

**Hacia el inventario de flujos de carbono en aguas tropicales: unificar métodos**  
**Towards the construction of a carbon fluxes inventory of tropical waters: a unifying method pipeline**

Patricia M. Valdespino-Castillo<sup>1</sup>

Martín Merino-Ibarra<sup>2</sup>

Jorge A. Ramírez-Zierold<sup>3</sup>

Fermín S. Castillo<sup>4</sup>

Roberto González de Zayas<sup>5</sup>

Vladislav Carnero-Bravo<sup>6</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM 04510 México, D.F. México. Unidad Académica de Ecología y Biodiversidad Acuática, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria. 04510, México, D.F. México. [pancronica@gmail.com](mailto:pancronica@gmail.com), <https://orcid.org/0000-0002-2998-4627>

<sup>2</sup>Unidad Académica de Ecología y Biodiversidad Acuática, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria. 04510, México, D.F. México. [mmerino@cmarl.unam.mx](mailto:mmerino@cmarl.unam.mx), <https://orcid.org/0000-0002-6690-3101>

<sup>3</sup>Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM 04510 México, D.F. México. [jramirezzierold@yahoo.com.mx](mailto:jramirezzierold@yahoo.com.mx)

<sup>4</sup>Unidad Académica de Ecología y Biodiversidad Acuática, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria. 04510, México, D.F. México. [castillo@cmarl.unam.mx](mailto:castillo@cmarl.unam.mx)

<sup>5</sup>Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros. Cayo Coco. Morón. Ciego de Ávila, 69400. Cuba. [cuba.robe@gmail.com](mailto:cuba.robe@gmail.com)

<sup>6</sup>Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM 04510 México, D.F. México. [vladislavc@gmail.com](mailto:vladislavc@gmail.com), <https://orcid.org/0000-0002-0237-2786>

Autor para correspondencia: Martín Merino-Ibarra,  
[mmerino@cmarl.unam.mx](mailto:mmerino@cmarl.unam.mx)

## Resumen

Recientemente se ha revalorado la relevancia de los sistemas acuáticos epicontinentales en el ciclo global del carbono, ya que éstos tienen una gran capacidad de ser tanto sumideros de carbono, hacia sus sedimentos, como fuentes de carbono atmosférico. Sin embargo, la información acerca de los sistemas tropicales es aún heterogénea y escasa, situación particularmente crítica, dado que estos sistemas enfrentan problemas crecientes en el panorama del cambio global, contaminación y eutrofización incluidas, particularmente esta última, así como impactos de las estrategias de manejo (e.g., cambios en el nivel de agua). El estudio de la dinámica del oxígeno, criticado en el pasado, ha sido retomado y hoy es nuevamente utilizado ampliamente para estimar la producción primaria y la respiración ecosistémica ante la urgencia por estimar los flujos de carbono asociados a los sistemas acuáticos. Se revisan aquí, por ello, los aspectos metodológico-conceptuales asociados a la implementación moderna del método de evolución del oxígeno y se discuten las ventajas y los problemas asociados a esta metodología, para facilitar y extender su aplicación a los sistemas tropicales, donde su implementación es muy conveniente. Se propone también una secuencia metodológica unificadora para hacer posible la comparación entre estudios, y el escalamiento de los flujos de carbono, tanto espacial como temporalmente. Los inventarios de carbono en diferentes escalas (espaciales y temporales) son necesarios para entender la participación y las respuestas de los sistemas acuáticos y regiones tropicales (en particular su papel como fuentes o sumideros de carbono) frente al cambio global.

**Palabras clave:** metabolismo, oxígeno, biogeoquímica, heterotrofia, producción, respiración, cambio global, escalamiento

## Abstract

The relevance of inland waters in the global carbon cycle has been stressed recently, particularly because of a reassessment of their capacity for carbon exportation to the atmosphere and to the sediments. Global surveys have also highlighted the acute lack of information on tropical systems, which are exposed to crescent problems in the Global Change panorama, such as contamination and eutrophication, as well as important impacts related to water management strategies and water supply (e.g., water level fluctuations). Oxygen dynamics, a method left behind in the past, has been revised and is now being increasingly implemented to estimate primary production and ecosystem respiration due to the urgency to understand carbon fluxes in aquatic systems. Therefore the details (advantages and disadvantages) of modern implementation of oxygen dynamics are revised and discussed here, particularly oriented to facilitate and promote their application in tropical aquatic systems (where it seems an adequate strategy). We suggest a unifying method pipeline in order to obtain comparable results among systems, towards the construction of a carbon flux inventory at larger (spatial and temporal) scales. This effort would contribute to understand the role and responses of tropical aquatic systems and regions (particularly as carbon sources or sinks) facing Global Change.

**Keywords:** Metabolism, oxygen, biogeochemistry, heterotrophic, production, respiration, Global Change, upscaling

Recibido: 23/01/2017

Aceptado: 23/06/2018

## Introducción

El estudio de la dinámica del oxígeno disuelto para evaluar la producción primaria (PP) y el metabolismo comunitario (definido como el balance entre la producción y la respiración) constituyó un parteaguas en la

comprensión de los flujos de materia y energía de los ecosistemas (Odum, 1956).

El desarrollo de otras técnicas como la incorporación de  $^{14}\text{C}$  también impulsó y enriqueció los estudios de PP. Sin embargo con este método la interpretación es compleja por la refijación de parte del  $^{14}\text{C}$  respirado y por la excreción de carbono marcado (Marra, 2002), además de las subestimaciones variables de las tasas, que se ubican entre la fotosíntesis bruta y la neta (Bender, Orchardo, Dickson, Barber, & Lindley, 1999) entre otras complejidades.

Aún así, el uso extendido del  $^{14}\text{C}$  limitó los estudios de balance metabólico usando la dinámica del oxígeno, a pesar de que estos últimos permiten evaluar la autotrofia o heterotrofia a escala comunitaria-ecosistémica. Esto implicó asimismo una disminución de las estimaciones de respiración comunitaria durante décadas (Smith & Kemp, 1995; Behrenfeld & Falkowski, 1997).

En contraste, recientemente se ha señalado la relevancia de los sistemas acuáticos continentales en el ciclo planetario del carbono (Duarte & Prairie, 2005; Cole *et al.*, 2007), dado que presentan, por ejemplo, tasas más altas de exportación de carbono hacia los sedimentos que los sistemas oceánicos (Tranvik *et al.*, 2009).

Este tipo de información es hoy crucial para enfrentar los desafíos del cambio ambiental (p. ej. cambios en los patrones de precipitación, en los umbrales de eutrofización, en el funcionamiento de los sistemas como sumideros o fuentes de carbono) a escalas de regional a planetaria (Guimaraes-Bermejo, Merino-Ibarra, Valdespino-Castillo, Castillo-Sandoval & Ramírez-Zierold, 2018).

Asimismo, continúa abierta la pregunta sobre si los sistemas acuáticos continentales funcionan, en su conjunto, como netamente autotróficos o como netamente heterotróficos (Cole *et al.*, 2007; Tranvik *et al.*, 2009). Más aún, se ha resaltado que esto se debe en gran medida a la escasez de datos de sistemas tropicales (St. Louis, Kelly, Duchemin, Rudd & Rosenberg, 2000; Tranvik *et al.*, 2009).

La comparación entre sistemas acuáticos tropicales y templados es también una prioridad para probar hipótesis generales en la Teoría ecológica y en la Limnología. Por ejemplo, se ha hipotetizado que el ciclaje de los nutrientes debería ser mayor en sistemas tropicales que en templados (Boulton *et al.*, 2008); si este comportamiento es generalizado o no -y si tiene un impacto sobre el balance metabólico de

los ecosistemas- son preguntas que, si no se enfocan con indicadores integrales del funcionamiento de los ecosistemas, requerirán de un esfuerzo experimental muy intenso para evaluar cada uno de los procesos involucrados.

## **Estudio del metabolismo de los ecosistemas acuáticos**

Por todo ello, se ha formado una importante corriente de autores que respaldan nuevamente el estudio del metabolismo de los ecosistemas acuáticos (Staeher *et al.*, 2010) —incluyendo lagos (Solomon *et al.*, 2013), estuarios e incluso arrecifes coralinos— mediante el seguimiento de la evolución del oxígeno, debido a que es un método sencillo, útil y confiable que tiene la ventaja de permitir la evaluación de la respiración y, por tanto, de evaluar por separado las producciones bruta y neta (McKinnon, Logan, Castine & Duggan, 2013), contribuyendo eficazmente al entendimiento de los flujos de carbono. Este renovado interés se debe asimismo a la necesidad de estudiar con una misma estrategia los sistemas acuáticos tropicales frente al horizonte del cambio global (Staeher *et al.* 2012; Solomon *et al.*, 2013), ya que la multiplicidad de métodos y estrategias utilizados es una fuente importante de variación de los resultados, lo que dificulta su integración e interpretación (Cloern, Foster & Klekner, 2014).

La escasez (St. Louis, Kelly, Duchemin, Rudd & Rosenberg, 2000; Tranvik *et al.*, 2009) y heterogeneidad de la información disponible sobre sistemas tropicales se hacen patentes en la Tabla 1, derivado de una extensa revisión de la literatura. La forma en que se reportan los resultados revela la heterogeneidad con que se han hecho los escasos estudios, lo que dificulta tanto la comparación como el escalamiento de la información. Es particularmente notorio el escasísimo número de trabajos en los que se reportan la respiración y el balance metabólico (P:R en la Tabla 1), incluyendo la mayoría de ellos exclusivamente la producción primaria. Adicionalmente, muchos estudios reportan las tasas metabólicas solamente en unidades volumétricas (sección inferior de la Tabla 1), lo que implica que no consideraron la variabilidad vertical

ni la integración en este eje. Similarmente, muchos estudios reportan las tasas horarias, sin la necesaria integración temporal sobre el ciclo diurno completo. Como se discute en detalle más adelante, ambos aspectos son cruciales para permitir la comparación entre sistemas, así como la integración y escalamiento regional de la información.

**Tabla 1.** Producción primaria bruta (PB), producción primaria neta (PN) y respiración comunitaria (R) en sistemas acuáticos continentales tropicales. En la parte superior se muestran estudios que reportan estas tasas integradas por área/fotoperiodo ( $\text{gC m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ), mientras que en la inferior aquellos que reportan las tasas volumétricas y/o horarias con sus respectivas unidades.

Sistema	Estado trófico*	Profundidad	PP Bruta ( PB )	PP Neta ( PN )	Respiración ( R )	P:R	Unidades	Referencia
			tasas integradas por área				$\text{gC m}^{-2} \text{ día}^{-1}$	
Alchichica, México	Oligotrófico	P	2.9	0.84	2.029	4.39		Oseguera et al. 2015
Chapala, México	Oligo-mesotrófico	S	0.27					Lind et al. 1992
Shahidullah, Bangladesh	Mesotrófico		4.2		3.7	1.15		Khondker y Kabir 1995
Valle de Bravo, México	Eutrófico	P						Valdespino-Castillo et al. 2014
Zona trofogénica			2.1	0.49	3.9	0.54		
Todo el sistema			2.1	-1.1	6.1	0.34		
Quebrada Seca, Venezuela	Hipertrófico		1.8 – 3.5					González et al. 2003
La Mariposa, Venezuela	Hipertrófico		0.9 – 2.6					
Pao Cachinche, Venezuela	Hipertrófico		2.5 – 6.8					
	Hipertrófico		1.0 -6.8	0.5 - 3.9	0.3 - 5.2			González et al. 2004
Lago Xolotlán, Nicaragua	Hipertrófico		4.6 – 6.8					Erikson et al. 1998, 1999
Río Ganges, India			0.9 – 1.02					Natarajan 1989
Chang Jiang, Yangtze, China			1.15 – 3.61					Liang et al. 1988
Lago Lanao, Filipinas			2.6	1.7				Lewis 1974
Tres pozas tropicales, India								Vijayaraghavan 1971

Poza Othakadai			1.5 – 15.8					
Estanque Teppakulam			2.0 – 8.0					
Poza Yanamalai			1.05 – 5.4					
Oloiden, Kenia			1.58 – 4.54					Allanson 1990
Bosomtwe, Ghana			4.73	0.38	4.34	1.1		Awortwi 2010
( PB ) ( PN ) ( R )								
tasas volumétricas								
Río Jharahi, India			0.04 - 0.42	0.02 - 0.31	0.02 - 0.11		mgC l <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	Pratap y Khatibullah 2014
Chapala, México	Oligo-mesotrófico	S	0.067				gC m <sup>-3</sup> día <sup>-1</sup>	Dávalos-Lind y Lind 2001
Parque Norte, Colombia	Eutrófico		62 - 791		0 - 1074		mgC m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup>	Ramírez y Alcaráz 2002
Los Tunjos, Colombia			10				mgC m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup>	Gaviria 1991
Embalse Chisacá, Colombia			90				mgC m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup>	Gaviria 1991
Embalse La Regadera, Colombia			112				mgC m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup>	Gaviria 1991
F. José de Caldas, Colombia			119				mgC m <sup>-3</sup> h <sup>-2</sup>	Arboleda y Ramírez 2002
Tequesquitengo, México		P	0.079	0.041			mgC h <sup>-1</sup>	Hernández Becerril y Tapia Peña 1987

\*Datos ordenados por estado trófico (reportado) y por tasas integradas (por área, por día al principio de la tabla); y volumétricas, en la parte inferior. P=profundo; S=somero

La escasez y heterogeneidad de los estudios en los sistemas acuáticos tropicales contrasta con la urgencia para enfrentar las preguntas abiertas, y determinar si su capacidad para exportar carbono hacia los sedimentos o hacia la atmósfera está cambiando debido al aumento de la temperatura atmosférica o a otras consecuencias del cambio global. Al respecto, uno de los pocos estudios de largo plazo en sistemas tropicales mexicanos muestra un balance metabólico que tiende hacia la heterotrofia neta (P:R <1), con una respiración alta y mayor que en muchos sistemas templados (Guimaraes-Bermejo, Merino-Ibarra, Valdespino-Castillo, Castillo-Sandoval & Ramírez-Zierold, 2018), cuestionando lo propuesto en este sentido a nivel global (Duarte & Prairie 2005; Cole *et al.*, 2007).

## Evaluación del metabolismo acuático mediante la evolución del oxígeno

Por lo antes expuesto, suscribimos el exhorto a multiplicar las evaluaciones del metabolismo acuático mediante la evolución del oxígeno (Staeher *et al.*, 2010; Solomon *et al.*, 2013; Cloern, Foster & Klekner, 2014) para contribuir eficazmente al entendimiento de los flujos de carbono. Por nuestra parte, consideramos adicionalmente que, de entre las opciones para evaluar la dinámica del oxígeno (Staeher *et al.*, 2012), el método de las incubaciones en botellas claras y oscuras tiene ventajas importantes, que lo hacen muy conveniente para el estudio sistemático de los sistemas acuáticos continentales tropicales, como son: 1) que es un método de alta precisión que se puede llevar a cabo con una infraestructura modesta, 2) que es recomendable su aplicación en sistemas con estado trófico avanzado (Zhang, Berberian & Wanninkhof, 2002) que es el método más funcional en sistemas con influencia del viento, en los cuales la difusión de oxígeno atmosférico afecta considerablemente las mediciones en aguas abiertas (Nöel *et al.*, 2010; Valdespino-Castillo, Merino-Ibarra, Jiménez-Contreras, Castillo & Ramírez-Zierold, 2014).

Para favorecer el uso extendido, efectivo y comparable de esta estrategia en los sistemas acuáticos tropicales, en la Figura 1 hemos integrado las consideraciones conceptuales y técnicas que percibimos relevantes y de utilidad para su implementación en distintos sistemas y para la obtención de información comparable y de buena calidad, las cuales discutimos en detalle a continuación.

El primer paso para la implementación exitosa de un estudio de balance metabólico es la consideración de las características limnológicas del sistema, en particular las relacionadas con su distribución de oxígeno disuelto (Figura 1, Tabla 1) para diseñar la estrategia de incubación. Otras de las definiciones y precauciones indispensables tienen que ver con los aspectos críticos del método de incubaciones en botellas claras y oscuras, que -si no se atienden- pueden implicar desventajas en su uso: a) es una técnica que requiere entrenamiento previo de los operadores,

por lo que éste es un componente clave de su implementación exitosa. En particular, es crucial que se domine la técnica de colecta de agua sin alteración alguna de la concentración de oxígeno. b) Se conoce que la multiplicación de los microbios sobre las paredes de las botellas puede causar sobrestimación de la respiración (Lee & Fuhrman, 1991). Este efecto puede minimizarse utilizando botellas de baja rugosidad (cristal) y evitando que sean muy pequeñas, siendo 60 ml el volumen mínimo recomendado. c) En sistemas oligotróficos se requiere realizar incubaciones largas (en escala ~diurna) para registrar variaciones significativas de oxígeno (Figura 1).

Debido a que las tasas metabólicas varían con la temperatura y la luz, es conveniente realizar las incubaciones *in situ*. Sin embargo, si se prefiere aprovechar las ventajas que ofrecen las incubaciones en el laboratorio (Azevedo, Duarte & Bordalo, 2006) debe tenerse presente que es necesario emular lo más posible el hábitat natural al hacerlo (Figura 1). En cualquier caso, es muy importante utilizar múltiples réplicas, así como evitar la entrada de herbívoros durante la colecta del agua, y lograr un control riguroso de la interacción con la atmósfera de las muestras colectadas para evitar errores por difusión de oxígeno (Valdespino-Castillo, Merino-Ibarra, Jiménez-Contreras, Castillo & Ramírez-Zierold, 2014).

Al respecto, cabe recordar que en otros métodos, como la estimación de la fugacidad de CO<sub>2</sub>, se requiere un control del intercambio de gases similarmente riguroso. Más aún, el cálculo de los flujos de carbono a partir de la alcalinidad total, el carbono inorgánico disuelto y el pH, requiere determinaciones de muy alta precisión y consideración de las particularidades fisicoquímicas del sistema, que tienen mucho peso en estos equilibrios. Así, la serie de consideraciones y precauciones necesarias para aplicar estos métodos es aún más extensa y crítica (Dickson & Goyet, 1994) que en el caso de la dinámica del oxígeno.

Para el análisis de la dinámica del oxígeno (sea usando botellas o sensores) es necesario y conveniente integrar las tasas instantáneas (por volumen, por hora) a tasas por área y por día, que permiten comparar la información entre sistemas (Behrenfeld & Falkowski, 1997) (ver Figura 1). Para ello, es muy importante realizar mediciones nocturnas de la respiración comunitaria *in situ*, (que están entre las mediciones que menos se han realizado) para evitar el uso de estimaciones indirectas, como la de la "respiración en la oscuridad" (*en inglés* dark respiration, que es una fracción de la fotorrespiración,

(Geider & Osborne, 1989), que en la realidad pueden tener variaciones importantes entre distintos sistemas y condiciones.

**Conocimiento del sistema**

- . ¿Sistema con o sin influencia de viento?
- . ¿Sistema somero, profundo?
- . Régimen de mezcla ¿Monomítico, polimítico?
- . Profundidad de la capa mezclada ¿Hipolimnion anóxico?

**Sistema oligotrófico**  
Botellas claras y oscuras<sup>1</sup>  
(incubaciones largas)<sup>2</sup>  
Réplicas experimentales y analíticas  
Sensores *in situ*

**Sistema eutrófico**  
Botellas claras y oscuras<sup>1</sup>  
(incubaciones mas cortas)<sup>3</sup>  
Réplicas experimentales y analíticas  
Sensores *in situ* (difícil de implementar)<sup>4</sup>

**Profundidad**  
Zona eufótica, incubaciones *in-situ* a diferentes profundidades (apropiado)<sup>5</sup>  
Reproducir el ambiente de luz en incubaciones en laboratorio (apropiado)<sup>6</sup>

**Heterogeneidad espacial**  
¿PP de macrófitas/bentos, productores primarios dominantes?  
¿fitoplancton/bacterioplancton?, ¿considerar incubaciones separadas?  
¿caracterización del fito o bacterioplancton?

**Ambiente fisicoquímico**  
Temperatura, profundidad de oxiclina, profundidad de Secchi  
Ambiente de luz (intensidad y longitud del fotoperiodo)  
¿Máximo de clorofila en profundidad?; estado trófico reportado<sup>8</sup>

**Luz**  
Normalizar por condiciones de luz del día de incubación<sup>5</sup>  
replicar en laboratorio las condiciones de luz/temperatura<sup>6</sup>  
Estimar respiración asociada a las horas de luz y en oscuridad (en lo posible)

**Tasas integradas**  
Profundidad (integración espacial), reportar tasas por área ( $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ )  
Integración vertical al menos hasta la profundidad donde  $\text{PN} = 0$  para la producción  
Medición e integración adicional por debajo de esta profundidad para obtener la  
Respiración Total del sistema

**Integración temporal**  
Periodo de tiempo (Integración de tasas por día <sup>7,8</sup>), reportar en  $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$   
Integración por horas día (producción)  
Integración por horas día + noche (respiración)<sup>9</sup>

**Conversión a tasas de carbono**  
Factor PQ, RQ <sup>10,11</sup>, reportar en  $\text{g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$

**Escalamiento de tasas de producción y respiración**  
Propagación del error <sup>12</sup> (considerar el error asociado a cada estimación)

**Series de tiempo**  
Tasas anuales (al menos una medición al mes en lo posible)<sup>7</sup>

<sup>1</sup> Staehr *et al.* (2012); <sup>2</sup> Lee y Fuhrman (1991), <sup>3</sup> Zhang *et al.* (2002); <sup>4</sup> Noël *et al.* (2010);

<sup>5</sup> Valdespino-Castillo *et al.* (2014); <sup>6</sup> Azebedo *et al.* (2006); <sup>7</sup> Cloern *et al.* (2014);

<sup>8</sup> Behrenfeld y Falkowski (1997); <sup>9</sup> Geider y Osborne (1989); <sup>10</sup> Gazeau *et al.* (2005);

<sup>11</sup> Flores-Verdugo *et al.* (1988); <sup>12</sup> Lehrter y Cebrián (2010).

**Figura 1.** Secuencia metodológica-conceptual hacia la construcción de un inventario de flujos de carbono tropicales usando la dinámica del oxígeno como estrategia.

Se presentan de forma secuencial las consideraciones conceptuales y técnicas a seguirse para obtener datos que permitan la comparación entre sistemas, así como su escalamiento espacial y temporal.

Para la obtención de tasas integradas representativas, resaltamos aquí también la importancia de que la distribución vertical de las incubaciones *in situ* sea definida a partir de las características de cada sistema, ya que el metabolismo es función tanto de la penetración de la luz en la columna de agua (por su efecto en la PP), como de la respiración comunitaria presente.

La integración vertical debe realizarse al menos hasta el punto de compensación, donde las tasas de producción y respiración se igualan (es decir, donde la producción neta,  $PN = 0$ ). Este cálculo confiere al método un límite operativo y conceptual para la evaluación de la capa de producción (trofогénica), que no es homogénea verticalmente, por lo que deben incluirse en ella varios niveles de incubación.

Cuando interesa obtener el balance metabólico del sistema completo, es importante también realizar estimaciones de la respiración aeróbica por debajo de la capa trofогénica y hasta el fondo del sistema (Guimaraes-Bermejo, Merino-Ibarra, Valdespino-Castillo, Castillo-Sandoval & Ramírez-Zierold, 2018), en la medida en que la presencia de oxígeno disuelto las haga posibles. Sin embargo, en sistemas estratificados eutróficos, si el suministro físico de oxígeno (principalmente por difusión y mezcla vertical) no es suficiente, el sistema puede permanecer anóxico en el hipolimnion. En estas condiciones la respiración es anoxigénica y ya no puede resolverse con los métodos propuestos. En esta zona la química redox está dominada por los microorganismos presentes, algunos con capacidades para obtener energía sin usar el oxígeno (por ejemplo, reduciendo el nitrato).

En la integración espacial es asimismo importante establecer el valor potencial del bentos en el balance metabólico a nivel ecosistémico (que implica la interacción con el sedimento). En particular en sistemas someros, el estudio de la dinámica del oxígeno puede nutrirse de los principios generales anteriormente expuestos pero puede requerir de

estrategias metodológicas más complejas, como campanas de micro y mesocosmos.

Por último, otro aspecto importante a considerar en los estudios que requieren de un escalamiento (desde las tasas instantáneas hacia la escala ecosistémica y hacia tasas anuales), es que es necesario calcular la propagación del error estadístico acumulado en las integraciones y cálculos (Lehrter & Cebrián, 2010; Valdespino-Castillo, Merino-Ibarra, Jiménez-Contreras, Castillo & Ramírez-Zierold, 2014).

## Conclusiones

En resumen, hemos señalado aquí que los estudios sobre metabolismo comunitario-ecosistémico (el balance entre fotosíntesis y respiración) representan una estrategia muy útil para estimar la magnitud de estos flujos en los sistemas acuáticos tropicales y para evaluar su papel como sumideros o fuentes de carbono; para lograr esto los datos obtenidos deben ser comparables y haberse obtenido tomando en cuenta diversos aspectos conceptuales y técnicos (propuestos en la secuencia metodológica de la Figura 1).

Al mismo tiempo, la evaluación de la información existente para los sistemas tropicales revela cuan escasos han sido este tipo de estudios hasta ahora, y evidencia la urgente necesidad de aportar información sobre los balances metabólicos y la exportación de carbono en los sistemas acuáticos continentales tropicales para poder incluirlos en los balances de carbono de mayor escala (inventarios generales o regionales) y aportar elementos para enfrentar el cambio global.

Finalmente nos parece pertinente cerrar esta propuesta con dos notas mirando, una hacia el pasado y otra hacia el futuro de los estudios relacionados con la producción primaria y el metabolismo.

Mirando hacia atrás, es procedente reconocer aquí que, aunque la estimación de la biomasa fitoplanctónica mediante la concentración de clorofila-*a* ha sido un indicador útil del estado trófico de los ecosistemas, no debe ser considerado directamente como una medida de PP (bruta o neta) y mucho menos, del metabolismo comunitario. Esta errónea

equiparación ha ocurrido frecuentemente en estudios de producción primaria (Harris 1986), y puede implicar errores significativos en la interpretación de resultados (Felip & Catalán, 2000).

Es importante tener presente que las tasas de producción y respiración son flujos metabólicos y por ello tienen un componente temporal y una dirección (son vectores); en contraste, la estimación de la biomasa es una medida estática. Adicionalmente, la clorofila-*a* es un estimador limitado de la biomasa fitoplanctónica, debido a las grandes variaciones inter-específicas: la relación biovolumen:clorofila depende de la estructura y forma de vida de las especies predominantes (Felip & Catalan, 2000), así como de variaciones intra-específicas (e.g., cambios en el contenido de pigmento por foto-aclimatación; Longhurst & Harrison, 1989).

Mirando hacia el futuro de los estudios metabólicos y de producción, es particularmente interesante visualizar que actualmente estamos en los albores de comprender la relevancia de la incorporación de carbono a la biomasa a través de metabolismos distintos a la fotosíntesis oxigénica (fotosíntesis anoxigénica o diversas vías de quimiosíntesis). Para entonces, es deseable que el uso de la dinámica del oxígeno para evaluar el metabolismo ecosistémico sea una herramienta ampliamente utilizada en los ecosistemas acuáticos tropicales.

### **Agradecimientos**

Agradecemos a los estudiantes y colaboradores del Laboratorio de Biogeoquímica acuática, PCML, ICML, UNAM (Emiliano Monroy, Gerardo Quintanilla, Monica Olson, Sofía Montalvo, Luz Ma. López, Mauricio Arteaga, Jorge Jiménez, Ma. Elena Valeriano, Gloria Vilaclara, Miroslav Macek, Irina Cruz, Guadalupe Pérez, Rebeca Sánchez, Claudia M. Saavedra, Lourdes M. Murueta, Flor Árcega, Alfredo Gallardo, Felipe Solís, Karina Castro, Andrea Guzmán, Mariel Barjau, Arantxa Sacristán y Federico Serna).

Agradecemos también a la UNAM, el Conacyt y la Semarnat su financiamiento a través de los proyectos PAPIIT-IN207702 y Conacyt-Semarnat C01-1125 otorgados a M. Merino-Ibarra.

### **Referencias**

Allanson, B. R. (1990). Physical processes and their biological impact.

- Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 24(1), 112-116.
- Arboleda, J. & Ramírez, J. J. (2002). Efecto de la presencia de macrófitas en la variación diaria de la biomasa, la producción primaria y la eficiencia fotosintética de la comunidad fitoplanctónica de la laguna Francisco José de Caldas. *Actualidades Biológicas*, 24, 49-58.
- Awortwi, F. E. (2010). Spatio-temporal variability of phytoplankton community species composition, biomass and primary productivity of Lake Bosomtwe (Ghana) (tesis de doctorado). College of Health Sciences. KNUST, Kumasi, Ghana.
- Azevedo, I., Duarte, P., & Bordalo, A. (2006). Pelagic metabolism of the Douro estuary (Portugal) – Factors controlling primary production. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69, 133-146.
- Behrenfeld, M. J. & Falkowski, P. G. (1997). A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. *Limnology and Oceanography*, 42(7), 1479-1491.
- Bender, M., J. Orchardo, M. Dickson, Barber, R. & Lindley, S. (1999). In vitro O<sub>2</sub> fluxes compared with <sup>14</sup>C production and other rate terms during the JGOFS Equatorial Pacific experiment. *Deep-Sea Research*, I(46), 637 - 654.
- Boulton, A.J., L. Boyero, A. P. Covich, M. Dobson, S. Lake & Pearson, R. G. (2008). Are tropical streams ecologically different from temperate streams? *Tropical stream ecology*, 257- 284.
- Cloern, J. E., Foster, S. Q. & Klekner, E. (2014). Phtoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems. *Biogeosciences*, 11, 2477-2501.
- Cole, J. J., Prairie, Y. T., Caraco, N. F., McDowell, W. H., Tranvik, L. J., Striegl, R. G. & Melack, J. (2007). Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*, 10(1), 172-185.
- Dávalos-Lind, L. & Lind, O. T. (2001). Phytoplankton and bacterioplankton production and trophic relations in lake Chapala. En A. M. Hansen & M. van Afferden (Eds.), *The Lerma Chapala Watershed* (pp. 199-214). Estados Unidos. Kluwe Academics/Plenum Publishers.

- Dickson, A. G., & Goyet, C. (1994). Handbook of methods for the analysis of the various parameters of the carbon dioxide system in sea water; version 2, A. *ORNL/CDIAC-74*, (117-124).
- Duarte, C. M & Prairie Y. T. (2005). Prevalence of heterotrophy and atmospheric CO<sub>2</sub> emissions from aquatic ecosystems. *Ecosystems*, 8, 862-870.
- Erikson, R., E. Hooker, M. Mejía, A. Zelaya & Vammen, K. (1998). Optimal conditions for primary production in a polymictic tropical lake (Lake Xolotlán, Nicaragua). *Hydrobiologia*, 382, 1-16.
- Felip, M., & Catalan, J. (2000). The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima. *Journal of Plankton Research*, 22(1), 91-106.
- Flores-Verdugo, F. J., Day, J. W., Mee, L., & Briseño-Dueñas, R. (1998). Phytoplankton production and seasonal biomass variation of sea-grass, *Ruppia maritima* L., in a tropical Mexican lagoon with an ephemeral inlet. *Estuaries*, 11, 51-56.
- Gaviria, S. (1991). Monitoreo del embalse del sistema de acueducto de Bogotá. *Revista Acodal (Medellín)*, 147, 29-47.
- Gazeau, F., A. V. Borges, C., Barron, C. M., Duarte, N., Iversen, J. J., Middelburg, B., Delille, M. D., Pizay, M., Frankignoulle & Gattuso, J. P. (2005). Net ecosystem metabolism in a micro-tidal estuary (Randers Fjord, Denmark): evaluation of methods. *Marine Ecology Progress Series*, 301, 23-41.
- Geider, R. J. & Osborne, B. A. (1989). Respiration and microalgal growth: a review of the quantitative relationship between dark respiration and growth. *New Phytologist*, 112, 327-341.
- González, E. J., M. Ortaz, C. Peñaherrera, E. Montes, M. L. Matos & Mendoza, J. (2003). Fitoplancton de cinco embalses de Venezuela con diferentes estados tróficos. *Limnetica*, 22(1-2), 15-35.
- González, E. J., Ortaz, M., Peñaherrera, C., & Matos, M. L. (2004). Fitoplancton de un embalse tropical hipereutrófico (Pao-Cachinche, Venezuela): abundancia, biomasa y producción primaria. *Interciencia*, 29(10), 548-555
- Guimaraes-Bermejo, M., Merino-Ibarra, M., Valdespino-Castillo, P.M., Castillo-Sandoval, F.S. & Ramírez-Zierold, J.A. (2018). Metabolism in a deep hypertrophic aquatic ecosystem with high water-level

- fluctuations: A decade of records confirms sustained net heterotrophy. *Peer J*, 6. DOI: 10.7717/peerj.5205
- Harris, G. (2012). *Phytoplankton ecology: structure, function and fluctuation*. Springer Science & Business Media.
- Hernández Becerril, D. U. & Tapia Peña, M. I. (1987). Ecología del fitoplancton primaveral de superficie en el lago de Tequesquitengo, Morelos, México. *Revista de Biología Tropical*, 35(1), 31-39.
- Khondker, M. & Kabir, M. A. (1995). Phytoplankton primary production in a mesotrophic pond in sub-tropical Bangladesh. *Hydrobiologia*, 304(1), 39-47.
- Lee S. & Fuhrman J. A. (1991). Species composition shift of confined bacterioplankton studied at the level of community DNA. *Marine Ecology Progress Series*, 79, 195-201.
- Lehrter, J. C. & Cebrian, J. (2010). Uncertainty propagation in an ecosystem nutrient budget. *Ecological Applications*, 20(2), 508-524.
- Lewis, Jr. W. M. (1974). Primary production in the plankton community of a tropical lake. *Ecological Monographs*, 377-409.
- Liang, Y., Wang, J. & Hu, C. (1988). Hydrobiology of a flooding ecosystem, Lake Chenhu in Hanyang, Hubei, with preliminary estimation of its potential fishery production capacity. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 6, 1-14.
- Lind, O., R. Doyle, D. Vodopich, B. Trotter, J. Limón & Dávalos-Lind, L. (1992). Clay turbidity: governing of phytoplankton production in a large, nutrient-rich tropical lake (Lago de Chapala, México). *Limnology and Oceanography*, 37, 549-565.
- Longhurst, A. R., & Harrison, W. G. (1989). The biological pump: profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography*, 22(1), 47-123.
- Marra, J. (2002). Approaches to the measurement of plankton production. *Phytoplankton productivity: Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems*, 78-108.
- McKinnon, A. D, M. Logan, S. A. Castine & Duggan, S. (2013). Pelagic metabolism in the waters of the Great Barrier Reef. *Limnology and Oceanography*, 58(4), 1227-1242.

- Natarajan, A. V. (1989). Environmental impact of Ganga Basin development on gene-pool and fisheries of the Ganga River system. En: Dodge, D.P. (ed.). *Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences*, 106, 545-560.
- Nöel, L. M. L., Griffin, J. N., Thompson, R., Hawkins, C. S. J. M. T., Burrows, Crowe, T. P. & Jenkins, S. R. (2010). Assessment of a field incubation method estimating primary productivity in rockpool communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 88 (1), 153-159.
- Odum, H. T. (1956). Primary production in flowing waters. *Limnology and Oceanography*, 1, 102-117.
- Oseguera, L. A., Alcocer, J., Quintero, V., & Einze, Y. (2015). Metabolismo lacustre de un lago tropical profundo: ¿Fuente o sumidero de carbono?. *Hidrobiológica*, 25(3), 391-399.
- Pratap, S. R. & Khatibullah, H. M. (2014). Phytoplankton Primary Production in the river Jharahi at Mairwa, India. *International Research Journal of Environment*, 3(10), 62-67.
- Ramírez, J. J., & Alcaráz, H. (2002). Dinámica de la producción primaria fitoplanctónica en un sistema eutrófico tropical: laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. *Caldasia*, 24(2), 411-423.
- St. Louis, V. L., Kelly, C. A., Duchemin, E., Rudd, J. W. M. & Rosenberg, D. M. (2000). Reservoir surfaces as sources of greenhouse gases to the atmosphere: a global estimate. *Biosciences*, 50, 766-775.
- Smith, E. M. & Kemp, W. M. (1995). Seasonal and regional variations in plankton community production and respiration for Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 116 (1), 217-231.
- Solomon, C. T., Bruesewitz, D. A., Richardson, D. C., Rose, K. C., Bogert Van de, M. C., Hanson, P. C. & Chiu, C. Y. (2013). Ecosystem respiration: drivers of daily variability and background respiration in lakes around the globe. *Limnology and Oceanography*, 58(3), 849-866.
- Staehr, P. A., Bade, D., Bogert Van de, M. C., Koch, G. R. C. E., Williamson, P. C., Hanson, J., Cole J. & Kratz, T. (2010). Lake metabolism and the diel oxygen technique: state of the science. *Limnology and Oceanography Methods*, 8, 628-644.
- Staehr, P. A., Testa, J. M., Kemp, W. M., Cole, Sand-Jensen, J. K. & Smith, S. V. (2012). The metabolism of aquatic ecosystems:

- history, applications, and future challenges. *Aquatic Sciences*, 74, 15-29.
- Tranvik, L. J., Downing, J. A., Cotner, J. B., Loiselle, S. A., Striegl, R. G., Ballatore, T. J., & Kortelainen, P. L. (2009). Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnology and Oceanography*, 54(6part2), 2298-2314.
- Valdespino-Castillo, P. M., Merino-Ibarra, M., Jiménez-Contreras, J., Castillo, F. S. & Ramírez-Zierold, J. (2014). Community metabolism in a deep (stratified) tropical reservoir during a period of high water-level fluctuations. *Environmental Monitoring and Assessment*, 186(10), 6505-6520.
- Vijayraghvan, S. (1971). Seasonal variations in primary productivity in three tropical ponds. *Hydrobiologia*, 38, 395- 408.
- Zhang, J-Z., Berberian, G. & Wanninkhof, R. (2002). Long-term storage of natural samples for dissolved oxygen determination. *Water Research*, 36(16), 4165-4168.