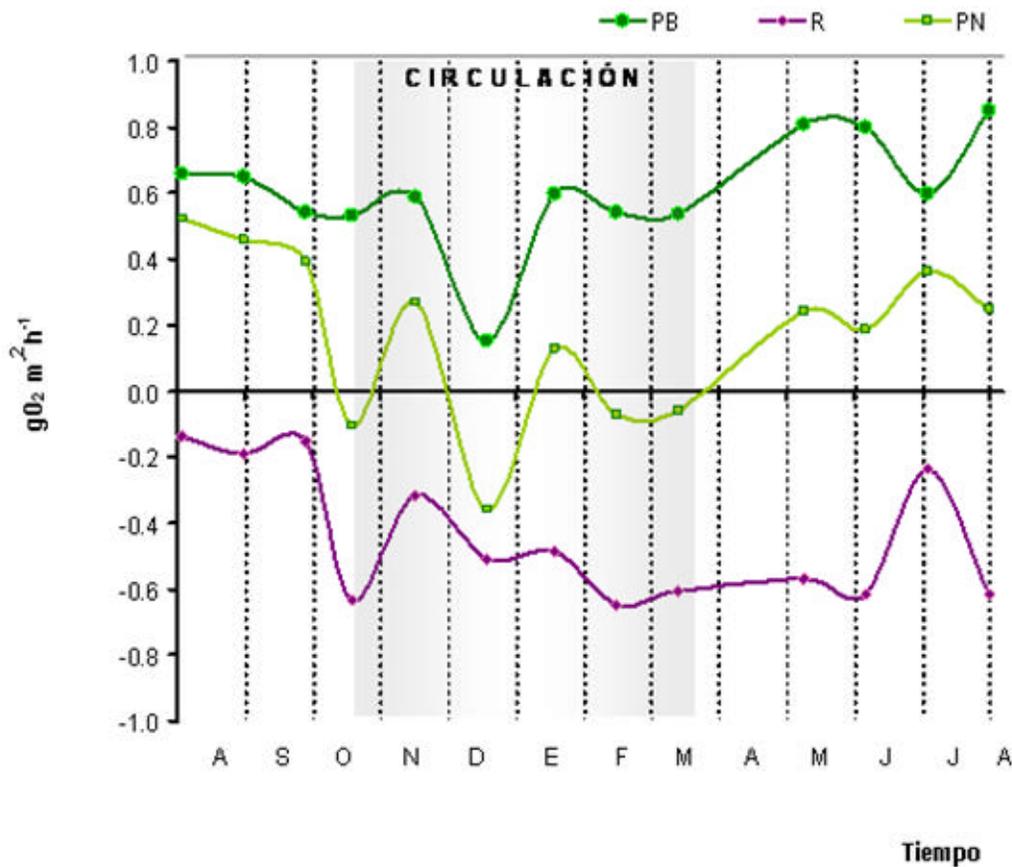


Figura 42. Balance metabólico (producción bruta, respiración y producción neta) (PB, R y PN; $\text{gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) en la capa de producción en el periodo de agosto de 2006 a agosto de 2007). El área sombreada representa el periodo de circulación del embalse.

En la capa trofógena, la R parece jugar un papel más importante que en la capa de 1 m, en particular, a partir del inicio de la circulación (octubre de 2006). La R aumentó más del triple entre la estratificación de 2006 y la circulación, y se mantuvo alta durante la estratificación de 2007 (Figura 42). Como consecuencia, la PN disminuyó considerablemente, alcanzando valores negativos entre octubre de 2006 a marzo de 2007, y no se recuperó hasta que la PB creció de manera significativa al inicio de la estratificación de 2007.

El incremento de la R durante la circulación es un rasgo esperado y generalmente atribuido a la gran cantidad de compuestos reducidos (amonio, materia orgánica, etc.) acumulados en el hipolimnion. Sin embargo, resulta sorprendente que dicha respiración no haya disminuido nuevamente al acabar la circulación, sino que se haya mantenido en valores igualmente elevados (aprox. $-0.6 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) durante la estratificación de 2007, en lugar de regresar al rango de valores ($< -0.2 \text{ gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) observado en la estratificación de 2006. Únicamente durante el muestreo de julio de 2007 se observó una reducción de la intensidad de la R cercana a la de 2006.

Una posible explicación a esta elevada respiración puede ser la presencia de eventos de mezcla, que se propone sucedieron durante la estratificación del 2007, los cuales continuarían aportando regularmente sustancias reducidas desde el hipolimnion. Sin embargo, la respiración generada por pequeños eventos de mezcla -que no logran destruir la estratificación- difícilmente podría ser de la misma magnitud que la que se genera durante la mezcla total del periodo de circulación. Una explicación alternativa podría derivarse del hecho de que la única ocasión (durante julio de 2007) en que la respiración se redujo a los niveles de la estratificación de 2006, fue cuando el muestreo se realizó en un día nublado, cuando la luz a que estuvo expuesto el fitoplancton fue mucho menor a la del resto de los muestreos de 2007 (Figura 25). Esto podría sugerir que la respiración adicional de la estratificación de 2007, correspondiese principalmente a fotorrespiración, la cual solamente habría disminuido durante el muestreo nublado. Esta posibilidad sería consistente con los procesos de mezcla propuestos y el cambio en la comunidad hacia una dominancia de diatomeas, dado que las diatomeas presentan en promedio una respiración (por unidad de fotosíntesis, bajo condiciones de saturación de luz) que es del doble que la de otros grupos normalmente dominantes en VB, como las cianobacterias (Geider y Osborne 1989).

Independientemente de lo anterior, y resumiendo los aspectos generales discutidos en esta sección, la profundidad de 1 m mostró clara capacidad de exportación de materia orgánica hacia capas más profundas a diferencia de la capa de producción donde hay un periodo donde ocurre lo opuesto, se consume más de lo que se produce. Para abundar en lo anterior, las relaciones PN:PB pueden ser de gran utilidad, por lo que se discuten a continuación.

Relación PN:PB

La relación PN:PB ha sido ampliamente utilizada para entender los flujos de carbono en los ecosistemas marinos. Esta proporción provee una estimación del reparto entre producción nueva y reciclada, y establece el límite superior de la cantidad de producción que puede ser exportada desde la zona eufótica (Dickson *et al.* 2001). La relación f , como también se le conoce a este cociente, se define como la fracción de la producción primaria impulsada por nitrato (normalmente la forma en que llega a la capa fótica el nitrógeno nuevo o alóctono, opuesto a la fracción que es impulsada por formas recicladas del nitrógeno, normalmente el amonio). Bajo condiciones de estado estacionario, esta fracción está directamente relacionada al hundimiento de organismos (o partes de organismos) y, por tanto, a la transferencia de carbono desde la superficie hacia profundidad, por la llamada bomba biológica (Eppley y Peterson 1979). Si bien esta definición fue concebida para las condiciones de océano abierto (donde todo lo que se hunde más allá de la termoclina se exporta de manera permanente, y la producción nueva es impulsada exclusivamente por los nitratos), también puede ser de gran utilidad lo que sucede en un sistema como VB, si se analiza con las precauciones correspondientes. En este caso, la información que puede brindar la relación PN:PB es más amplia que en el océano. Al igual que en éste, los valores positivos de PN:PB proveen una estimación de la capacidad de exportación de materia hacia el hipolimnion y, adicionalmente, cuando PN:PB toma valores negativos, una medida del grado de heterotrofia del sistema.

En la Figura 43(a) se observa que la relación PN:PB en la capa de 1 m de profundidad es siempre positiva, y corrobora la permanencia de un balance neto autotrófico en esta capa. La variación de PN:PB indicaría que entre el 90 y el 25% de la producción de la capa de 1 m se exporta hacia mayores profundidades. Cuando se analiza, en cambio, la variación de la proporción PN:PB

correspondiente a toda la capa trofógena (media 0.06), se observa que esta situación solamente se mantiene durante los periodos de estratificación, mientras que durante la circulación, PN:PB adquiere valores negativos la mayor parte del tiempo, indicando que el sistema en estos momentos se comporta heterotróficamente (Figura 43b). El valor más bajo de esta proporción (-2.7, una respiración casi 4 veces mayor a la producción bruta) se presentó durante el muestreo de diciembre, cuando la producción cayó drásticamente. La hipótesis de que esto se debió a una fuerte herbivoría y la cuatriplicación de la biomasa zooplanctónica en este mes (Figura 37) son consistentes con un escenario eminentemente heterotrófico.

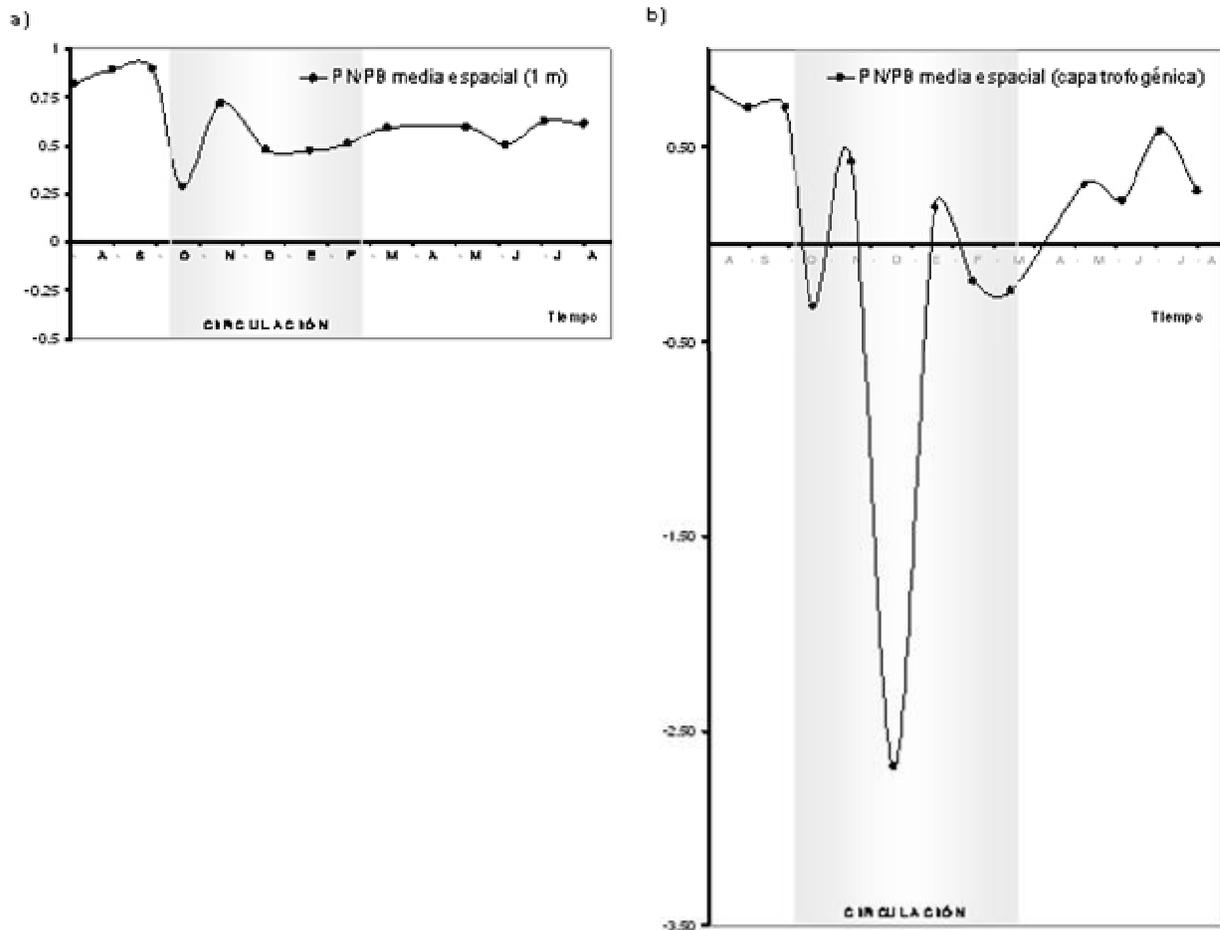


Figura 43. Relación producción neta:producción bruta (PN:PB) en: a) la capa a 1 m de profundidad y b) la capa trofógena (0-8 m) en Valle de Bravo, en el periodo de agosto de 2006 a agosto de 2007. El área sombreada señala el periodo de circulación del embalse.

Finalmente, resulta interesante notar que f , la proporción PN:PB, también sugiere una importante diferencia entre las estratificaciones. Mientras en la estratificación de 2006, f osciló entre 0.7 y 0.8 (promedio 0.77), en la segunda estratificación varió aproximadamente entre 0.2 y 0.6 y solamente

alcanzó una media de 0.34. Es decir, en el segundo periodo, la exportación neta hacia el hipolimnion habría sido la mitad que la de la parte muestreada de la estratificación de 2006. Esta diferencia sería nuevamente consistente con la propuesta de pequeños pero frecuentes eventos de mezcla en 2007 y de la dominancia de diatomeas indicada por el consumo de SRD. Ambos procesos estarían reduciendo la exportación neta, en el primer caso por el flujo de materiales reducidos hacia el epilimnion, y en el segundo, por la mayor proporción respiración/fotosíntesis de las diatomeas respecto a otros grupos (Geider y Osborne 1989), que implica una menor eficiencia en la exportación de carbono.

Respiración aeróbica afótica (RAA)

Los resultados de consumo de oxígeno en incubaciones más allá del epilimnion, ponen de manifiesto la gran capacidad heterotrófica en toda la columna de agua, asociada a la circulación del embalse (ver Figura 21). En este periodo, la distribución de oxígeno disuelto en toda la columna de agua permite que ocurran diferentes procesos que lo consumen. Se trata de reacciones redox mediadas por microorganismos, la principal es la oxidación de la materia orgánica. Otros procesos que pueden contribuir a la disminución del contenido de OD son: la oxidación del sulfuro a S^0 , la oxidación del Fe^{2+} y la oxidación del amonio a NO_3^- (Libes 1992). En todo caso, estos procesos corresponden en su conjunto a la respiración aeróbica registrada debajo de la capa de producción en los meses de circulación del lago, a la que hemos denominado respiración aeróbica afótica (RAA).

La integración vertical de este consumo de oxígeno se muestra en la Figura 44 como un parámetro adicional a la PB, la R y la PN. Puede observarse que durante la circulación, la amplia capa trofolítica, o afótica "respira", en promedio, más del doble de lo que respira la comunidad de la capa fótica. Si bien la variabilidad observada en los valores de RAA para estos meses, es grande y sin explicación aparente (y pudiera deberse a las aproximaciones implícitas en la integración, Figura 21), lo significativo es la magnitud de la RAA y su contribución al balance metabólico del embalse en su conjunto.

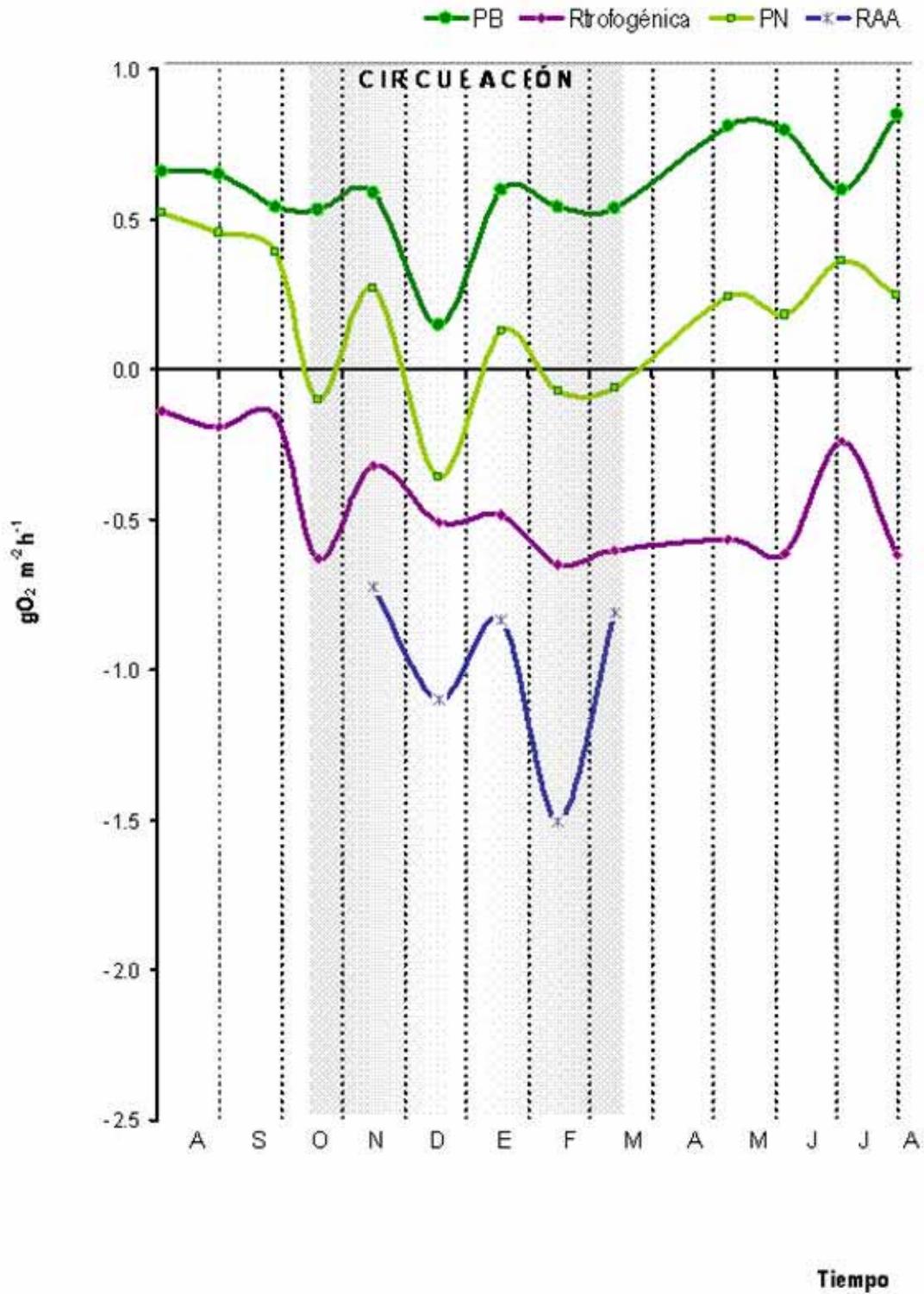


Figura 44. Tasas de producción bruta (PB), respiración (R) y producción neta (PN) integradas por área ($g O_2 m^{-2} h^{-1}$) en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007 y tasas de respiración aeróbica afótica (RAA, $g O_2 m^{-2} h^{-1}$) en el periodo de circulación del embalse de Valle de Bravo (noviembre de 2006 a marzo de 2007). El área sombreada señala el periodo de circulación del embalse.

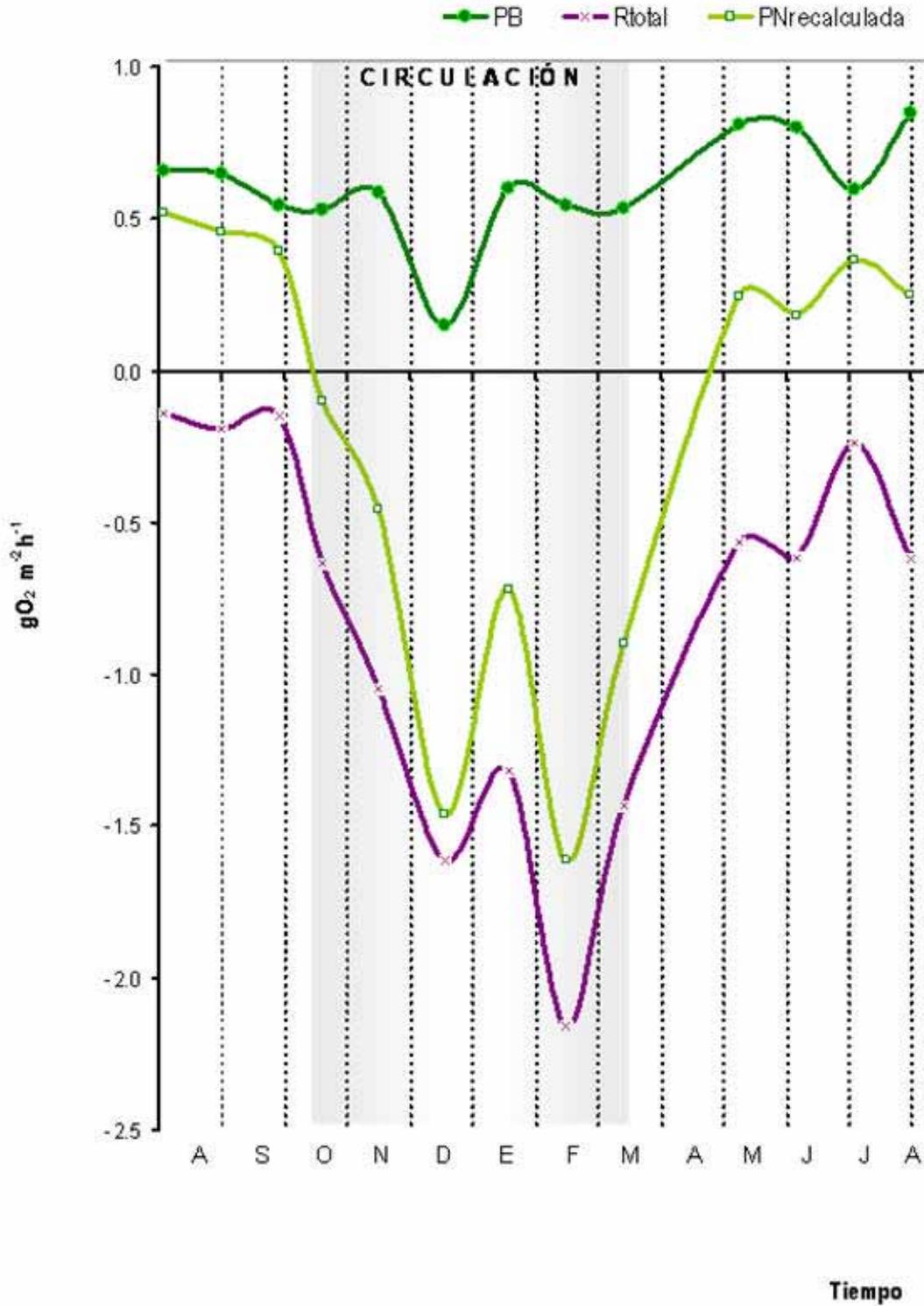


Figura 45. Tasas de producción bruta (PB), respiración total (Rtotal) y producción nueva recalculada (Pnrecalculada) integradas por área ($g O_2 m^{-2} h^{-1}$) en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. El área sombreada señala el periodo de circulación del embalse.

Para explorar este balance, los valores de RAA fueron sumados a las tasas de R de la zona fotosintética en los meses de circulación, para reconstruir una secuencia temporal de R_{total} (R de la capa de producción + RAA). Con estas tasas de R_{total} se obtuvo la $PN_{recalculada}$ ($PN_{recalculada} = PB - R_{total}$, Figura 45). En este ejercicio, el resultado fue un metabolismo netamente heterotrófico del embalse a partir de octubre de 2006 hasta abril de 2007 (en total, 7 meses del año estudiado).

En las siguientes secciones, se utilizan estas tasas de R_{total} para construir el balance en términos de carbono, en el embalse, desde agosto de 2006 hasta agosto de 2007, y se discuten sus implicaciones.

En todo caso, antes de concluir esta sección, vale la pena resaltar que la determinación de los consumos de oxígeno en incubaciones más allá del epilimnion durante la circulación del embalse (ver Figura 21), permitieron poner de manifiesto y cuantificar la gran capacidad heterotrófica en toda la columna de agua de VB, por lo que vale la pena considerar la posibilidad de hacer determinaciones similares en un futuro durante los momentos en que se extienda la disponibilidad de oxígeno disuelto, ya sea por movimientos verticales de agua o por eventos de mezcla.

Balance del sistema en su conjunto

La eutrofización implica una exportación hacia capas más profundas de material que no alcanza a ser reincorporado en biomasa (Mee 2006). En VB en general, se presenta un flujo descendente de materia desde la capa de producción durante la estratificación que ocasiona acumulación de nutrientes en el hipolimnion y en los sedimentos; mientras que durante la circulación, la columna de agua se homogeniza favoreciendo el uso de estos reservorios de nutrientes.

Los balances de producción y respiración en la capa trofогénica muestran que la estratificación de 2006 es metabólicamente autotrófica (se registró alta producción y baja respiración, $PB/R = 3.7$), durante la circulación el sistema cambia hacia heterotrofia neta (baja o muy baja producción y alta respiración definen este periodo, $PB/R = 0.92$). Mientras que el periodo estratificado 2007 no tiene la capacidad de exportación de materia que el de 2006 y su respiración es aún alta ($PB/R = 1.5$).

La diferencia entre los dos periodos de estratificación estudiados, puede estar ligada a los eventos de mezcla que se han supuesto en este trabajo. Si se incrementan los nutrientes en la zona fótica (potenciando la producción primaria y la respiración) por movimientos ascendentes de agua durante la estratificación, y aumenta la oxidación de MO por actividad del circuito microbiano, el consumo de oxígeno se incrementaría en la capa de producción, como se observó en la estratificación 2007. Sin embargo, esto no permite entender los bajos valores de R durante la estratificación de 2006, donde el embalse también presentaba niveles de agua muy bajos (Figura 40). Una forma de entender lo anterior es considerar que el periodo inmediato anterior (meses) a la estratificación 2006 corresponde con los meses de nivel más bajo en 6 años, donde la mezcla pudo ir disminuyendo el compartimiento de MO lábil en el sistema, limitando el potencial de respiración.

La hipótesis de que una parte de la elevada respiración de la estratificación de 2007 se debe a la abundancia de diatomeas en este periodo (inferida del drástico descenso del SRD), así como a su mayor respiración relativa, implicaría que durante la parte final de la estratificación de 2006 no hubiese una dominancia de las diatomeas. Esto es consistente con el patrón del SRD de este periodo (Figura 40), que muestra un rápido aumento de su concentración a partir del mes de junio.

En conjunto, estas dos propuestas apuntan hacia la posibilidad de que las diferencias entre la estratificación de 2006 y la de 2007 se deban más a que en un caso se trata de la etapa inicial de la estratificación y en el otro de la final, dado que en ambos años el nivel del embalse bajó de manera similar, se consumió el SRD hasta niveles muy bajos, y hay diversas evidencias de la ocurrencia regular de pequeños eventos de mezcla. En esta concepción, las condiciones variarían a lo largo de la estratificación (en años en los que el nivel baja como lo hizo en 2006 y 2007), tal y como lo hacen entre la fracción de ésta, estudiada durante 2007 y la observada del 2006. Esto podrá verificarse con el seguimiento del metabolismo a partir del momento en que termina el periodo de observación de esta tesis.

Respiración comunitaria

La suma de la respiración de todos los autótrofos y heterótrofos (respiración comunitaria) moduló significativamente el balance metabólico de VB en el periodo estudiado. Se ha afirmado que el flujo desde la materia orgánica hacia los microorganismos es uno de los flujos de Carbono (C) más grandes en casi todos los ecosistemas (Findlay *et al.* 1991). En el sistema, el circuito microbiano es responsable de una gran fracción de la respiración aeróbica, toda la respiración anaeróbica y una gran proporción de la remineralización de nutrientes orgánicos.

Las tasas metabólicas de los productores primarios, a diferencia de la comunidad de heterótrofos, dependen de la actividad fotosintética, dependiente a su vez del tamaño corporal, la temperatura y la luz (Brown *et al.* 2004); así como de si la fotosíntesis se lleva a cabo bajo condiciones de saturación (Falkowski 1983, Kirk 1994). La proporción de la respiración respecto a fotosíntesis varía a su vez, de manera importante, entre los distintos grupos fitoplanctónicos (Geider y Osborne 1989), como ya se ejemplificó anteriormente con el caso de las diatomeas.

El fitoplancton fija carbono para soportar su propio crecimiento y el de la red trófica de su ecosistema. Parte del carbono que es fijado en la biomasa fitoplanctónica terminará en los sedimentos pero gran parte de este regresa a la atmósfera como dióxido de carbono por respiración de la comunidad. El balance entre la fotosíntesis (producción primaria) y la respiración comunitaria determina entonces si el cuerpo de agua estudiado funciona como sumidero o fuente de carbono (López-Urrutia *et al.* 2006).

Balance de carbono del sistema (ensayo)

Es importante mencionar que el balance metabólico que se han descrito hasta aquí, ha considerado tasas de producción y respiración por hora, en horas luz. A continuación nos ocuparemos también de las horas de obscuridad, para hacer estimaciones diarias y anuales.

Para el cálculo de tasas por día se multiplicaron las tasas horarias por 12 horas de luz (fotosíntesis), pero para las 12 horas restantes de obscuridad se consideró solamente el 15% de la R en horas luz,

ya que aunque se ha observado que estas proporciones varían ampliamente entre taxa y en diferentes condiciones ambientales (Geider y Osborne 1989), se considera en general que las tasas de respiración oscura significan alrededor del 10 al 15% de las tasas que se alcanzan cuando hay fotosíntesis en saturación de luz (Parsons *et al.* 1977, Geider y Osborne 1989).

En un ejercicio teórico que considerara conservadoramente los resultados de R, al balance metabólico de la capa de producción en el periodo anual se le sumaron valores de R bajo tres premisas:

1. Se considera a la R oscura como 15% de la R calculada a partir de las incubaciones *in situ* durante estratificación
2. Se suma la RAA de los meses de circulación
3. No se incluye la RAA asociada a las pequeñas mezclas en los periodos estratificados, dado que no fue medida, pero que, como muestran los perfiles de oxígeno (Figura 39), podría tener lugar.

El resultado de este ejercicio es un balance anual neto negativo en términos de producción primaria, en VB, entre agosto de 2006 y agosto de 2007 ($PB=2.1$ y $R_{total} = -6.1$). Estos valores implican, a su vez, que el metabolismo neto en el ciclo anual fue heterotrófico ($PB/R_{total} = 0.34$), y que la R_{total} fué casi el triple de la PB anual.

Por otro lado, el balance de carbono realizado en este trabajo refleja específicamente las condiciones referentes al periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007, que parece tener importantes particularidades, que contrastan con las condiciones que han dominado el lago en los últimos años. Ramírez-Zierold (enviado), a través de un balance integral de N y P en VB, entre 2002 y 2004 (cuando el nivel del lago se mantuvo por encima de los 1825 msnm y cerca de su cota superior, ver figura 40), estima que hubo una importante exportación de estos elementos y de C hacia los sedimentos, estimando este último en $5.3 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en promedio.

El Cuadro 6 muestra los valores calculados de PB y R para VB junto con los asociados al metabolismo de diferentes ecosistemas lacustres (lagos y embalses) en estado trófico avanzado. Valle de Bravo se ubica, en términos de su producción bruta y respiración, en el rango intermedio entre los ecosistemas en estado trófico avanzado (rango total de variación: $0.1 - 19.6 \text{ gC m}^{-2} \text{ día}^{-1}$).

La media de la PB en VB fue similar a la de Texas Pond, aún cuando la relación PB:R de éste es de aproximadamente el triple (Childress *et al.* 1981). Es también similar a la de dos embalses hipertróficos en Venezuela (González *et al.* 2003) y un poco superior a la del lago Kinneret, que es un sistema con importante influencia del viento, similar a VB.

Es de gran importancia notar que las medidas de R en los sistemas acuáticos referidos varían en intervalos mayores que en los de PB (rango total de variación: 0.35 – 21.4 gC m⁻² día⁻¹). Así lo refieren nuestros datos, más aún al considerar la RAA. Lo anterior refuerza la idea de la complejidad asociada a las mediciones de la R y al estado de comprensión de los factores que gobiernan la respiración en los sistemas, *e.g.*, las diferencias entre la relación respiración/fotosíntesis entre grupos de organismos (Geider y Osborne 1989), etc.

Resulta interesante notar que los mínimos valores de PB:R en este compendio los presentan dos ambientes lóticos (Itchen River, PB:R= 0.58; y Skeleton Creek, rango de PB:R= 0.60 a 1.14) y el embalse de Valle de Bravo (PB:R media anual en la capa trofógena= 0.54). Si bien Itchen River presentó, además, valores similares a VB en PB y en R; se trata de un sistema productivo señalado por Odum (1956) como netamente heterotrófico. En su definición, Odum agrupa en esta categoría trófica a los sistemas cuyo cociente PB:R < 1.

La magnitud de las medidas de producción y respiración está profundamente ligada a las particularidades de los sistemas estudiados. Por ejemplo, López-Urrutia *et al.* (2006) mostraron que el balance entre producción y respiración está profundamente afectado por la temperatura y mientras que las tasas de producción y respiración aumentan con la temperatura, la respiración se incrementa más rápido.

Por ello y en el contexto de calentamiento global del planeta, existe la posibilidad de que los sistemas que funcionaban anteriormente como sumideros de carbono puedan funcionar en el futuro como fuentes de carbono, en un ciclo de retroalimentación planetario. Los resultados aquí expuestos indican que el embalse de VB fue una fuente neta de carbono atmosférico en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007.

Cuadro 6. Producción bruta (PB), respiración comunitaria (R) en gC m⁻² día⁻¹ y relación PB:R en aguas epicontinentales

| Ecosistema | Estado trófico | PB (gC m ⁻² día ⁻¹) | | R (gC m ⁻² día ⁻¹) | | PB:R? | Referencia |
|--------------------------------------|--------------------|--|---------------|---|---------------------|-------------|--|
| | | Promedio [?] | Intervalo | Promedio | Intervalo | | |
| Chapala nutrient rich tropical | rico en nutrientes | 0.2 | 0.2 | | | | Lind et al. 1992 |
| Diez presas en el sur de Brasil | oligo a eutrófico | 0.5 | 0.0008 - 0.92 | | | | Gianesella-Galvão 1984 |
| Lago Biwa, Japón | mesotrófico | 0.8 | 0.21 - 1.48 | 0.7 | 0.35 - 1.07 | 1.19 | Takahashi et al. 1995 |
| Pond, Massachussets | | 1.2 | 0.3 - 2.0 | 1.3 | 0.4 - 2.2 | 0.88 | Cole y Fisher 1978 |
| Lago Kinneret, Israel | rico en nutrientes | 1.8 | 1.2 - 2.3 | | | | Berman et al. 1995 |
| La Mariposa | hipertrófico | 1.8 | 0.9 - 2.6 | | | | González et al. 2003 |
| Valle de Bravo, México | eutrófico | | | | | | |
| Estratificación 20061 | | 2.1 | | 0.6 | 0.6* | 3.50 | Este estudio |
| Circulación ² | | 1.7 | | 7.7 | 2.1* - 13.3* | 0.22 | Este estudio |
| Estratificación 20073 | | 2.6 | | 2.0 | 2.0* | 1.30 | Este estudio |
| Media global | | 2.1 | | 3.9 | 1.75* - 6.1* | 0.54 | Este estudio |
| Itchen River, England | | 2.4 | 0.1- 4.6 | 4.1 | 1.4 - 6.7 | 0.58 | Odum 1956 |
| Pond, Texas | eutrófico | 2.6 | 0.4- 4.7 | 2.1 | 0.7 - 3.4 | 1.49 | Kelly et al. 1978, Childress et al. 1981 |
| Quebrada seca, Venezuela | hipertrófico | 2.7 | 1.8 - 3.5 | | | | González et al. 2003 |
| Dos embalses, Sri Lanka | alta productividad | 2.8 | | | | | Silva y Davies 1986 |
| Zeekoevlei, Sudáfrica hipereutrófico | hipertrófico | 2.8 | 1.2 - 4.3 | | | | Harding 1997 |
| Oloiden, Kenia | | 3.1 | 1.58 - 4.54 | | | | Allanson 1990 |
| Undrainable rural ponds, India | hipertróficos | 3.3 | 1.8 - 4.8 | 3.2 | 1.7 - 4.7 | 1.03 | Olah et al. 1986 |
| Lake Conway, Florida | | 3.4 | 0.8 - 6 | 3.8 | 0.8 - 6.8 | 0.89 | Fontaine and Ewel 1981 |
| Mcllwaine, Zimbabwe | | 3.8 | 1.64 - 6.03 | | | | Allanson 1990 |
| Shahidullah Hall, Bangladesh | mesotrófico | 4.2 | 1.6 - 6.8 | 3.7 | | 1.15 | Khondker y Kabir 1995 |
| Pao-Cachinche, Venezuela | hipertrófico | 4.7 | 2.5 - 6.8 | | | | González et al. 2003, 2004 |
| Lago Victoria, Uganda | | 5.4 | 3.08 - 7.65 | | | | Mugidde 1993 |
| Lago Xolotlán, Nicaragua | hipertrófico | 5.7 | 4.6 - 6.8 | | | | Erikson et al. 1998, 1999 |
| German shallow lakes | | 5.9 | 0.9 - 10.9 | 5.3 | 0.6 - 10 | 1.11 | Kalbe 1972 |
| Skeleton Creek, Oklahoma | | 6.3 | 1.6 - 11 | 13.9 | 6.4 - 21.4 | 0.60-1.14 | Baumgardner 1966, Hunter y Carroll 1985 |
| Silver springs, Florida | | 7.1 | 2.6 - 11.6 | 1.3 | 0.9 - 1.7 | 5.46 | Odum 1956 |
| 10 springs, Florida | | 9.9 | 0.2 - 19.6 | | - | | Odum 1956 |

[?] Los promedios fueron calculados cuando no estaban reportados

[?] Las relaciones PB:R fueron calculadas cuando no estaban reportadas

* respiración en la capa trofógena (0 a 8 m)

• R total (R de la capa trofógena + R aeróbica afótica)

Además del carbono, otros procesos biogeoquímicos e interacciones ecológicas pueden ser alterados. En secciones anteriores postulamos la existencia de eventos de pequeñas mezclas parciales que incrementaron la concentración de OD debajo de la capa mezclada en algunos momentos de la estratificación, estos procesos tendrían efecto directo en las condiciones ambientales locales (T° , penetración de la luz, OD, pH, etc.); en la estequiometría del sistema (concentración y disponibilidad de nutrientes) y por ello en la composición y abundancia de los productores primarios; ¿En que medida estarían siendo modificados la abundancia o actividad de las bacterias planctónicas, los ciclos biogeoquímicos que controlan y el papel de las bacterias en la red trófica?

Existen a la fecha, muy pocas estimaciones sobre la producción y la eficiencia de crecimiento de las bacterias en los sistemas acuáticos (Warkentin et al. 2007). Los factores que regulan la abundancia, distribución, tasa de crecimiento y respiración del bacterioplancton son, en gran medida, reguladores de algunas de las funciones clave del ecosistema, dados los procesos en los que estos organismos participan. Stevenson (1978) planteó que en los sistemas acuáticos la mayoría de las bacterias no se encuentran ni activas ni muertas, sino en estado inactivo o latente. Sin embargo, en la actualidad, la variación en la proporción de células activas en los ecosistemas acuáticos no es bien conocida. Tras estudiar el bacterioplancton de 24 lagos templados, del Giorgio y Scarborough (1995) encontraron que la proporción de células metabólicamente activas varió de 15 a 33% y mostró una correlación positiva con los nutrientes y la clorofila. Para detectar actividad bacteriana se utilizan pruebas de oligonucleótidos 16S RNA-dirigidos (Karner y Fuhrman 1997) y el método FISH ("fluorescente *in situ* hybridization"), entre otros, con los cuales se ha mostrado un amplio rango en la proporción de células que pueden ser hibridadas (de menos de 5% hasta el 100%) (Warkentin et al. 2007). La diversidad de la comunidad bacteriana y las diferencias en el estado metabólico de cada célula son algunos de los problemas que aún quedan por resolver para entender la producción bacteriana y la respiración asociada a este compartimiento.

La respiración bacteriana depende básicamente de la disponibilidad de C orgánico. Los sistemas heterotróficos consumen más C orgánico que el que producen por fotosíntesis, estos sistemas deben estar subsidiados por un aporte de C orgánico lábil proveniente de fuera del sistema (materia orgánica alóctona). Las tasas sostenidas de producción neta negativa implican que C orgánico

producido fuera del sistema es respirado en éste; este paso establece por ello, un vínculo biogeoquímico entre sistemas terrestres y acuáticos (Cole *et al.* 1994). Esta sería, a la luz de su balance global de carbono, la situación de la presa de VB.

Implicaciones ecológicas

Reemplazo de especies del fitoplancton

En su análisis del fitoplancton de VB, de febrero a noviembre de 2002, Cruz (2007) identificó la dominancia (en densidad y en biomasa) de cianobacterias (Chroococcales de finales de marzo a finales de mayo, Nostocales y Oscillatoriales de agosto a noviembre). En contraste, con base en el abatimiento del SRD observado durante de la estratificación de 2007, se postuló aquí (pags. 76 - 79) la ocurrencia de un aumento importante en las poblaciones de diatomeas durante ese periodo.

La ocurrencia de florecimientos de cianobacterias ha sido ligada con características físicas y químicas particulares de los cuerpos de agua. Entre los mecanismos que explican la dominancia de estos organismos están los siguientes: estabilidad de la columna de agua y control de la flotabilidad algal (Reynolds 1987, 1994); alta temperatura del agua (Tilman *et al.* 1986) y bajos valores de la relación N:P (Smith 1983), entre otros (ver An y Jones 2000). Estos mecanismos probablemente operaban en VB durante la estratificación de 2002, cuando Cruz (2002) encontró una dominancia de cianobacterias. En contraparte, las poblaciones de diatomeas son favorecidas por la mezcla (Hecky y Kling 1981). El papel de la mezcla ha sido explorado por el modelo parametrizado de competencia de Huisman *et al.* (2004) que, en resumen, predice que las cianobacterias flotadoras (*e.g.*, *Microcystis*) se tornarán dominantes en condiciones de estratificación porque su velocidad de flotación vertical excede la tasa de mezcla turbulenta. En contraste, el modelo predice que diatomeas y algas verdes deben volverse dominantes cuando la mezcla turbulenta excede la velocidad de flotación vertical de algas como *Microcystis*.

Huisman *et al.* (2004) van algo más lejos y afirman que la interacción entre mezcla turbulenta y acceso a la luz parece ser un factor fundamental en los cambios de la estructura comunitaria del fitoplancton. La teoría existente predice que la dinámica de las poblaciones en competencia por luz, en aguas bien mezcladas, depende de las "intensidades críticas de luz" de las especies de

fitoplancton. Durante mezcla intensa, por lo tanto, las especies con intensidades críticas más bajas excluirían competitivamente a las otras especies (Huisman y Weissing 1994, Weissing y Huisman 1994). Durante mezcla débil, sin embargo, las especies con bajas intensidades críticas de luz perderían su ventaja competitiva si otras especies son capaces de ganar mejores posiciones verticales en el gradiente de luz (Elliott *et al.* 2002). Las especies boyantes de fitoplancton, pueden flotar hacia arriba durante mezcla débil, formando densos afloramientos en la superficie (Ibelings 1996), como lo registró Cruz (2007) en Valle de Bravo. Como resultado, estas especies boyantes promueven su propio acceso a la luz, mientras sombrean a otras especies.

Así, de acuerdo con estos argumentos, es probable que el incremento de diatomeas propuesto para los meses de estratificación, en que se presentan eventos de mezcla intermitentes en VB, sea parte de un desplazamiento de las cianobacterias como grupo dominante por parte de las diatomeas y otros grupos favorecidos por las condiciones asociadas a dichos eventos de mezcla. Esta posibilidad está siendo evaluada actualmente por dos compañeras de estudios de maestría (Gabriela Jiménez y María Elena Valeriano) quienes estudiarán las variaciones de la composición fitoplanctónica durante este mismo periodo.

Flujos de energía y redes tróficas

Entre los numerosos aspectos que pueden modificarse en los sistemas acuáticos como resultado de su eutrofización, destacan los flujos de energía y las redes tróficas de los ecosistemas (Likens *et al.* 1977). Una red trófica ineficiente (que ha sido interrumpida) puede incrementar la exportación de materia orgánica hacia el fondo y así, propiciar la formación de zonas hipóxicas o anóxicas en los sistemas eutrofizados (Mee 2006).

En términos de la energía, es interesante considerar que los pequeños eventos de mezcla implican el ingreso de energía suplementaria -en el sentido en que lo propone Margalef (1985)- al sistema, que favorece la modificación de la estructura de la comunidad fitoplanctónica discutida en la sección anterior. Si como resultado de ello, se modifica también la complejidad de la red trófica, puede alterarse también la eficiencia de la transferencia de energía en el sistema.

Si bien, la evaluación directa de estas posibilidades queda fuera de nuestros objetivos, algunos de nuestros resultados sugieren que en ciertos momentos del periodo estudiado se ha promovido el flujo de energía lineal (productores primarios-consumidores primarios). Por ejemplo, sobrelapado al mínimo de producción anual de diciembre de 2006 se presentó un gran crecimiento del zooplancton. Asimismo, en la estratificación de 2007 también se incrementó de manera significativa la comunidad de zooplancton (ver Figuras 18 y 37). Así, la abundancia de fitoplancton con mayor palatabilidad parece reflejarse en un mayor desarrollo zooplactónico en VB.

El zooplancton representa el canal de transmisión lineal de energía desde los productores primarios hacia los consumidores superiores dado que son los herbívoros primarios y constituyen parte importante de la dieta de peces y otros depredadores. Es razonable suponer entonces, que un mayor desarrollo del zooplancton favorecerá a su vez un incremento en los organismos zooplanctívoros, principalmente peces. Los cladóceros, en particular, son un importante constituyente de las comunidades de zooplancton en las comunidades de lagos, dada su capacidad para filtrar todas las partículas de un tamaño determinado, que incluye bacterias, protozoos, detritos y algas (Lampert 1978, Infante y Litt 1985, De Bernardi *et al.* 1987, Müller-Navarra y Lampert 1996, Hülsmann 2001). Adicionalmente al impacto directo de la herbivoría sobre el fitoplancton (Shapiro 1995), el zooplancton también puede alterar la composición y abundancia de las especies al modificar la disponibilidad y las proporciones de los nutrientes (Carney y Elser 1990).

De manera alterna a la dominancia del flujo desde los productores primarios hacia niveles tróficos superiores, existen numerosos reportes que refieren en diversos sistemas una transferencia preferencial de materia y energía a través de canales detríticos (ver Paine 1980, Pace *et al.* 1999). Tamminen *et al.* (1984) han propuesto que el carbono fijado durante la producción primaria (autóctono) es reciclado por los microheterótrofos (particularmente protistas) y circula en el microcircuito donde las bacterias son capaces de utilizar un alto porcentaje de exudados del fitoplancton y de reciclar materia particulada o disuelta producida por microorganismos. La "hipótesis de la cascada trófica" (Carpenter y Kitchell 1993, Hodgson 2005) propone que en muchos ecosistemas, el flujo hacia niveles tróficos superiores a través del canal detrítico puede ser de igual magnitud o aún mayor que el del canal de la herbivoría. En los sistemas donde predomina este tipo de red alimenticia, la cascada trófica da lugar a un desproporcionadamente pequeño grupo de herbívoros y una gran abundancia de productores primarios.

La composición fitoplanctónica (Cruz 2007) y zooplanctónica (Nandini *et al.* en prensa, Jiménez-Contreras *et al.* en prensa), así como algunos resultados del presente trabajo sugieren que el canal detrítico ha sido la forma principal de transferencia de energía en VB cuando está favorecido el crecimiento de algas tóxicas (*e.g.*, *Microcystis*), es decir durante los periodos de estratificación en que el nivel se encuentra alto (por encima de los 1825 msnm), como ocurrió entre 2001 y 2004 (Figura 40), en contraste con lo que sucedió durante el periodo observado en este trabajo, lo que implicaría importantes diferencias intra anuales en los canales de flujo de energía.

Un seguimiento de la estructura de la comunidad en el tiempo podría ayudar a entender los flujos de energía en VB y las variaciones en las relaciones tróficas entre especies o grupos funcionales, que presuntamente se presentarían en función de la frecuencia e intensidad de los eventos de mezcla.

Adicionalmente, en el contexto del cambio climático actualmente en curso, pueden presentarse variaciones en la frecuencia e intensidad de frentes fríos, "nortes" y de ondas de calor que alteren los procesos de circulación-estratificación en el embalse de Valle de Bravo. Su combinación con las variaciones en el nivel o aforo del lago, podrían determinar cambios en las condiciones de transferencia de energía en el sistema que sería importante prever. Esto es de gran relevancia, ya que la forma en que está estructurada la red trófica, no solamente afecta a la comunidad bacteriana (Cole 1999) y a los procesos biogeoquímicos que conduce, sino que también puede modificar el impacto de la eutrofización en el uso del recurso, como se discute en la sección final.

Apuntes sobre la estequiometría del sistema

Se han planteado importantes argumentos teóricos que sugieren que los organismos tienden hacia el equilibrio estequiométrico con la disponibilidad de recursos (Redfield 1958, Chapin 1980, Sterner *et al.* 2004).

El estudio de las tasas metabólicas es importante para describir la estequiometría de los sistemas, dado que dictan las tasas a las cuales los recursos materiales son asimilados del ambiente, utilizados para estructura y función biológicas y excretadas como desechos de vuelta al medio (Sterner y Elser 2002) y a pesar de que el establecimiento del balance estequiométrico de VB está más allá de los objetivos de este trabajo, nos parece importante resaltar que el carácter monomítico del embalse de Valle de Bravo ofrece por principio, la posibilidad de dos momentos de equilibrio estequiométrico en el periodo anual (estratificación y circulación), sin embargo, en la práctica el sistema parece ser mucho más dinámico, sobre todo en el año de estudio.

La forma en que un ecosistema se ajusta al suministro de recursos define su esquema estequiométrico. A su vez, el suministro de recursos en los sistemas se altera cuando aparecen nuevos procesos que proveen recursos que no estaban disponibles (nutrientes escasos o limitantes), ya sea por arribo de nuevas especies o respuestas facultativas de especies residentes. Los ejemplos de lo anterior incluyen a la fijación de nitrógeno (Redfield 1958), la degradación de los reservorios de fósforo orgánico (Linquist *et al.* 1997) y, en el caso de Valle de Bravo, el transporte de MO y nutrientes del hipolimnion hacia la zona fótica por los eventos de mezcla en los márgenes, impulsados por las ondas internas, en el periodo de estratificación (ver Merino-Ibarra *et al.* en prensa). Pero los rasgos estequiométricos de un sistema pueden estar dirigidos por variables que van más allá de las tasas de suministro de recursos. Factores como la temperatura y duración de la temporada de crecimiento de las poblaciones presentes, sustrato geológico local, precipitación, radiación solar y fuentes externas de recursos, interacciones biológicas, etc., pueden tener gran influencia en el caso de los cuerpos de agua epicontinentales. Cuando estos factores se oponen unos con otros en sus efectos (suministro o demanda) el patrón estequiométrico puede causar o mantener, desequilibrios (Schade *et al.* 2005) al igual que la heterogeneidad, en particular las fluctuaciones temporales.

Implicaciones para el manejo y panorama futuro

Si bien no es el objetivo de este trabajo realizar una propuesta de manejo del embalse de Valle de Bravo y de la cuenca hidrológica que lo alimenta, sus resultados pueden contribuir en este sentido, dentro del marco del proyecto integral de estudio de VB que se ha llevado a cabo en los últimos 7 años (base de este trabajo) y que sí persigue proveer herramientas para construir una estrategia de manejo de este embalse y de otros en proceso de eutrofización.

El examen y las decisiones sobre los recursos hídricos desde el punto de vista de cuenca hidrológica son fundamentales para su adecuado aprovechamiento y conservación. En este contexto, el presente trabajo intenta contribuir, en un ámbito más local, a combatir los efectos indeseables de la eutrofización del embalse de VB, para ello resulta fundamental entender los factores que promueven el desarrollo de algas tóxicas (cianobacterias), así como aquellos que promueven su reemplazo por algas que no amenazan la salud de los pobladores y que incrementen el flujo trófico en el sistema (diatomeas o clorofitas). El impulso de los mecanismos que promueven el crecimiento de diatomeas o clorofitas, podría significar un incremento en el potencial paisajístico y recreativo del embalse (disminución de malos olores y de enfermedades cutáneas en animales y en personas, aumento de la capacidad pesquera del embalse). Este trabajo aporta diversos elementos en este sentido, en particular sobre el papel que pueden jugar al respecto, en VB, procesos como las variaciones en el aforo del embalse, los procesos de mezcla asociados a esto y el potencial incremento de las redes tróficas hacia niveles superiores, entre otros.

En particular, el control del aforo del lago resalta como una posibilidad prometedora al respecto. Además de constituir una estrategia de relativamente bajo costo (en inversión monetaria y en impacto ambiental), el mayor aporte energético de esta injerencia en el sistema sería provisto por el régimen de viento que naturalmente barre el embalse. La reducción del nivel también podría dirigir la dirección del metabolismo neto de VB hacia heterotrófico, lo cual favorecería – en combinación con la extracción de agua y el flujo hacia la atmósfera - la reducción de los nutrientes acumulados.

Si bien en este sentido, el estudio detallado de la relación entre el nivel del lago, la magnitud y frecuencia de los eventos de mezcla y el rompimiento mismo de las ondas internas es aún un tema para desarrollar, este trabajo aporta una primera aproximación al respecto, señalando a la cota de 1825 msnm como un nivel crítico.

Otra estrategia cuya importancia hace patente este trabajo es la necesidad de mantener un monitoreo sistemático (el mínimo indispensable) que permita observar la evolución del embalse en el tiempo, en particular su evolución trófica y su posibilidad de constituir un sumidero o fuente de carbono atmosférico. Este monitoreo puede constituir un modelo para observar y calcular la influencia de los cuerpos de agua en este sentido.

Finalmente, estos resultados respaldan la validez de la estrategia de desarrollar un conocimiento científico integral para generar elementos sólidos para un aprovechamiento racional y sustentable de VB, planteada en el proyecto en que se enmarcan este trabajo y los diversos estudios que del mismo se han derivado (Merino *et al.* 2004, Merino y Monroy-Rios 2004, Monroy 2004, Monroy-Rios *et al.* 2005, Murueta 2005, Cruz 2007, Valeriano 2007, Carnero 2008, Merino-Ibarra *et al.* (en prensa), Nandini *et al.* (en prensa), Jiménez-Contreras *et al.* (en prensa), Ramírez –Zierold (enviado).

Conclusiones

Sobre los métodos

1. Los resultados de este trabajo respaldan la utilidad del método de evolución de oxígeno en botellas claras y oscuras incubadas *in situ* para el estudio del metabolismo de sistemas acuáticos eutróficos. El rigor en el control de la entrada accidental de burbujas de aire en la toma de muestras, así como la realización de triplicados tanto de las incubaciones, como de las titulaciones, permitió obtener resultados de baja variabilidad y coherentes. Las tasas de producción y consumo de oxígeno en Valle de Bravo se ubican plenamente dentro del rango correspondiente a las medidas por el mismo métodos en otros sistemas.

Productividad del embalse

2. El embalse cálido monomítico de Valle de Bravo mostró alta productividad y alta respiración en el periodo entre agosto de 2006 y agosto de 2007. La media de producción bruta ($2.1 \text{ gC m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) lo ubica entre los valores intermedios de sistemas en estado trófico avanzado (eutróficos) mientras que su respiración (media $3.9 \text{ gC m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, rango: 1.7 a 6.1) corresponde a valores intermedios-altos, entre los mismos sistemas.
3. La biomasa fitoplanctónica durante este periodo refleja también una alta productividad del embalse, que presentó una media anual de $12.1 \text{ } \mu\text{g clorofila-}a \text{ L}^{-1}$ en el epilimnion (rango: 5.8 a $20.6 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$) y de $20.5 \text{ } \mu\text{g clorofila-}a \text{ L}^{-1}$ en la superficie (rango: 9.2 a $39.4 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$).
4. La profundidad de la capa de producción en Valle de Bravo se ubicó entre 4 y 8 m en el periodo estudiado, la moda fue 6 m. La máxima producción se ubicó en la profundidad de 1 m en el 61% de los casos.

Variación temporal y espacial de la producción y la respiración

5. Los datos aquí generados indican que en Valle de Bravo, en términos de producción primaria, la variación temporal es significativamente mayor a la espacial. Estos resultados son consistentes

con la homogeneidad espacial del embalse hallada por Merino-Ibarra *et al.* (en prensa) y Nandini *et al.* (en prensa).

6. La producción bruta (PB) en la capa trofógena se mantuvo bastante estable en el periodo estudiado, con excepción de una marcada reducción (a $\frac{1}{4}$ parte de la media general) en diciembre de 2006. En contraste, la respiración (R) y la producción neta (PN) variaron considerablemente, fundamentalmente asociadas al ciclo estratificación-circulación del embalse. La R aumentó durante la circulación y también cambió significativamente entre los periodos estratificados, siendo más del triple en la estratificación de 2007 que en la de 2006. La PN disminuyó de forma importante solamente durante la circulación. La respiración aeróbica afótica (RAA), medida mediante el consumo de oxígeno más allá de la capa de producción durante el periodo de circulación, fue de más del doble de la R de la capa trofógena en el mismo periodo.
7. La relación PN:PB permitió identificar que: a) la capa a 1 m de profundidad es continuamente autotrófica, exportando entre el 30 y el 90 % de su producción a lo largo del año y b) la capa trofógena en su conjunto mostró capacidad de exportación de materia hacia el hipolimnion - y eventualmente a los sedimentos - solamente durante la estratificación, pues durante la circulación la comunidad de esta capa consume más de lo que produce.

Factores que pueden influir en los cambios metabólicos en VB

8. La producción primaria bruta y neta mostraron una correlación similar a la teórica con la temperatura, pero ésta fue inversa con la respiración en Valle de Bravo. La temperatura no explica las variaciones de la producción y la respiración en el periodo estudiado, la luz recibida en las incubaciones explica en gran medida las variaciones entre estaciones, así como la menor producción y respiración de algunos muestreos realizados en días nublados, que se superponen a las variaciones estacionales (verano-invierno). No se encontró evidencia de limitación de la producción primaria por nutrientes en Valle de Bravo entre agosto de 2006 y agosto de 2007.
9. La herbivoría es el proceso que explica con más coherencia el mínimo de producción observado en diciembre de 2006. La posibilidad de que el zooplancton pueda controlar la

producción primaria en Valle de Bravo, representa una herramienta interesante en el contexto de las posibilidades de manejo del embalse.

10. Si bien algunos aspectos de las variaciones de la producción primaria observada son atribuibles a los anteriores parámetros ambientales, el balance entre producción y respiración pareció estar dominado, en Valle de Bravo, por los procesos de mezcla de la columna de agua, tanto en el periodo de circulación como, posiblemente, durante la estratificación. En el presente trabajo se encontraron evidencias que respaldan la propuesta de Merino-Ibarra *et al.* (en prensa) de que en Valle de Bravo se presentan pequeños eventos de mezcla durante los periodos de estratificación.
11. La presencia de pequeñas cantidades de oxígeno disuelto hipolimnético en meses consecutivos de la estratificación de 2007 respalda la ocurrencia de este tipo de eventos de magnitud y duración restringidas. Lo anterior, conjuntamente con las elevadas tasas de respiración de este periodo, indica que los eventos de mezcla ocurrieron con una periodicidad *cuasi*-diurna.
12. La concentración de SRD en la capa de producción disminuyó importantemente durante los periodos estratificados de 2006 y de 2007. Se postula que este abatimiento se debió a una intensa asimilación de sílice por las diatomeas, grupo de algas que se ve favorecido, en general, bajo condiciones de mezcla.
13. La concurrencia de la disminución del nivel del embalse con las evidencias indirectas de eventos de mezcla antes descritas, respalda la propuesta de Monroy (2004) de que dichos eventos pueden deberse al rompimiento de ondas internas al reducirse la profundidad.
14. Los bajos niveles del embalse durante las estratificaciones de 2006 y 2007, considerablemente menores que los registrados entre 2001 y 2005, así como el conjunto de procesos asociados (eventos de mezcla, presencia de oxígeno hipolimnético y abatimiento del SRD) durante la estratificación, señalan al periodo de estudio como atípico en la historia reciente del embalse.
15. Las evidencias de eventos de mezcla durante la estratificación de 2007 ayudan a explicar la alta respiración registrada en dicho periodo. El gran desarrollo del zooplancton en los mismos

meses sustenta la hipótesis de que dichos eventos promueven cambios en la estructura de la comunidad planctónica en los meses de estratificación, acoplados a las variaciones metabólicas observadas en el embalse, en términos de producción primaria, respiración y flujos de energía.

Balance metabólico

16. El balance metabólico señala a Valle de Bravo como una fuente neta de emisión de carbono hacia la atmósfera entre agosto de 2006 y agosto de 2007. Durante este periodo se observó una evolución de la dinámica metabólica del embalse hacia la heterotrofia neta, probablemente debida a las condiciones particulares del mismo.

17. Los resultados de este trabajo, conjuntamente con el conocimiento hidrológico, ecológico y biogeoquímico del sistema -generado de 2001 a la fecha en el proyecto en que se enmarca- permiten postular una estrategia de manejo del embalse basada en sus características particulares. Esta propuesta consiste en el control del aforo del embalse para propiciar cambios en la comunidad planctónica que impliquen el reemplazo de cianobacterias por otros grupos del fitoplancton y con ello, la ampliación de la red trófica hacia niveles superiores, a costa del flujo directo al circuito detrítico.

Literatura citada

- Agasild, H. y T. Nöges. 2005. Cladoceran and rotifer grazing on bacteria and phytoplankton in two shallow eutrophic lakes: in situ measurement with fluorescent microspheres. *Journal of Plankton Research* 27(11): 1155-1174.
- Allanson, B. R. 1990. Physical processes and their biological impact, *Verh. Int. Ver. Limnol.* 24: 112–116.
- Alvarez Cobelas, M., F.J. Haering, J.L. Velasco y A. Rubio . 1992. The seasonal productivity of phytoplankton in a hypertrophic, gravel-pit lake. *Journal of Plankton Research* 14(7): 979-996.
- Amarasinghe, P. B. y J. Vijverberg. 2002. Primary production in a tropical reservoir in Sri Lanka. *Hydrobiologia* 487(1): 85-93.
- An K.G. y J. R. Jones. 2000. Factors regulating bluegreen dominance in a reservoir directly influenced by the Asian monsoon. *Hidrobiología* 432: 37-48.
- Avendaño-Coletta, D. y H. Schubert. 2005. Oxygen evolution and respiration of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 under two different light regimes applying light/dark intervals in the time scale of minutes. *Physiologia Plantarum* 125: 381-391.
- Asthana, D. K. y M. Asthana. 1998. *Environment: Problems and solutions*. S. Chand & Co., Ram Nagar, New Delhi.
- Barreiro, M. T. y M. Signoret. 1999. Productividad primaria en sistemas acuáticos costeros. *Métodos de evaluación*. Universidad Autónoma Metropolitana. 81 p.
- Bailey-Watts, A. E., E. J. Wise y A. Kirika. 1987. An experiment in phytoplankton ecology and applied fishery management: effects of artificial aeration on troublesome algal blooms in a small eutrophic loch. *Aquaculture and Fisheries Management*. 18: 259-276.
- Baumgardner, R. K. 1966. Oxygen balance in a stream receiving domestic and oil refinery effluents. Ph.D. Thesis, Oklahoma State University. 70 p. En Fontaine y Ewel (1981).
- Berman, T., L. Stone, Y. Z. Yacobi, B. Kaplan, M. Schlichter, A. Nishri y U. Pollinger. 1995. Primary Production and Phytoplankton in Lake Kinneret: A Long-Term Record (1972-1993). *Limnology and Oceanography* 40(6): 1064-1076.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage y G. B. West. 2004. Toward a metabolic theory of Ecology. *Ecology* 85(7): 1771-1789.
- Brown, L., R. Sanders, G. Savidge y C. H. Lucas. 2003. The uptake of silica during the spring bloom in the Northeast Atlantic Ocean. *Limnology and Oceanography* 48: 1831-1845.
- Brzezinski, M. A., T. A. Villareal y F. Lipschultz. 1998. Silica production and the contribution of diatoms to new and primary production in the central North Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 167: 89-104.
- Caffrey, J. M. 2003. Production, respiration and net metabolism in U.S. estuaries. *Environmental Monitoring and Assessment* 81: 207-219.
- Carlson, R. E. y J. Simpson. 1996. A coordinator's guide to volunteer lake monitoring methods. North American Lake Management Society. Based on Carlson's trophic state index for lakes. 96 p.
- Carnero-Bravo, V. 2008. Reconstrucción de la evolución trófica de un embalse monomítico cálido (Valle de Bravo, México) mediante el análisis de dos núcleos sedimentarios. Tesis de Maestría (Química Acuática). Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México.

- Carney, H. J. y J. J. Elser. 1990. Strength of zooplankton-phytoplankton coupling in relation to lake trophic state. En: M.M. Tizler y C. Serruya (ed.), *Large Lakes: Ecological Structures and Functions*, Springer-Verlag, New York (1990), pp. 615-631.
- Carpenter, S. R. y J. F. Kitchell. 1993. *The Trophic Cascade in Lake Ecosystems*, Cambridge University Press.
- Childress, W. M., L. C. Fitzpatrick y W. D. Pearson. 1981. Trophic structure and renergy flow in a texas pond. *Hydrobiologia* 76: 135-143.
- Cole, J. 1999. Aquatic Microbiology for ecosystem scientists: new and recycled paradigms in *Ecological Microbiology. Ecosystems* 2:215-225.
- Cole, J. J., N. F. Caraco, G. W. Kling y T.K. Kratz. 1994. Carbon dioxide supersaturation in the surface of water of lakes. *Science* 265: 1568-1570.
- Cole, J. y S. C. Fisher. 1978. Annual metabolism of temporary pond ecosystem. *Am. Midl. Nat.* 100 (1): 15-22.
- CONAGUA, SEMARNAT. 2008. Comunicado de Prensa No. 029-08. 19 de febrero de 2008. México.
- Cruz y C., I. 2007. Biomasa y composición del fitoplancton de un embalse tropical de altura: Valle de Bravo, México, de febrero a noviembre de 2002. Tesis de Maestría (Limnología). Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México.
- Chapin III, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annu Rev Ecol Syst* 11: 233-260
- D'Avanzo, C., J. N. Kremer y S. C. Wainright. 1996. Ecosystem production and respiration in response to eutrophication in shallow temperate estuaries. *Marine Ecology Progress Series* 141: 263-274.
- de Bernardi, R., G. Guissani y M. Manca. 1987. Cladocera: predators and prey. *Hydrobiologia* 145: 225-243.
- del Giorgio, P. A. y G. Scarborough. 1995. Increases in the proportion of metabolically active bacteria along gradients of enrichment in freshwater and marine plankton: implications for estimates of bacterial growth and production rates. *Journal of Plankton Research* 17: 1905-1924.
- Dickson, M.L., J. Orchardo, R.T. Barber, J. Marra, J.J. McCarthy y R.N. Sambrotto. 2001 Production and respiration rates in the Arabian sea during the 1995 Northeast and Southwest Monsoons. *Deep Sea Research. II* 48: 1199-1230.
- Dokulil, M., K. Bauer y E. I. L. Silva. 1983. An assesment of the phytoplankton biomasa and primary productivity of Parakrama Samudra, a shallow man-made lake in Sri Lanka. In 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
- Elliott, J. A., A. E. Irish y C. S. Reynolds. 2002. Predicting the spatial dominance of phytoplankton in a light limited and incompletely mixed eutrophic water column using the PROTECH model. *Freshwater Biology* 47:433-440.
- Eppley, R. W. y B. J. Peterson. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* 282:677-680.
- Erikson, R., E. Hooker, M. Mejía, A. Zelaya y K. Vammen. 1998. Optimal conditions for a primary production in a polymictic tropical lake (Lake Xolotlán, Nicaragua). *Hydrobiologia* 382: 1-16.
- Falkowski, P. G. 1983. Light-shade adaptation and vertical mixing of marine-phytoplankton: a comparative field-study. *Journal of Marine Research* 41: 215-237
- Findlay, S., M. L. Pace, D. Lints, J. J. Cole, N. F. Caraco y F. Pelerls. 1991. Weak coupling of bacterial and algal production in a heterotrophic ecosystem, the Hudson estuary. *Limnology and Oceanography* 36: 268-278.
- Flores-Verdugo F. J., J. W. Jr. Day, L. Mee y R. Briceño-Dueñas. 1988. Phytoplankton production and seasonal biomasa variation of seagrass, *Ruppia maritima* L., in a Tropical Mexican Lagoon with an ephemeral inlet. *Estuaries* 11(1): 51-56.

- Fontaine III, T. D. y K. C. Ewel, 1981: Metabolism of a Florida lake ecosystem.-*Limnology and Oceanography*, 26: 754-763.
- Gattuso, J.-P., M. Frankignoulle y R. Wollast. 1998. Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 405-434.
- Gelda, R. K. y S. W. Effler. 2002. Metabolic rate estimates for a eutrophic lake from diel dissolved oxygen signals. *Hidrobiologia* 485:51-66.
- Geider R. J. y B. A. Osborne. 1989. Respiration and microalgal growth: a review of the quantitative relationship between dark respiration and growth. *New Phytologist* 112:327-341.
- Gianesella-Galvão, S. M. 1984. Primary production in ten reservoirs in southern Brazil. *Hydrobiologia* 122(1): 81-88.
- Gillooly, J. F., J. H. Brown, G. B. West, V. M. Savage y E. L. Charnov. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248-2251.
- Gillooly, J. F., E. L. Charnov, G. B. West, V. M. Savage y J. H. Brown. 2002. Effects of size and temperature on developmental time. *Nature* 417: 70-73.
- Goldman, C. R. 1988. Primary productivity, nutrients and transparency during the early onset of eutrophication in ultra-oligotrophic Lake Tahoe, California-Nevada. *Limnology and Oceanography* 33: 1321-1333.
- González, E.J., M. Ortaz, C. Peñaherrera, E. Montes, M. L. Matos y J. Mendoza. 2003. Fitoplancton de cinco embalses de Venezuela con diferentes estados tróficos. *Limnetica* 22: 15-35.
- González, E. J., M. Ortaz, C. Peñaherrera y M. L. Matos. 2004. Fitoplancton de un embalse tropical hipereutrófico (Pao-Cachinche, Venezuela): abundancia, biomasa y producción primaria. *INCI* 29(10) on-line.
- Hanson, M. A. y M. G. Butler. 1990. Early responses of plankton and turbidity to biomanipulation in a shallow prairie lake. *Hydrobiologia* 200-201: 317-327.
- Harper, D. 1992. *Eutrophication of freshwaters: principles, problems and restoration*. First edition. Chapman & Hall, New York. 327 pp.
- Harding W. R. 1997. Phytoplankton primary production in a shallow, well-mixed, hypertrophic South African lake. *Hidrobiologia* 344: 87-102.
- Harris, G. P. y G. Baxter. 1996. Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in a subtropical reservoir. *Freshwater Biology* 35: 545-560.
- Hassell, M. P., H. N. Commins y R. M. May. 1994. Species coexistence and self-organizing spatial dynamics. *Nature* 370:290-292.
- Hecky, R. E. y H. J. Kling. 1981. The phytoplankton and protozooplankton of the euphotic zone of Lake Tanganyika: species composition, biomass, chlorophyll content, and spatio-temporal distribution. *Limnol and Oceanography* 26 (3): 548-564.
- Hernández, C. M. E., Torres, T. L. A. y Valdez, M. G. 2000. Sequía Meteorológica. Pp. 25-40. En: C. Gay (comp.) México: una visión hacia el siglo XXI. El cambio climático en México. Resultados de los estudios de la vulnerabilidad del país, coordinados por el INE con el apoyo del U.S. Country Studies Program, México: INE, SEMARNAP, UNAM, U.S. Country Studies Program.
- Hodgson, J. Y. S. 2005. A trophic cascade síntesis: review of top-down mechanisms regulating lake ecosystems. *BIOS* 76: 137-144.
- Horne, A. J. y C. R. Goldman. 1994. *Limnology*. Segunda. edición. McGraw Hill, New York. USA. 576 p.

- Huisman, J. y F. J. Weissing. 1994. Light-limited growth and competition for light in well-mixed aquatic environments: an elementary model. *Ecology* 75:507-520.
- Huisman, J., P. Van Oostveen y F. J. Weissing. 1999. Species dynamics in phytoplankton blooms: incomplete mixing and competition for Light. *American Naturalist* 154:46-68.
- Huisman, J., J. Sharples, J. M. Stroom, P. M. Visser, W. E. A. Kardinaal, J. M. H. Verspagen y B. Sommeijer. 2004. Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology* 85(11):2960-2970.
- Hulot, F. D. y J. Huisman. 2004. Allelopathic interactions between phytoplankton species: the roles of heterotrophic bacteria and mixing intensity. *Limnology and Oceanography* 49: 1424-1434.
- Hülsmann, S. 2001. Reproductive potential of *Daphnia galeata* in relation to food conditions: implications of a changing size-structure of the population, *Hydrobiologia* 442 (2001), pp. 241–252.
- Hunter, R. G. y J. H. Carroll. 1985. Estimation of community metabolism in a polluted stream using the Velz oxygen model. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science* 65: 11-14
- Ibelings, B. W., B. M. A. Kroon y L. R. Mur. 1994. Acclimation of photosystem-II in a cyanobacterium and a eukaryotic green-alga to high and fluctuating photosynthetic photon flux densities, simulating light regimes induced by mixing in lakes. *New Phytologist* 128: 407–424.
- Ibelings, B. W. 1996. Changes in photosynthesis in response to combined irradiance and temperature stress in cyanobacterial surface waterblooms. *Journal of Phycology* 32:549-557.
- IDECA, sa de cv 1999. Estudio limnológico de la presa de Valle de Bravo, México, Informe para la gerencia regional de aguas del Valle de México. Comisión Nacional del Agua
- INEGI. 2000. Síntesis de información geográfica del Estado de México. Instituto Nacional de Geografía e Informática. México.
- Infante, A. y A. H. Litt. 1985. Differences between two species of *Daphnia* in the use of 10 species of algae in Lake Washington, *Limnol. Oceanogr.* 30: 1053–1059.
- Jacques, G. 1970. Sur les concepts de production et de productivité, en vie et Milieu. *Sér. Océanographie* 21(2-B): 513-516.
- Jeffrey, S. y G. Humpfrey. 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.
- Jensen L. M., K. Sand-Jensen, S. Marcher y M. Hansen. 1990. *Marine Ecology Progress Series* 61: 75-85.
- Jiménez-Contreras, J., S.S.S. Sarma, M. Merino-Ibarra y S. Nandini. en prensa. Seasonal changes in the rotifer (Rotifera) diversity from a tropical high altitude reservoir (Valle de Bravo, Mexico). *Journal of Environmental Biology* (en prensa).
- Jiménez Contreras, J. (en elaboración). Efecto de las variaciones hidrológicas y fisicoquímicas sobre la abundancia de los organismos del zooplancton presentes en el embalse de Valle de Bravo. Tesis de Maestría (Limnología). Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México.
- Kalbe, L., 1972: Sauerstoff und Primärproduktion in hypertrophen Flachseen des Havelgebietes. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 57: 825–862.
- Karner, M. y J. A. Fuhrman. 1997. Determination of active marine bacterioplankton: A comparison of universal 16s rRNA probes, autoradiography, and nucleoid staining. *Appl Environ Microbiol* 63: 1208-1213.
- Kelly, M.H., L.C. Fritz Patric and W.D. Pearson, 1978: Phytoplankton dynamics, primary productivity and community metabolism in a North-central Texas pond. *Hydrobiologia* 58: 245–260.

- Kemp, W. M., E. M. Smith, M. Marvin-Dipasquale y W. R. Boynton. 1997. Organic carbon balance and net ecosystem metabolism in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 150: 229-248.
- Kerr, B., M. A. Riley, M. W. Feldman y B. J. M. Bohannan. 2002. Local dispersal promotes biodiversity in a real-life game of rock-paper-scissors. *Nature* 418:171-174.
- Kirk, J. T. O. 1994. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Klausmeier, C. A. y E. Litchman. 2001. Algal games: the vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns. *Limnology and Oceanography* 46:1998-2007.
- Khan, F. A. y A. A. Ansari. 2005. Eutrophication: An Ecological Vision. *The Botanical review* 71(4): 449-482.
- Khondker, M. y M. A. Kabir. 1995. Phytoplankton primary production in a mesotrophic pond in sub-tropical Bangladesh. *Hydrobiologia* 304(1): 39-47.
- Kromkamp, J. y M. Limbeek. 1993. Effect of short-term variation in irradiance on light-harvesting and photosynthesis of the marine diatom *Skeletonema costatum*: a laboratory study simulating vertical mixing. *J Gen Microbiol* 139: 2277-2284
- Lampert, W. 1978. Field study on the dependence of the fecundity of *Daphnia spec.* on food concentration, *Oecologia* 36: 363-369.
- Lampert, W. y U. Sommer. 1997. *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press. New York. 382 pp.
- Larsson, U. y A. Hagstrom. 1979. Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. *Marine Biology* 52: 199-206.
- Lauria, M. L., D. A. Purdie y J. Sharples. 1999. Contrasting phytoplankton distributions controlled by tidal turbulence in an estuary. *Journal of Marine Systems* 21:189-197.
- Levin, S. A. 1974. Dispersion and population interactions. *American naturalist* 108:207-228.
- Lewis, W. M. Jr. 1987. Tropical limnology. *Ann Rev Ecol Syst* 18:159-84.
- Li, W. K. W. y S. Y. Maestrini (eds). 1995. Book review. Measurement of primary production from the molecular to the global scale. *Limnology and Oceanography* 40(6): 1183-1185.
- Libes, S. M. 1992. *An introduction to marine biogeochemistry*. John Wiley & Sons. 734 p.
- Likens, G. E., F. H. Bormann, R. S. Pierce, J. S. Eaton y N. M. Johnson. 1977. *Biogeochemistry of a forested ecosystem*. Springer Verlag, New York.
- Linquist, B. A., P. W. Singleton y K. G. Cassman. 1997. Inorganic and organic phosphorus dynamics during buildup and decline of available phosphorus in an ultsoil. *Soil Sci* 162: 254-264.
- López-Urrutia, A., E. San Martín, R. P. Harris y X. Irigoien. 2006. Scaling the metabolic balance of the oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(23):8739-8744.
- Maestrini, S., A. Sournia y A. Herbland. 1993. Measuring phytoplankton production in 1992 and the coming years: a dilemma?, en *ICESmar. Sci. Symp.*, 197:244-259
- Marino, R. y R. W. Howarth. 1993. Atmospheric oxygen exchange in the Hudson River: Dome measurements and comparison with other natural waters. *Estuaries* 16: 433-445.
- Margalef, R. 1985. Ecosistemi come sistemi fisici, energia esosomatica, verso una nuova generazione di modelli e complessità (Ecosystems as physical systems, exosomatic energy, the way towards a new generation of models and complexity). *Ecologia. Atti 2o Congresso Societa Italiana di Ecologia, Padova, 1984. Tomo 1. Pag. 55-58.*

- Martínez, J. y A. Fernández. 2004. Cambio climático: Una visión desde México. SEMARNAT, INE. México.
- McFeters, G. A., F. P. Yu, H. Pyle y P. S. Stewart. 1995. Physiological assessment of bacteria using fluorochromes. *J Microbiol Methods* 21: 1-13.
- Mee, L. D. 1977. The chemistry and hydrography of some tropical coastal lagoons—Pacific Coast of Mexico. Ph.D. Dissertation. University of Liverpool. England. 125 p.
- Mee, L. D. 1988. A definition of "critical eutrophication" in the marine environment. *Rev. Biol. Trop.* 36(1): 159-161.
- Mee, L. D. 2006. Reviving dead zones. *Scientific American* 295(5): 55-61.
- Merino, M., E. Monroy, S. Castillo, J. Ramírez, M. E. Gallegos y J. Alcocer. 2003. Wind-driven upwelling indicated by hydrological variability in a tropical eutrophied reservoir, Valle de Bravo, Mexico. In: 4th International Conference on Reservoir Limnology and Water Quality: 228–231, Institute of Hydrobiology, Academy of Sciences of the Czech Republic, České Budejovice, Czech Republic
- Merino, M. y E. Monroy-Ríos. 2004. Nuestro lago: morfología y profundidad, *Boletín del Patronato Pro-Valle de Bravo*, 2:2-5.
- Merino, M., M. Gallegos, S. Castillo y E. Monroy. 2005. ¿Qué pasa con el oxígeno? *Boletín del Patronato Provalle* No. 3. págs 4-6.
- Merino-Ibarra, M., E. Monroy-Ríos, G. Vilaclara, F. S. Castillo, M. E. Gallegos y J. Ramírez-Zierold, en prensa. Physical and chemical limnology of a wind-swept tropical highland reservoir. *Aquatic Ecology*. DOI 10.1007/s10452-007-9111-5.
- Monroy R., E. 2004. Hidrología del embalse de Valle de Bravo, México. Tesis de Maestría (Química acuática). Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México.
- Monroy-Ríos E., M. Merino, G. Vilaclara, J. Ramírez-Zierold, F. S. Castillo y M. E. Gallegos. 2005. Temperatura, viento y mezcla, *Boletín del Patronato Pro-Valle de Bravo*, 5:6-9.
- Mugidde, R., 1993. The increase in phytoplankton primary productivity and biomass in Lake Victoria (Uganda). *Ver. int. Ver. Limnol.* 25: 846–849.
- Mukankomeje, R. P-D. Plisnier, J-P. Descy y L. Massaut. 1993. Lake Muzahi, Rwanda: limnological features and phytoplankton production. *Hydrobiologia* 257(2): 107-120.
- Müller-Navarra, D. y W. Lampert. 1996. Seasonal patterns of food limitation in *Daphnia galeata*: separating food quantity and food quality effects, *J. Plankton Res.* 18: 1137–1157.
- Murphy, J. y J. P. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal Chim Acta* 27: 26-30.
- Murueta, L. N. 2006. Estudio de la actividad depredadora de protozoos planctónicos bacterívoros sobre el control y abundancia del picofitoplancton en el embalse de Valle de Bravo, México. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Nandini, S., M. Merino-Ibarra y S.S.S. Sarma. (en prensa). Seasonal changes in the zooplankton abundances of the reservoir Valle de Bravo (State of Mexico, Mexico). *Lake and reservoir Management* (en prensa).
- Nixon, S. W. 1995. Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41:199-219.
- Odum, H. T. 1956. Primary production in flowing waters. *Limnology and Oceanography* 2: 85-97.
- Odum, H. T. y C. M. Hoskin. 1958. Comparative studies on the metabolism of ocean waters. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex.* 5:16-46

- Odum, H. T. y R. Wilson. 1962. Further studies on the reaeration and metabolism of Texas Bays. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex.* 8, pp. 23–55.
- Odum, E. P. 1972.. *Ecología*. Tercera edición. Nueva Editorial Interamericana. México.
- Odum, H. T., R. P. Cuzon du Rest, R. J. Beyers y C. Allbaugh. 1963. Diurnal metabolism, total phosphorus, Ohle anomaly and zooplankton diversity of abnormal marine ecosystems of Texas. *Publ. Inst. Mar. Sci., Texas* 9: 444-453.
- Olah, J., Sinha, V.R.P. Ayyappan, S., Purushothaman, C.S. y S. Radheysayam. 1986. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 71: 807–812.
- Olvera, V. V. 1990. *Limnología y manejo de la cuenca de la presa de Valle de Bravo, México*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Olvera-Viascán, V., L. Bravo-Inclán y J. Sánchez-Chávez. 1998. Aquatic ecology and management assessment in Valle de Bravo reservoir and its watershed. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 1: 277.290.
- Ostrovsky, I., Y. I. Yacobi, P. Walline e I. Kalikhman. 1996. Seiche-induced mixing: Its impact on lake productivity. *Limnol Oceanogr* 41: 323–332.
- Packard T. T., Healy M. L. y F. A. Richards. 1971. Vertical distribution of the activity of the respiratory electron transport system in marine plankton. *Limnology and Oceanography* 16(1): 60-70.
- Parsons, T. R., M. Takahashi y B. Hargrave. 1977. *Biological Oceanographic processes*. 2nd. Edition. Pergamon Press, Oxford. 332 p.
- Paine, R. T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength, and community infrastructure. *J. Anim. Ecol.* 49: 667–685.
- Pace, M. L., J. J. Cole, S. R. Carpenter y J. F. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14(12): 483-488.
- Post, A. F., Z. Dubinsky, K. Wyman y P. G. Falkowski. 1984. Kinetics of light intensity adaptation in a marine planktonic diatom. *Marine Biology* 83: 231–238
- Ramírez-Zierold J., M. Merino, G. Vilaclara, E. Monroy-Ríos, S. Castillo M.E. Gallegos y M. Olson. 2005. Materia orgánica y nutrientes, *Boletín del Patronato Pro-Valle de Bravo*, 6:6-9.
- Ramírez-Zierold J., M. Merino, F.S. Castillo, G. Vilaclara, E. Monroy-Ríos, M.E. Gallegos, M. Olson y L.M. López-Gómez. 2007. Aportes externos de nitrógeno y fósforo, *Boletín del Patronato Pro-Valle de Bravo*, 9:6-9.
- Ramírez-Zierold, J., Merino, M., Monroy-Ríos, E., Olson, M., Castillo, F.S., Gallegos, M.E. y G. Vilaclara (enviado) Phosphorus and nitrogen mass balance In the Valle de Bravo reservoir: the main source of water supply for Mexico City. *Water Research* (enviado).
- Ramírez Zierold, J. A. (en elaboración) *Dinámica biogeoquímica de N y P de un embalse en eutrofización (Valle de Bravo, Mex.)* Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Doctorado en Ciencias (Química Acuática).
- Redfield, A. C. 1958. The biological control of the chemical factors in the environment. *Am Sci* 46: 205-230.
- Reyes, E. y M. Merino. 1991. Diel dissolved oxygen dynamics and eutrophication in a shallow, web-mixed tropical lagoon (Cancún, Mexico). *Estuaries* 14 (4): 372-381.
- Reynolds, C. S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. 390 p.
- Reynolds, C. S. 1972. Growth, gas vacuolation and buoyancy in a natural population of blue-green alga. *Freshwater Biology* 2:87-106.

- Reynolds, C. S., S. W. Wiseman, B. M. Godfrey y C. Butterwick. 1983. Some effects of artificial mixing on the dynamics of phytoplankton populations in large limnetic enclosures. *Journal of Plankton Research* 5: 203-234.
- Reynolds, C. S. 1987. Cyanobacterial water blooms. *Adv. Botany Research* 13:67-143.
- Reynolds, C. S. 1994. The long, the short and the stalled: on the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and rivers. *Hydrobiologia* 289:9-21.
- Reynolds, C. S. 1999. Non-determinism to probability, or N:P in the community ecology of phytoplankton : Nutrient ratios. *Arch Hydrobiol* 146(1):23-35.
- Sarnelle, O. 1993. Herbivore effects on phytoplankton succession in a eutrophic lake. *Ecol. Monogr.*, 63, 129-149.
- SARH (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos). 1987. El Sistema Cutzamala. México. 47 pp.
- Sarnelle, O. 2005. Daphnia as keystone predators: effects on phytoplankton diversity and grazing resistance. *Journal of Plankton Research* 27(12):1229-1238
- Sas, H. (ed). 1989. Lake restoration by reduction of nutrient loading: Expectations, Experiences, Extrapolations. Academia Verlag, Richarz, St. Augustin. 497 p.
- Schade J. D. J. F. Espeleta, C. A. Klausmeier, M. E. McGroddy, S. A. Thomas y L. Zhang. 2005. A conceptual framework for ecosystem stoichiometry: balancing resource supply and demand. *OIKOS* 109:40-51.
- Shapiro, J. 1995. Lake restoration by biomanipulation—a personal view, *Environmental Review* 3: 83-93.
- Scheffer, M., S. Rinaldi, A. Gagnani, L. R. Mur y E. H. Van Nes. 1997. On the dominance of cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology* 78:272-282.
- Schubert, H., H. C. P. Matthijs, L. R. Mur y U Schiewer. 1995. Blooming of cyanobacteria in turbulent water with steep light gradients: the effect of intermittent light and dark periods on the oxygen evolution capacity of *Synechocystis* sp PCC 6803. *FEMS Microbiol Ecol* 18: 237-245
- Schubert, H., S. Sagert y R. M. Forster. 2001. Evaluation of the different levels of variability in the underwater light field of a shallow estuary. *Helgoland Marine Research* 55: 12-22
- Sherman, B. S., I. T. Webster, G. J. Jones y R. L. Olivier. 1998. Transitions between *Aulacoseira* y *Anabaena* dominante in a turbid river weir pool. *Limnology and Oceanography* 43:1902-1915.
- Schwaerter, S., M. Sondergaard, B. Riemann y L. M. Jensen. 1988. Respiration in eutrophic lakes: the contribution of bacterioplankton and bacterial growth yield. *Journal of Plankton Research* 10(3): 515-531.
- Silva, E. I. L. y R. W. Davies. 1986. Primary productivity and related parameters in three different types of inland waters in Sri Lanka. *Hydrobiologia* 137: 239-249.
- Simpson, J. H., D. G. Huges y N. C. G. Morris. 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.
- Smith, V. H. 1983. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance of bluegreen algae in lake phytoplankton. *Science* 221:669-671.
- Smith, S. V. y J. T. Hollibaugh. 1997. Annual cycle and interannual variability of ecosystem metabolism in a temperate climate embayment. *Ecological Monographs* 67: 509-533.
- Solórzano, L. 1969. Determination of ammonium in natural waters by phenol-hypoclorite method. *Limnology and Oceanography* 14: 799-801.
- Sterner, R. W. y J. J. Elser. 2002. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press.

- Sterner, R. W., T. M. Smutka, R. M. L. McKay, Q. Xiaoming, E. T. Brown y R. M. Sherrell. 2004. Phosphorus and trace metal limitation of algae and bacteria in Lake Superior. *Limnology and Oceanography* 49: 495-507.
- Stevenson, L. H. 1978. A case for bacterial dormancy in aquatic systems. *Microb Ecol* 4: 127-133.
- Strickland, J. H. D. y T. R. Parsons. 1972. A manual of Sea Water Analysis. Fish Res Board Can Bul 167.
- Talling, J. F. 1976. The depletion of carbon dioxide from lake water by phytoplankton. *J. Ecol* 64:79-121.
- Takahashi, M., T. Hama, K. Matsunaga y N. Handa. 1995. Photosynthetic organic carbon production and respiratory organic carbon consumption in the trophogenic layer of Lake Biwa. *Journal of plankton Research* 17(5): 1017-1025.
- Tamminen, T., Kuparinen, J. and Lignell, R., 1984. Diurnal cycles of phytoplankton exudation and bacterial uptake of organic substrates. *Archive Für Hydrobiologie, Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 19, pp. 267–279.
- Tilman D., R. Kiesling, R. Sterner, S. Kilham y F. A. Jonson. 1986. Green, blue-green and diatom algae –taxonomic differences in competitive ability for phosphorous, silica and nitrogen. *Arch Hydrobiol* 106:473-485.
- UNESCO. (1983). Technical Papers in Marine Science 44. Algorithms for computation of fundamental properties of seawater.
- Valeriano, 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. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM. México
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco y J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499.
- Vollenweider, R. A., J. F. Talling y D. F. Westlake (eds.). 1974. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. 2a. ed. Blackwell Scientific Pub. 225 p.
- Warkentin, M., H. M. Freese, U. Karsten y R. Schuman. 2007. New and fast method to quantify respiration rates of bacterial and plankton communities in freshwater ecosystems by using optical oxygen sensor spots. *Applied and environmental Microbiology*. Nov. 2007, 6722-6729.
- Weissing, F. J. y J. Huisman. 1994. Growth and competition in a light gradient. *Journal of Theoretical Biology* 168:323-336.
- Wetzel, R. G. 1983. *Limnology*. Second edition. Saunders College Publishing.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology*. Third edition. Academic Press, London, UK.
- Wetzel, R. G. y G. E. Likens. 1991. *Limnological Analyses*. W. B. Saunders. NY, USA. 391 p.
- Wing, S. R. y M. R. Patterson. 1993. Effects of wave-induced lightflecks in the intertidal zone on photosynthesis in the macroalgae *Postelsia palmaeformis* and *Hedophyllum sessile* (Phaeophyceae). *Mar Biol* 116: 519–525.
- Wondie, A., S. Mengistu, J. Vijverberg y E. Dejen. 2007. Seasonal variation in primary production of a large high altitude tropical lake (Lake Tana Etiopía): effects on nutrient availability and water transparency. *Aquatic Ecology* 41(2): 195-207.
- Wright, R. C. 1983. A modified field version of the Winkler determination of dissolved oxygen for testig remote sources of water. *New Phytol*. 95: 37-40.
- Zhang, JZ., G. Berberian y R. Wanninkhof. 2002. Long-term storage of natural water samples for dissolved oxygen determination. *Water Research* 36(16): 4165-4168.