



TESIS DE MAESTRÍA
PEDECIBA
Área Biología - Sub área Ecología

Contribución de arroyos y lagos subtropicales al ciclo del carbono

Lic. Lucía Gaucher

Orientadora de Tesis: Dra. Mariana Meerhoff

Departamento de Ecología Teórica y Aplicada
Centro Universitario Regional Este - Facultad de Ciencias
Universidad de la República

RESUMEN

Los ecosistemas acuáticos continentales cumplen un rol importante en el ciclo global del carbono, actuando como sumideros o como fuentes de carbono a la atmósfera. Esto es particularmente relevante en el contexto actual de cambio global. La estimación del metabolismo de distintos ecosistemas es una herramienta para evaluar su comportamiento como fuente o sumidero de CO_2 (principal gas de efecto invernadero). Al mismo tiempo, el metabolismo ecosistémico es una métrica útil para el monitoreo del funcionamiento de los cuerpos de agua. Sin embargo, la mayoría de los trabajos científicos en estos temas se centran en regiones frías y templadas y, además, no existe un consenso claro sobre las fortalezas y debilidades de la aplicación de diversas metodologías para la estimación de las emisiones de carbono, particularmente en los ecosistemas subtropicales. El objetivo general de esta tesis fue evaluar la contribución al ciclo del carbono de arroyos de planicie y lagos someros del Uruguay, bajo escenarios contrastantes de cargas de nutrientes, y, simultáneamente, determinar la aplicabilidad de diferentes metodologías de estimación del metabolismo en los ecosistemas acuáticos subtropicales.

Como objetivos específicos nos planteamos: 1) Comparar distintos modelos utilizados en la bibliografía científica para estimar el metabolismo (e indirectamente la emisión neta de carbono como CO_2) en arroyos y en lagos someros subtropicales y 2) Describir y comparar la variabilidad temporal a escala diaria y estacional del balance metabólico y la producción de CO_2 , en dos arroyos de bajo orden y dos lagos someros con distintas cargas de nutrientes en el agua, tomados como representativos de los usos intensivo y extensivo del suelo en la cuenca de drenaje. Se tomaron medidas de alta frecuencia en los cuatro sistemas durante las cuatro estaciones del año 2012 y se estimaron las emisiones de carbono como CO_2 a partir de diferentes metodologías, i.e. método de variación en el oxígeno disuelto y modelo de difusión de film. Los resultados permitieron evaluar el desempeño de diferentes modelos y su aplicabilidad en sistemas subtropicales para la estimación de las emisiones de CO_2 , así como el grado de concordancia entre ellos. Los cuatro ecosistemas, independientemente de la metodología, se comportaron como fuentes de C hacia la atmósfera a escala anual, sin embargo hubo diferencias cuantitativas en las estimaciones de emisión neta de C según la metodología utilizada. En todos los casos hubo un efecto significativo de la carga de nutrientes en el sistema (resultado del uso del suelo en la cuenca de drenaje) y de la estacionalidad sobre el comportamiento metabólico y/o la emisión neta de CO_2 . Estos resultados sugieren que los ecosistemas acuáticos subtropicales, a igual que los ecosistemas similares de regiones templadas tienen un comportamiento heterotrófico neto. Por otra parte, la aplicación de análisis de este tipo a series de datos más extensas y a un mayor número de sistemas, permitiría aumentar la validez estadística de las metodologías así como un mayor conocimiento de los ecosistemas acuáticos

estudiados y el desarrollo de estrategias de monitoreo basadas en el funcionamiento ecosistémico.

ABSTRACT

Inland water ecosystems have an important role in the global carbon cycle, acting either as sinks and sources of carbon to the atmosphere. This is particularly relevant for the current context of global change. Metabolism estimations of different ecosystems represent a useful tool to evaluate their behaviour as sink or source of CO₂ (the main greenhouse gas). Ecosystem metabolism is also a useful metric for monitoring the functioning of inland waters. However, most scientific works on this matter focus on cold and temperate regions, and there is no clear consensus on the strengths and weaknesses of the application of the different current methodologies for estimating carbon emissions, particularly in subtropical ecosystems.

The overall objective of this thesis was to evaluate the contribution of subtropical lowland streams and shallow lakes to the carbon cycle under contrasting scenarios of nutrient load and simultaneously to determine the applicability of different methodologies to estimate metabolism in subtropical inland waters.

As specific objectives, we set: 1) To compare different models used in the scientific literature to estimate the metabolism (and indirectly the net carbon emission, as CO₂) in lowland streams and subtropical shallow lakes, and 2) to describe and compare the temporal variability at daily and seasonal scales of the metabolic balance and CO₂ production in two low-order streams and two shallow lakes with different trophic state, considered representative of intensive and extensive land uses in the drainage basin. High frequency measurements were taken in the four systems during the four seasons of 2012 and carbon emissions were estimated using different methodologies. The results allowed us to evaluate the performance of different models and their applicability in subtropical ecosystems for estimating CO₂ emissions as well as the degree of agreement between them. The four systems, regardless of the methodology, behaved as sources of CO₂ to the atmosphere on an annual scale. However, the estimations of the net emissions of C differed quantitatively according to the methodology used. In all cases, we found a significant effect of nutrient load (a consequence of land use in the drainage basin) and of seasonality on the metabolic behavior and/or net CO₂ emissions. These results suggest that subtropical inland waters, as temperate systems, have a net heterotrophic behaviour. Besides, the application of such analysis to a more extensive data series and to more water bodies would enable to improve the statistical validation of the methodologies and a better understanding of the functioning of subtropical ecosystems and the development of monitoring strategies based on ecosystem functioning.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Mariana y a Guillermo por todo el apoyo, confianza y dedicación a lo largo de todo este proceso.

Al tribunal: Danillo Calliari, Gissell Lacerot y Fabio Roland por su disposición y los valiosos aportes al evaluar esta tesis.

A Claudia Fosalba por toda la ayuda en el laboratorio, y la buena onda fuera de él. Franco por ser el mejor piloto y compañero en las salidas de campo. Papá, Ani, Clemen, Lu Grifféro, Rulos, Sú, Zarucki, Cacu, Checho, Fede W, Santi, Alfo y Natalia por todo lo que aportaron en los experimentos y salidas de campo.

Pablo Inchausti, Vale Franco y Gabi Perazza por la gran ayuda que fueron en la parte estadística.

Madeleine Renom y Carolina Crisci por el asesoramiento en la consulta de datos meteorológicos.

Luis Aubriot y Danilo Calliari por la disposición a compartir los equipos (y orientación en su uso) para poder realizar los experimentos.

Alexandra Elbakyan y la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica de Estados Unidos (NOAA) por facilitar el acceso a información muy necesaria para la investigación en general y esta tesis en particular.

Peter Staehr, Maite Arroita, Eugenia Martí, Erik Jeppesen, Denis Trolle, Thomas Bott y en particular a Arturo Elosegí por la amabilidad en la respuesta a las consultas realizadas, las cuales fueron de mucha utilidad para la realización de la tesis.

En especial quiero agradecer a mi familia, amigos y compañeros de JULANA, el grupo “Relaciones Sociedad-Naturaleza” y también a los amigos de la vida que estuvieron en todo momento.

Esta tesis fue financiada por PEDECIBA, ANII y CAP.

ÍNDICE

Introducción y antecedentes

Cambio global, gases de efecto invernadero.....	1
Ecosistemas acuáticos continentales.....	3
Aproximaciones al comportamiento del CO ₂	7

Objetivos	13
------------------------	----

Hipótesis	14
------------------------	----

Metodología

Área de estudio	15
Diseño de muestreo	18
Procesamiento de datos	
Arroyos	19
Lagos	23
Análisis Estadísticos	
Comportamiento metabólico	27
Arroyos (análisis de sensibilidad)	28
Lagos (comparación entre metodologías)	29

Resultados

Arroyos	
Comportamiento de las variables utilizadas en la estimación de metabolismo	30
Comportamiento metabólico	33
Análisis de sensibilidad	38
Lagos	
Comportamiento de las variables utilizadas en la estimación del metabolismo	42
Comportamiento metabólico, según el método	
de variación en el oxígeno disuelto.....	46
Comportamiento metabólico de la zona pelágica	48
Comportamiento metabólico a escala de todo el lago	52
Comportamiento metabólico, según el modelo de difusión de film	56
Flujo neto de carbono en la zona pelágica	56
Flujo neto de carbono a escala de todo el lago	57
Comparación de metodologías	60

Discusión

Arroyos	
Comportamiento metabólico	62
Efecto de las aproximaciones utilizadas.....	65
Lagos	
Efecto de las aproximaciones utilizadas	68
Comportamiento metabólico	73

Conclusiones generales	76
-------------------------------------	----

Perspectivas	79
---------------------------	----

Bibliografía	80
---------------------------	----

Anexos

1 Condiciones climáticas durante el año 2012	88
2 Ecuaciones utilizadas para estimaciones de metabolismo neto en arroyos	90
3 Ecuaciones utilizadas para estimaciones de metabolismo neto según el método de variación en el oxígeno disuelto en lagos	91
4 Ecuaciones utilizadas para estimaciones de metabolismo neto según el modelo de difusión de film en lagos	93
5 Modelos estadísticos evaluados para el análisis de metabolismo	95

INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

Cambio global y gases de efecto invernadero

Actualmente, la mayoría de los ecosistemas en el mundo son intensamente explotados por la humanidad para la provisión de bienes y servicios, lo que genera que se estén produciendo cambios a un ritmo nunca antes registrado (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Luque et al., 2013). Este fenómeno incluye procesos asociados al “cambio global”, principalmente cambios en el uso y cobertura del suelo y alteraciones en los ciclos biogeoquímicos globales (Vitousek, 1994; Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Las alteraciones en los ciclos de Carbono y Nitrógeno son particularmente notables por sus efectos directos e indirectos sobre la biósfera.

El principal reservorio de carbono es el océano, donde se almacenan aproximadamente 38.000 Gt ($1\text{Gt} = 10^{15} \text{ g}$) de carbono. En segundo lugar la corteza terrestre, donde se almacenan aproximadamente 2190 Gt distribuidos entre la biota (610 Gt) y el suelo (1580 Gt), y en tercer lugar, la atmósfera (750 Gt), donde la mayoría del carbono se encuentra como dióxido de carbono (CO_2) y una mínima porción en forma de gas metano (CH_4) (Siegenthaler & Sarmiento, 1993; Schimel, 1995). Los flujos entre los diferentes reservorios son variables y es posible considerar un componente “natural” y otro antrópico (Parmesan et al., 2013). En este sentido, la quema de combustibles fósiles y la deforestación, asociada principalmente a cambios en el uso del suelo como la expansión de la urbanización y de la frontera agrícola, entre otros, han generado que la concentración atmosférica de CO_2 haya aumentado de manera exponencial desde la era pre-industrial (ca. 1850, IPCC, 2007) y actualmente sea aproximadamente 50% mayor a la de ese entonces (Meinshausen et al., 2011). El CO_2 , al igual que otros gases como CH_4 , N_2O , SF_6 y CFCs, promueve el llamado “efecto invernadero” (Meinshausen et al., 2009; Blasing & Smith, 2011).

Los principales gases de efecto invernadero relacionados con cambios en el uso y cobertura del suelo y otras actividades antrópicas son: el metano (CH_4), el óxido nitroso (N_2O) y el dióxido de carbono (CO_2). Los dos últimos, son muy estables químicamente y por tanto tienen una larga persistencia en la atmósfera (IPCC, 2007). Si bien los dos primeros son más efectivos como gases de efecto invernadero (Lashof & Ahuja 1990; Moss et al., 2011), las emisiones de CO_2 son la causa principal del calentamiento climático por su enorme volumen (Lashof & Ahuja, 1990; Meinshausen et al., 2009).

El efecto del desbalance entre la mayor emisión de CO₂ y la disminuida capacidad del sistema terrestre de fijar el exceso de este gas como biomasa no es sencillo de predecir, y se estima que no es homogéneo para todo el globo (Raymond et al., 2013). Se prevé que en el siglo XXI se observe un aumento de entre 3 y 5°C en la temperatura media de la atmósfera a escala global, según el escenario de emisiones de gases de efecto invernadero que se considere (IPCC, 2014).

Asimismo, se prevé que el aumento en la temperatura media del aire sea mayor en las regiones polares (Oechel et al., 1993; Dillon et al., 2010). Esto podría promover el derretimiento de hielo acumulado en los casquetes polares y glaciares y, como consecuencia del aumento del volumen de agua dulce y fría en los océanos, llegar a generar cambios en los patrones de circulación oceánica (Doney et al., 2012). Las predicciones del cambio climático a escalas regionales son muy variadas e incluyen importantes cambios también en los patrones de precipitación (IPCC, 2007; Jennings et al., 2012). Los patrones de precipitación tienen un rol determinante sobre los aportes de nutrientes desde la cuenca y el ciclado de éstos en los cuerpos de agua (Benoy et al., 2007; Goyenola et al., 2015), por lo que es esperable que se observen mecanismos de retroalimentación (positiva y/o negativa) respecto al cambio global (Staehr et al., 2012).

En cuanto al ciclo del Nitrógeno, el mayor reservorio de este elemento es la atmósfera, donde se encuentra mayormente como Nitrógeno gas (N₂) y en una pequeña proporción como óxido nitroso (N₂O). En menor proporción se encuentra en diferentes compartimientos de la biósfera (generalmente unido a átomos de Carbono, Oxígeno e Hidrógeno), como el suelo, cuerpos de agua o en biomasa (Andrews et al., 1996). El pasaje natural desde la atmósfera a la biósfera es principalmente a través de la fijación biológica de N₂ realizada por algunas bacterias y cianobacterias, proceso que permite que el N se encuentre disponible y pueda ser utilizado por los organismos para formar biomasa y cumplir con procesos vitales (Begon et al., 2006).

Dentro de las modificaciones al ciclo del Nitrógeno, se destaca el hecho de que actualmente el componente antrópico de la fijación de N₂ atmosférico es mayor al reportado por la suma de todas las vías naturales (Vitousek, 1994; Lu & Tian, 2013). El uso cada vez más intenso de fertilizantes nitrogenados para uso agrícola, así como otras modificaciones en el ciclo que incluyen la movilización entre reservorios a través de la quema de materia orgánica y desecación de humedales (Jeppesen et al., 2011), retroalimentan positivamente el cambio global, vía modificaciones en la estructura y funcionamiento de diversos ecosistemas, en especial si se considera el estrecho vínculo entre la dinámica de nitrógeno y carbono (Bernhardt & Likens, 2002).

Ecosistemas acuáticos continentales

En el contexto de cambio climático, los ecosistemas acuáticos continentales tienen, además, un rol importante, especialmente al considerar la pequeña superficie que representan a nivel global (Cole, 2013; McNair et al., 2013; Raymond et al., 2013). Esto se debe a los efectos de estos ecosistemas sobre la regulación del clima a escala local y regional, ya sea de manera directa a través del intercambio de calor y agua entre el cuerpo de agua y la atmósfera, así como por su papel en los ciclos de varios gases de efecto invernadero (Krunner, 2003).

Sin embargo, en la actualidad los ecosistemas acuáticos continentales son considerados los ecosistemas más vulnerables frente a perturbaciones externas (Woodward & Hildrew, 2002; Perkins et al., 2010; Carpenter et al., 2011). La vulnerabilidad de los ecosistemas acuáticos se debe a su alto grado de fragmentación natural y el altísimo nivel de impacto antropogénico dado por alteraciones en el uso del suelo en las cuencas de drenaje y explotación del propio cuerpo de agua para diversos fines, generando cambios en el régimen hidrológico y térmico; así como por la introducción de especies exóticas y contaminantes orgánicos e inorgánicos, entre otros (Woodward & Hildrew, 2002; Folke et al., 2004; Perkins et al., 2010; Carpenter et al., 2011).

En este sentido es de esperar que diversos componentes del cambio global tengan fuertes impactos a nivel ecosistémico local, particularmente a través de efectos sinérgicos con estresores locales (e.g. aportes puntuales de nutrientes (Moss et al., 2011; Meerhoff et al., 2012), erosión, modificaciones del cauce o impermeabilización del suelo (Christoffersen et al., 2006; Luque et al., 2013)), lo que representa una amenaza para el mantenimiento de varios procesos a nivel ecosistémico, como el ciclado de nutrientes y los flujos de energía, así como la provisión de bienes y servicios tales como agua potable, alimento y su uso recreativo (Compton et al., 2011). El mantenimiento de dichos procesos, además, es considerado como uno de los principales aspectos de la salud del ecosistema (Norton, 1992).

La resiliencia de los sistemas acuáticos frente a perturbaciones externas puede estar asociada a la existencia de umbrales críticos para uno o más factores, que al ser alcanzados hacen que el sistema modifique de manera abrupta, y en algunos casos irreversible, su estructura y funcionamiento (Scheffer et al., 1993; Gordon et al., 2008; Carpenter et al., 2011).

La teoría de estados estables alternativos propuesta por Lewontin en 1969 postula que los sistemas complejos, bajo ciertas condiciones, pueden alternar entre diferentes puntos de equilibrio. En ecología de ecosistemas esto implica que existen determinados puntos de atracción (i.e. definidos por niveles de variables ecosistémicas, como por ejemplo, la carga de nutrientes o la temperatura ambiente). Si la perturbación no es lo suficientemente grande el ecosistema puede reorganizarse y retornar a ese mismo estado de equilibrio y mantener un funcionamiento similar, sin embargo, si la magnitud de la perturbación supera ese umbral crítico el ecosistema modifica su funcionamiento y se genera un nuevo estado de equilibrio (Scheffer et al., 1993; Beisner et al., 2003). En ecosistemas acuáticos, en particular los lagos, dichos umbrales dependerán, entre otros, de las características físicas, biológicas e hidrológicas del ecosistema, así como del clima local (Meerhoff et al., 2007).

Uno de los procesos más conocidos de transformación del funcionamiento en los ecosistemas acuáticos es la eutrofización. La mayor disponibilidad de nutrientes provenientes de la cuenca de drenaje promueve procesos de eutrofización (Vollenweider, 1968; Jeppesen et al., 2011), lo que potencialmente genera una mayor vulnerabilidad del sistema frente a otras perturbaciones (Folke et al., 2004). El ingreso de nutrientes a los cuerpos de agua ocurre a un ritmo mayor al de mineralización y ciclado, por lo que el ecosistema no puede compensarlo y la estructura y funcionamiento biológico cambian de forma notable. Si bien en algunos casos la eutrofización puede tener un origen natural, la frecuencia e intensidad de este fenómeno es cada vez mayor a nivel mundial debido a forzantes antrópicos, lo que genera cada vez más preocupación a nivel científico y de gestión (e.g. Conley et al., 2009; Demars et al., 2011; Paerl et al., 2011; Moss et al., 2011).

Este fenómeno influye sobre las principales rutas de procesamiento de nutrientes en los ecosistemas acuáticos a través de cambios en la estructura comunitaria (Fig. 1), modificando el funcionamiento general del sistema. Asimismo, la eutrofización podría potenciar una mayor emisión de gases de efecto invernadero (GEI), a través de la mayor disponibilidad de materia orgánica para los procesos de descomposición aeróbica (produciendo CO_2) o anaeróbica (produciendo CH_4), y potenciar la emisión de N_2O a través de rutas aeróbicas y anaeróbicas (Reche et al., 1998; Liu & Greaver, 2009).

Por el contrario, también se postula que un aumento en la biomasa bacteriana, facilitada por la eutrofización, podría potenciar la asimilación y la disminución de carbono biodisponible en el ecosistema mediante la transformación del carbono orgánico disuelto en formas recalitrantes (Jiao et al., 2010; Amaral, 2015). Además, una mayor carga de nutrientes sustentaría una mayor biomasa

de productores primarios (fitoplancton, macrófitas, perifiton), lo que podría resultar en una menor emisión de GEI y una mayor fijación de CO₂ atmosférico en sistemas eutróficos (Capelleti, 2006; Perkins et al., 2010).

El balance neto de los diferentes procesos sobre la dinámica de los gases de efecto invernadero aún no es claro y la evidencia es contradictoria y aún escasa (Moss et al., 2011).

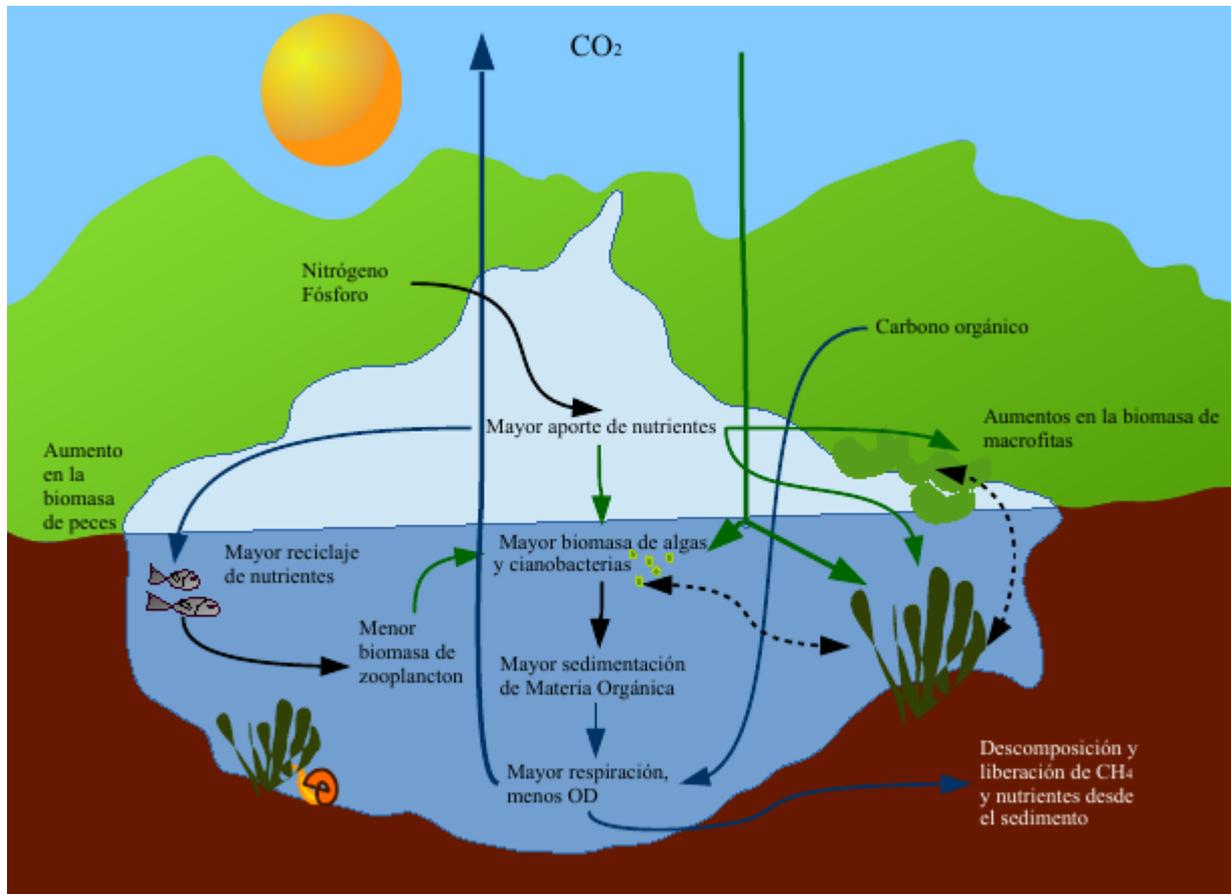


Figura 1. Esquema simplificado de los principales efectos de la eutrofización, que denotan posibles cambios en la estructura comunitaria de ecosistemas acuáticos continentales y sus consecuencias sobre el ciclo del carbono. Las flechas azules indican las posibles rutas de aumento de las emisiones de C hacia la atmósfera, las verdes rutas que implican captura de C atmosférico y las negras indican rutas cuyo efecto es indeterminado. La eutrofización puede potenciar ambos procesos, por lo que el balance sobre la captura o emisión neta de CO₂ no es claro. Las flechas punteadas indican procesos de competencia entre los tres principales grupos de productores primarios, lo cual podría generar estados alternativos (*sensu* Scheffer et al., 1993) en el cuerpo de agua. Modificado de Moss et al., 2011.

Al mismo tiempo, distintos trabajos sostienen que con un aumento de la temperatura ambiente el aumento de las tasas de producción de CO₂ (por respiración y descomposición) es superior al aumento de las tasas de fijación de C por fotosíntesis (Liu & Greaver, 2009; Demars et al., 2011; Yvon Durocher et al., 2012), como consecuencia de la diferente sensibilidad de la tasa metabólica de organismos autótrofos y heterótrofos a cambios en la temperatura ambiente (Lopez Urrutia et al., 2006; Wei et al., 2010).

El metabolismo neto a nivel ecosistémico (i.e. la diferencia entre la producción de CO₂ y las pérdidas por fijación de dicho gas en la biomasa) representa la pérdida o ganancia neta de biomasa (como carbono) y permite clasificar a los sistemas en autótrofos (i.e. sumidero de CO₂) y heterótrofos (i.e. fuente de CO₂ a la atmósfera) (Odum, 1956; Maberly, 1996). El metabolismo ecosistémico es producto de complejas interacciones entre los componentes bióticos y abióticos que componen el ecosistema (Mulholland et al., 2005), integra los flujos de energía a través de sus componentes y es útil para evaluar el nivel de estabilidad ecosistémica (Odum, 1956). Es, además, una buena aproximación para determinar el rol de los ecosistemas acuáticos en el ciclo global del carbono, a través de la descripción del comportamiento de CO₂ y por tanto, un buen indicador de la función moduladora (i.e. regulación de la concentración de CO₂ atmosférico) de diversos ecosistemas en cuanto al cambio climático (Yvon Durocher et al., 2010).

Esta función de modulación es considerada un importante servicio ecosistémico que se ve afectado principalmente por cambios en la disponibilidad de luz, la carga de nutrientes (Roberts et al., 2007) y la temperatura ambiente (Demars et al., 2011). En este sentido, varios estudios sugieren que los sistemas acuáticos continentales, tanto los de origen natural como los embalses y represas, tienden a la emisión neta de CO₂ (e.g. Mulholland et al., 2001; Barros et al., 2011; Raymond et al., 2013; Marcé et al., 2015; Lupón et al., 2016). En particular, el estudio de síntesis realizado a escala global por Raymond et al. (2013) postula que la mayoría de los ecosistemas acuáticos continentales se encuentran sobresaturados de CO₂ (por lo cual emitirían CO₂ a la atmósfera) y además, que la contribución a escala anual de ríos y arroyos a las emisiones netas de CO₂ es mayor que la de lagos y lagunas.

Ríos y arroyos se encuentran potencialmente más expuestos que lagos y lagunas a los aportes de nutrientes desde la cuenca de drenaje por tener relativamente una mayor conexión con los ecosistemas terrestres circundantes (Cole, 2013). Sin embargo, por ser sistemas hidrológicamente más dinámicos, los sistemas lóticos deberían tener umbrales más altos (en cuanto a la carga de nutrientes, por ejemplo, ya que los mismos permanecen menos tiempo en un sitio dado, limitando su captación por los organismos acuáticos) para que se produzca un cambio de estado, en comparación con los sistemas lénticos. Por otra parte, aunque con variaciones según su profundidad y superficie, por el mayor volumen de agua que contienen por unidad de superficie los lagos generalmente tienen mayor capacidad de amortiguación frente a los cambios en la temperatura externa y a eventos de precipitación que los cuerpos de aguas corrientes (Talling & Lemoalle, 1998).

Aproximaciones al comportamiento del CO₂

Las medidas de producción y consumo de materia orgánica son de interés para las ciencias acuáticas desde hace más de 80 años (Sargent & Austin, 1949; Odum, 1956; Staehr et al., 2012). Los principales objetivos que se han propuesto en este sentido son: 1) cuantificar la magnitud y variación de ambos parámetros para realizar comparaciones entre sistemas (e.g. Kosten et al., 2010; Jankowsky et al., 2014), 2) Estimar la transferencia de materia orgánica entre sistemas adyacentes (e.g. Aufdenkampe et al., 2011), 3) Cuantificar el efecto de perturbaciones en el sistema (e.g. O' Connor et al., 2012) y 4) Cuantificar y calibrar modelos asociados a procesos biogeoquímicos y redes tróficas (e.g. Atwood et al., 2013; Cremona et al., 2014).

A nivel ecosistémico, el balance entre los procesos globales de producción y consumo de materia orgánica se traduce en el balance entre la fijación y producción de carbono. En este sentido, se han desarrollado metodologías que pueden ser clasificadas, según el tipo de aproximación, en directas (i.e. se estiman los parámetros metabólicos a partir de datos de consumo o liberación de productos y/o subproductos de los procesos) o indirectas (i.e. estimaciones realizadas a partir de parámetros estrechamente vinculados a los procesos, pero no necesariamente productos metabólicos). Las metodologías que se utilizan actualmente difieren en gran medida en cuanto a sus costos, los supuestos asociados, la escala de análisis y el grado de incertidumbre asociado (Tabla 1).

Los supuestos básicos de las diferentes metodologías se han mantenido incambiables desde su implementación, aunque las técnicas se han perfeccionado, principalmente debido a avances en la capacidad de monitoreo (e.g. sensoramiento remoto y de alta frecuencia), la disminución de los costos y la mayor capacidad de procesamiento de datos (Staehr et al., 2012; McNair et al., 2015).

En distintos tipos de ecosistemas acuáticos predomina el uso de distintas metodologías. En arroyos, existe una interacción potencialmente más compleja con los procesos que ocurren en la cuenca, dada por una mayor relación superficie/volumen y una mayor heterogeneidad espacial (a lo largo del eje longitudinal) y temporal que la que típicamente ocurre en lagos. En estos sistemas, el método más comúnmente utilizado para la estimación de metabolismo es el de variación en el oxígeno disuelto, metodología que puede ser aplicada a escala de ecosistema ("Open waters") o a pequeñas "partes" del ecosistema mediante cámaras cerradas ("Closed chambers") (Grace & Imberger, 2006; Elozegi & Sabater, 2009). La metodología de variación en el oxígeno disuelto en aguas abiertas es una aproximación directa. Se basa en el supuesto de que la variación a escala diaria en la concentración de oxígeno disuelto puede atribuirse a básicamente a tres procesos: 1)

producción de oxígeno por fotosíntesis de los productores primarios, 2) consumo de oxígeno por respiración de todos los organismos y 3) difusión del mencionado gas por diferencia de concentración entre la atmósfera y el agua.

Tabla 1. Principales metodologías utilizadas en el cálculo del metabolismo de ecosistemas acuáticos continentales. Clasificación de cada método según si es directo o indirecto, ventajas y desventajas de cada método identificadas en la literatura (Andreae et al. 2002; Grace, 2004; Grace e Imberger 2006; Coloso et al., 2011; Staehr et al., 2012; Cole, 2013; McNair et al., 2015) y ejemplos de artículos científicos que utilizaron cada metodología.

Metodología	Aproximación	Ventajas	Desventajas	Artículos
Cámaras bentónicas	Directa	<ul style="list-style-type: none"> - Alta precisión - Replicación - No es necesario estimar un término de intercambio de gases con la atmósfera - Posibilidad de estimar el metabolismo en diferentes compartimientos del ecosistema - Posible manipulación de las condiciones (experimental) 	<ul style="list-style-type: none"> - No necesariamente es representativo del ecosistema y no permite la interacción entre componentes del ecosistema - Pueden obtenerse resultados ambiguos (e.g. depleción de oxígeno y/o nutrientes) - Fácil propagación de errores - Posible atenuación de la luz y consecuentemente subestimación de GPP (Producción primaria bruta) - Los cambios en la concentración de O₂ no consideran el metabolismo anaeróbico 	Kemp & Boynton, 1980; Bott et al., 1985
Metodologías de aguas abiertas: Ciclo diario, una estación de muestreo	Directa	<ul style="list-style-type: none"> - Incluye todos los componentes del ecosistema sin alterar su funcionamiento - Mediciones automatizadas y/o de rutina - En el caso del método de variación en el oxígeno disuelto, depende de una única forma química en agua (oxígeno como O₂), lo cual es más preciso y económico que medir carbono 	<ul style="list-style-type: none"> - Numerosos supuestos - Necesidad de considerar un término de intercambio gaseoso con la atmósfera (costoso en caso de medirse e impreciso en caso de estimarse) - Metabolismo estimado para un volumen de agua desconocido - Procesos físicos (e.g. mezcla, turbulencia) pueden enmascarar procesos biológicos - Cambios en la concentración de O₂ no consideran el metabolismo anaeróbico - En el caso de medir CO₂ existen muchas formas químicas en agua que deben ser consideradas (H₂CO₃; HCO₃⁻; CO₃⁻²) - En condiciones de alto pH se potencia químicamente la difusión de CO₂ 	Odum, 1956; Roberts et al, 2007; Hunt et al., 2012
Metodologías de aguas abiertas: Ciclo diario, dos estaciones de muestreo*	Directa	<ul style="list-style-type: none"> - Idealmente el metabolismo corresponde a un tramo conocido del sistema (en arroyos) 	<ul style="list-style-type: none"> - Necesidad de adquirir el doble de equipos - Puede haber ingresos de agua al tramo seleccionado, con diferente concentración del gas 	Capelleti, 2006; Demars et al., 2011
Metodologías de aguas abiertas: Modelo de	Indirecta	<ul style="list-style-type: none"> - Incluye todos los componentes del ecosistema sin alterar su 	<ul style="list-style-type: none"> - Numerosos supuestos - Procesos físicos (e.g. mezcla, turbulencia) pueden 	Trolle et al., 2012; Jeppesen et al., 2015

difusión de film		funcionamiento - Mediciones automatizadas y/o de rutina - Precisión	enmascarar procesos biológicos - Gran efecto de la estratificación de la columna de agua sobre los cálculos de metabolismo	
Metodologías de aguas abiertas: Isótopos	Indirecta	- Alta precisión - Escala temporal amplia (corto a largo plazo) - Cuando GPP es baja se puede usar para estimar la incorporación de C por parte de productores primarios	- Técnica costosa - Es necesario hacer correcciones para RE (Respiración ecosistémica) - Los resultados obtenidos incluyen procesos ocurridos en un territorio amplio y en el caso de utilizar más de un elemento, se debe asumir que los elementos involucrados tienen una “historia común” - Trabajo de muestreo intensivo (técnica de 3 isótopos y ¹⁸ O) - Necesidad de considerar un término de intercambio gaseoso con la atmósfera (técnica de 3 isótopos)	Russ et al., 2004; Tobias et al., 2007
Balance de masas: O ₂ , “TOC” (Total Organic Carbon) y “DIC” (Dissolved Inorganic Carbon), “DIP” (Dissolved Inorganic Phosphorus)	Directa	- Se puede comparar estimaciones realizadas a partir de diferentes componentes (O ₂ , P, C) - Mediciones automatizadas y/o de rutina - Escala temporal y espacial amplia	- Alto grado de incertidumbre/error - Muchos supuestos respecto a relaciones estequiométricas - Sólo es posible estimar tasas netas de producción primaria	Kemp et al., 1997

* Se agregan únicamente ventajas y desventajas que difieren respecto al mismo método con una sola estación

Es entonces necesario incluir en los cálculos, además de la concentración de oxígeno disuelto, el caudal, la temperatura y la velocidad del agua, y el intercambio de oxígeno con la atmósfera (y para ello estimar el coeficiente de reaeración, denominado kO_2). Las medidas directas del coeficiente de reaeración tienen costos muy elevados debido a la necesidad de inyectar gas propano (Roberts et al., 2007; Frankforter et al., 2010; Demars et al., 2011), aunque existen diversas relaciones empíricas, basadas en características hidrológicas, para su estimación (Grace & Imberger, 2006; Elosgi & Sabater, 2009; Frankforter et al., 2010; Rassmussen et al., 2011). Asimismo, también es posible estimar este coeficiente a través del método de “regresión nocturna” (Kelly et al., 1974; Young et al., 2004; Grace & Imberger, 2006). En este sentido, es de suma importancia evaluar el efecto, mediante pruebas de sensibilidad, de la incertidumbre en la estimación de este parámetro sobre los cálculos de metabolismo.

En lagos, el balance metabólico a nivel ecosistémico también puede ser estimado a partir de diversas metodologías. Dentro de ellas, cabe destacar las basadas en la variación del oxígeno disuelto en agua (e.g. Staehr et al., 2010) y las basadas en modelos de difusión del CO₂ (e.g. Stumm & Morgan, 1996; Trolle et al., 2012; Jeppesen et al., 2015). El modelo de difusión constituye un método indirecto de estimación del flujo de CO₂ entre el agua y la atmósfera, a partir de procesos físicos (i.e. diferencia de concentración), sin asociarlo a procesos biológicos particulares (Cole, 2013).

Ambas metodologías utilizan datos de alta frecuencia obtenidos a partir de sensores automatizados (tales como sondas y estaciones meteorológicas), pero asumen supuestos diferentes y utilizan parámetros distintos para realizar los cálculos (Tabla 2). Sin embargo, aún no existe consenso sobre cuál es la metodología más precisa o adecuada, aunque se postula que las diferentes metodologías varían en precisión (Staehr et al., 2012; Cole, 2013). En particular, no se han realizado comparaciones entre ambas metodologías para sistemas de lagos someros.

Tabla 2. Resumen de datos necesarios (marcados con X) para estimar metabolismo ecosistémico según la metodología de variación en la concentración de oxígeno disuelto (Staehr et al., 2010) y según el modelo de difusión de film (Trolle et al., 2012 y Jeppesen et al., 2015).

Variables utilizadas	Método de variación en el oxígeno disuelto	Modelo de difusión de film
Oxígeno disuelto (mg L ⁻¹)	X	-
Temperatura (°C)	X	X
pH	-	X
Alcalinidad (μEq L ⁻¹)	-	X
Conductividad específica (μS cm ⁻¹)	-	X
Fuerza iónica	-	X
Profundidad zona de mezcla (m)	X	-
Presión atmosférica (P _{CO2} (μAtm))	-	X
Velocidad del viento (m s ⁻¹)	X	X
Duración de horas de luz	X	-

Independientemente de la metodología, la mayoría de los trabajos realizados sobre metabolismo a nivel ecosistémico utilizan un único punto de muestreo por ecosistema. Sin embargo, tanto los sistemas lóticos como lénticos son espacial y temporalmente heterogéneos.

En lagos se puede diferenciar la zona litoral, típicamente caracterizada por una menor profundidad, mayor abundancia de macrófitas y biota asociada y mayor interacción física, química y biológica entre la columna de agua y el sedimento. Esto hace que el comportamiento esperado de diversas variables abióticas (temperatura, concentración de oxígeno, etc.), así como los organismos que la habitan, difieran de los de la zona pelágica o de aguas abiertas. Es esperable entonces que el comportamiento metabólico también sea distinto, por ejemplo, Kemp et al. (1997) y Van de Bogert

et al. (2007) postulan que la zona litoral tiene una mayor tendencia a la captación de carbono que la zona pelágica.

Al utilizar datos de más de un punto de muestreo es posible incorporar la heterogeneidad espacial en sistemas lénticos y, en sistema lóticos, definir de manera más precisa el tramo para el cual se realizan las estimaciones (Grace & Imberger, 2006; Van de Bogert et al., 2007; Cavalcanti et al., 2016).

Aunque la cantidad de estudios sobre el metabolismo de los cuerpos de agua continentales ha crecido muchísimo en los últimos años, éstos se han centrado principalmente en lagos de regiones frías y templadas (e.g. Mollá et al., 1994; Vidal-Abarca et al., 2004; Cole et al., 2007; Staehr et al., 2012; Raymond et al., 2013). Dado que el régimen térmico del agua (consecuencia, entre otros factores, de la latitud en la que se ubica el cuerpo de agua, además de características regionales y locales) es un estructurador importante a nivel comunitario (e.g. Talling & Lemoalle, 1998; Meerhoff et al., 2007; Moss et al., 2011) es, por tanto, un determinante clave de su comportamiento metabólico a nivel ecosistémico (Marotta et al., 2009).

Por todo ello, es importante evaluar el efecto de los principales factores que influyen sobre el metabolismo de sistemas acuáticos continentales subtropicales y en particular sobre su rol en el ciclo del carbono. La mayor comprensión del funcionamiento de los ecosistemas acuáticos continentales, a nivel regional y global, da bases científicas para un manejo más adecuado de los mismos y de las actividades en la cuenca, con el fin último de mantener y potenciar el funcionamiento natural de los ecosistemas acuáticos y mantener los bienes y servicios asociados.

OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis fue evaluar la contribución al ciclo del carbono de arroyos de planicie y lagos someros del Uruguay, bajo escenarios contrastantes de cargas de nutrientes, y, simultáneamente, determinar la aplicabilidad de diferentes metodologías de estimación del metabolismo en los ecosistemas acuáticos subtropicales.

Los objetivos específicos consistieron en:

- 1) Comparar distintos modelos utilizados en la bibliografía científica para estimar el metabolismo (e indirectamente emisión neta de carbono como CO_2) en arroyos (i.e. distintos coeficientes de reaeración) y en lagos someros subtropicales (i.e. método de variación de oxígeno disuelto y modelo de difusión de film, con una o dos estaciones de muestreo).
- 2) Describir y comparar la variabilidad temporal a escala diaria y estacional del balance metabólico y la producción de CO_2 , en dos arroyos de bajo orden y dos lagos someros, con distintas cargas de nutrientes en el agua, tomados como representativos de los usos intensivo y extensivo del suelo en la cuenca de drenaje.

HIPÓTESIS

Asociadas al objetivo específico 1:

1a) Las estimaciones de metabolismo tendrán variaciones según la metodología que se utilice, aunque las conclusiones sobre el comportamiento metabólico ecosistémico serán congruentes independientemente del método (al comparar los diferentes sistemas y estaciones del año), ya que todas son empleadas indistintamente en la literatura científica actualizada.

1b) Los cálculos realizados considerando dos hábitats dentro de los sistemas lénticos reflejarán un metabolismo más variable a escala diaria y estacional que aquellos realizados considerando sólo el hábitat de aguas abiertas.

Asociadas al objetivo específico 2:

2a) Existe una asociación entre el tipo y uso del suelo en la cuenca de drenaje y el metabolismo neto del ecosistema acuático. En particular, los usos del suelo que generan un mayor ingreso de nutrientes al cuerpo de agua (i.e. uso intensivo del suelo) promueven una fijación neta de dióxido de carbono (“metabolismo neto autotrófico”).

2b) El metabolismo neto en un ecosistema exhibe variación temporal a diferentes escalas (diaria y estacional, así como interanual). El grado de variación en cada cuerpo de agua dependerá del tipo de ecosistema (aguas quietas o corrientes), siendo los sistemas lóticos (con mayor conexión relativa con el ecosistema terrestre circundante) los que exhiben una mayor variabilidad a escala diaria y estacional.

METODOLOGÍA

Área de estudio

Se seleccionaron cuatro ecosistemas para analizar el metabolismo a nivel ecosistémico: dos arroyos de bajo orden con características limnológicas comparables y diferente uso del suelo en la cuenca de drenaje y dos lagos someros que cumplen con las mismas condiciones.

Los arroyos (Fig. 2) se encuentran en la cuenca del Río Santa Lucía Chico. El arroyo Puntas del Pantanoso (33°49' S; 56°16' W) pertenece a una cuenca en la cual la principal actividad productiva es la agricultura y la lechería (90% de la superficie de la cuenca), y en menor medida, pastura extensiva (7%) y uso urbano (3%) (por lo que se clasificó como de uso intensivo del suelo en la cuenca de drenaje). En la cuenca del Arroyo Chal Chal (33°54' S; 56° 00' W) predomina la actividad ganadera extensiva (70% del área de la cuenca) y en menor medida la agricultura (30%), por lo que se clasificó como uso extensivo del suelo en la cuenca de drenaje (Goyenola et al., 2015). Ambos sistemas tienen un área de cuenca similar (<15 km²), mismo orden (3), pendiente menor al 1%, y pueden considerarse representativos de su tipo a nivel nacional de acuerdo a las concentraciones de nutrientes en el agua (Goyenola et al., 2011; 2015). La concentración de nutrientes en agua, promedio en 2012, fue: NT=2.529,0 µg L⁻¹; PT=1.092,3 µg L⁻¹ en el arroyo Puntas del Pantanoso (intensivo) y NT=1.015,4 µg L⁻¹; y PT=204,6 µg L⁻¹ en el arroyo Chal Chal (extensivo).

Si bien ambos sistemas son similares y comparables entre sí, en el período de estudio difirieron en cuanto a algunas características, como consecuencia directa e indirecta de las diferencias en los usos en la cuenca y los estados tróficos de cada sistema. La comunidad de productores primarios en el arroyo Puntas del Pantanoso estuvo compuesta principalmente por macrófitas sumergidas y emergentes, juncos en la zona litoral y microalgas bentónicas (perifiton), mientras que en el arroyo Chal Chal la comunidad de productores primarios estuvo compuesta principalmente por juncos en las zonas litorales y microalgas bentónicas (perifiton). Esta diferencia se asocia a una mayor concentración de materia orgánica en el arroyo Puntas del Pantanoso y a la menor disponibilidad de luz en el Chal Chal, producto de la existencia de monte ribereño (Meerhoff et al., 2013).

Las comunidades de organismos heterótrofos también difirieron entre ambos sistemas, ocurriendo en Puntas del Pantanoso una menor diversidad específica de macroinvertebrados, compuesta

principalmente por coleópteros y oligoquetos, mientras que en el arroyo Chal Chal hubo una importante presencia de efemerópteros, quironómidos y oligoquetos. La riqueza de especies de peces y talla de los organismos fue similar en ambos sistemas, sin embargo, la abundancia en verano de 2012 fue levemente mayor en el arroyo Puntas del Pantanoso (Meerhoff et al., 2013).

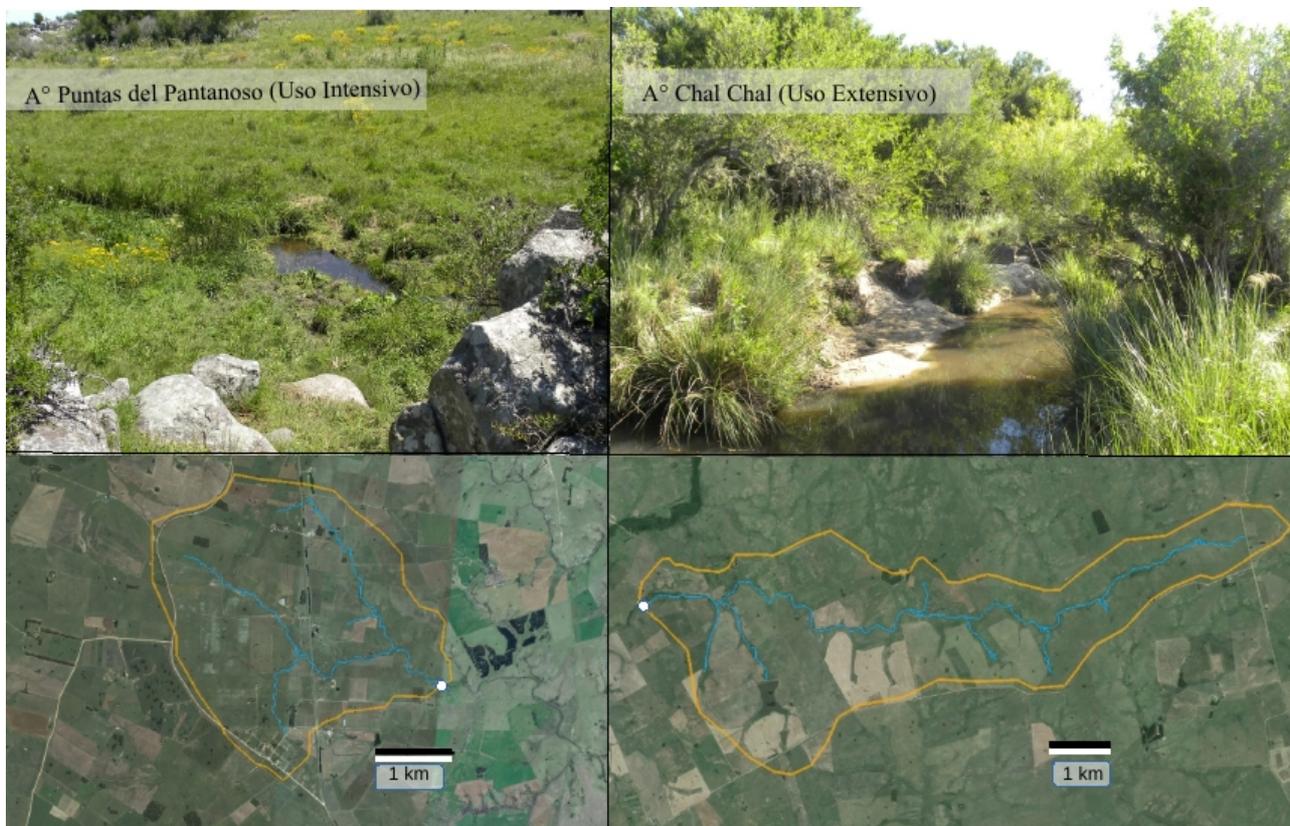


Figura 2. Arroyos estudiados, señalando el área de la cuenca (en anaranjado) y el curso de agua (celeste); en blanco se señala el lugar donde se colocaron las sondas multiparamétricas. A la izquierda se muestra el sistema con uso intensivo del suelo en la cuenca (A° Puntas del Pantanoso) y a la derecha el sistema con uso del suelo predominantemente extensivo (A° Chal Chal). Abajo, fotos del lugar donde se colocaron las sondas en cada uno de los sistemas.

Los lagos estudiados están ubicados en la cuenca del Océano Atlántico y utilizados para la provisión de agua potable en el Departamento de Maldonado, además de para fines recreativos en una de las zonas de mayor atractivo turístico de país. Ambos sistemas son sistemas someros, polimícticos (z media= 4,3 m), que se originaron durante las transgresiones marinas en el período Cuaternario, tienen un mismo tipo de suelo, un área de cuenca similar (5 km^2 aproximadamente) y uso del suelo relativamente contrastante en la cuenca de drenaje.

La Laguna Blanca (Fig. 3) ($34^{\circ}54' \text{ S}$; $54^{\circ}50' \text{ W}$) recibe aportes de dos afluentes intermitentes y se conecta con el Océano Atlántico a través de una “cañada” de 1 km de longitud, por donde drena el exceso de agua en momentos de inundación. Originalmente la zona ubicada entre el margen Sur del cuerpo de agua y la costa oceánica se encontraba ocupada por un sistema dunar que luego fue

forestado con pinos (*Pinus pinnaster*) (Mazzeo et al., 2003). Actualmente, la zona se encuentra medianamente urbanizada y al norte desarrollan actividades ganaderas (Kruk et al., 2007) y chacras marítimas, lo que ha determinado que el sistema, considerado históricamente eutrófico, sea considerado actualmente como eutrófico-hipereutrófico según la clasificación de Salas & Martino (1991) en Kruk et al. (2007) (concentraciones de nutrientes en agua: NT=812,6 $\mu\text{g L}^{-1}$; PT=52,0 $\mu\text{g L}^{-1}$). Este sistema ha alternado entre estados de aguas claras y aguas turbias (*sensu* Scheffer et al., 1993), debido principalmente a cambios en el nivel de agua (Mazzeo et al., 2003). En los últimos años se han evidenciado floraciones de cianobacterias (Vidal & Kruk, 2008).

La Laguna Escondida (Fig. 3) ($34^{\circ}49' \text{ S}$; $54^{\circ}37' \text{ W}$) es un sistema históricamente oligo-mesotrófico, que recibe aportes de dos afluentes y es considerado con relativo bajo grado de impacto antrópico y actualmente clasificada como un sistema meso-eutrófico (Kruk et al., 2007) (concentraciones en agua: NT=655,1 $\mu\text{g L}^{-1}$; PT=35,9 $\mu\text{g L}^{-1}$). Aunque actualmente las actividades en la cuenca de drenaje se han intensificado, los principales usos del suelo en la cuenca son agrícola, forestal, ganadero, turístico y urbanístico.

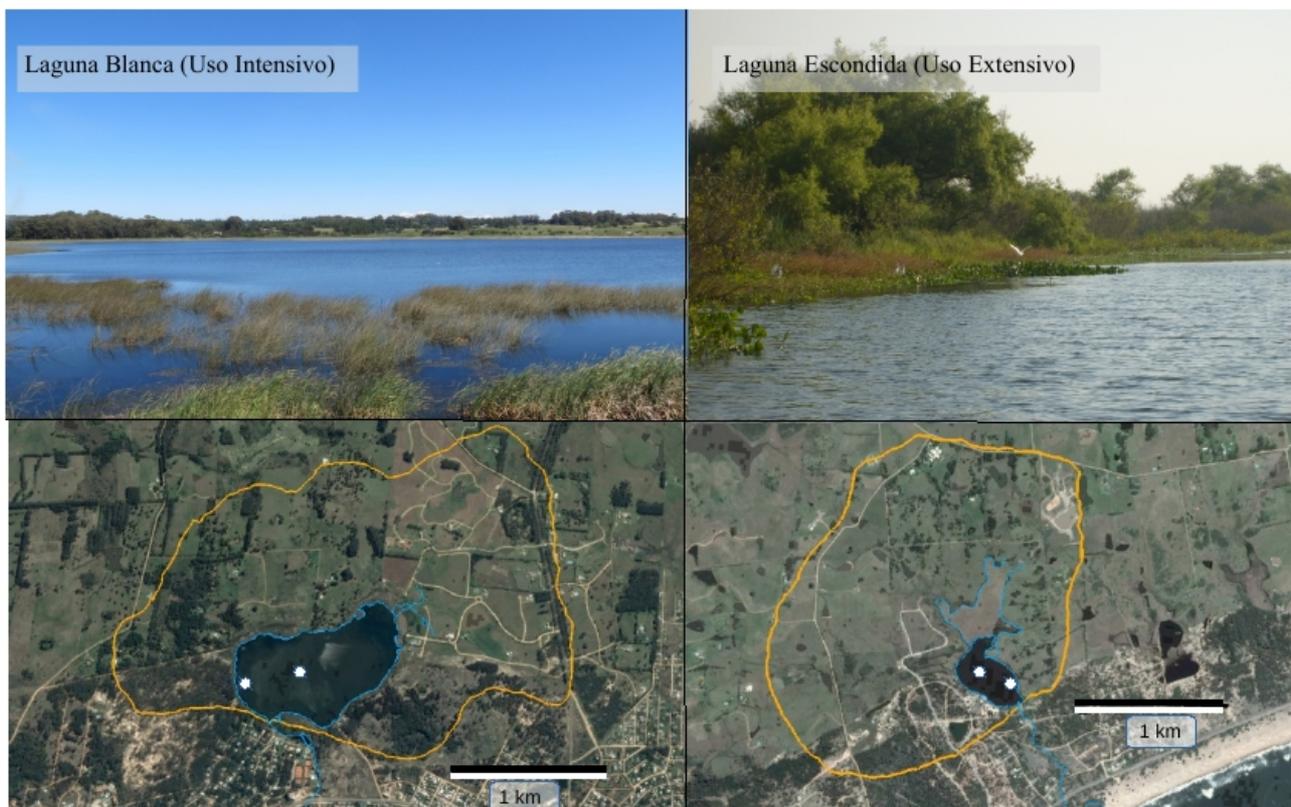


Figura 3. Lagos estudiados en esta tesis, señalando la cuenca (límite en anaranjado) y el cuerpo de agua (en celeste). En blanco se señala la posición de las sondas multi parámetro colocadas durante 2012. A la izquierda Laguna Blanca (mayor estado trófico) y a la derecha Laguna Escondida (menor estado trófico).

Diseño de muestreo

En los cuatro sistemas se colocaron sondas multiparámetro (YSI 6600) de muestreo desatendido en sitios sin vegetación acuática, con las cuales se generaron medidas de alta frecuencia (i.e. cada 15 minutos) de variables físico-químicas, tales como temperatura, pH, conductividad, oxígeno disuelto, entre otras, desde noviembre de 2009 a mayo de 2013. Los sensores fueron colocados sobre el lecho en arroyos y en la zona central de los lagos aproximadamente a un metro de profundidad.

Periódicamente (cada 15 días en arroyos y cada 30 días en lagos) se realizaron análisis de muestras de agua para medir la concentración de nutrientes totales y disueltos y la alcalinidad.

En este trabajo se analizaron los datos obtenidos durante el año 2012. Con el objetivo de determinar el metabolismo ecosistémico, y evaluar las variaciones espaciales, durante todas las estaciones se utilizaron dos estaciones de muestreo (e.g. Demars et al., 2011). Para ello, se colocó en cada sistema una sonda adicional durante un mes, para medir la concentración de oxígeno disuelto y demás variables ambientales. En los lagos, la segunda sonda fue colocada en la zona litoral, ocupada por macrófitas sumergidas (Fig. 3). En los arroyos, la segunda sonda fue colocada aguas arriba de la primera, considerando que el tramo delimitado por ambas fuera lo más homogéneo posible en términos de estructura física (profundidad, velocidad del agua, etc.).

Se obtuvieron además medidas de variables climáticas (temperatura del aire, precipitación, presión atmosférica, velocidad del viento y humedad relativa), hidrológicas (nivel del agua, en el caso de arroyos y patrón de estratificación mediante medidas quincenales del perfil de oxígeno y temperatura, en el caso de los lagos). Durante el período de análisis la temperatura promedio anual del aire fue entre 1 y 2°C superior respecto al período 1951-1980 (<http://data.giss.nasa.gov/gistemp/maps/>) (Anexo 1). El régimen de precipitaciones, también se desvió sustancialmente del comportamiento típico durante octubre y diciembre de 2012 en la región donde se encuentran los arroyos, así como durante gran parte del año en la región donde se ubican los lagos. En general el desvío fue hacia precipitaciones mayores al promedio mensual, respecto al período 1981-2010 (Anexo 1).

Procesamiento de datos

Se realizó un control de calidad de los datos, identificando de manera manual datos “outliers” (i.e. cambios en el valor absoluto de los datos “biológica, química o metodológicamente imposibles” para el período considerado) y cortes en las series originados por fallas en los equipos (e.g. rotura de algún sensor -variable- en particular, errores de calibración de los sensores, etc.).

Para el análisis se seleccionaron períodos en los cuales las series de datos de todos los sistemas fueran lo más completas posible. En el caso de los arroyos, la metodología de variación en el oxígeno disuelto asume el supuesto de homogeneidad de caudal (Grace e Imberger, 2006). Se consideró también el criterio de ausencia de lluvias fuertes, permitiendo un máximo de 12 mm de lluvia en invierno y un máximo de 24,3 mm en verano, y/o prolongadas, permitiendo un máximo de tres días consecutivos de lluvia, momento en que se registró un promedio de 4 mm diario). Considerando los supuestos de los métodos y estos criterios restrictivos, finalmente se seleccionaron períodos de 8 días para cada estación del año en arroyos y 14 días en el caso de los lagos.

Arroyos

Se realizaron estimaciones de Producción primaria bruta, respiración ecosistémica y metabolismo neto para cada sistema, durante ciclos de 24 horas. Se siguió la aproximación del método de variación en el oxígeno disuelto, utilizando dos estaciones de muestreo, propuesta por E. Martí, (Curso de posgrado: Métodos y técnicas de estudio en ríos y arroyos - Universidad Nacional de Luján, 2011). Se utilizaron datos de oxígeno disuelto (mg L^{-1}) y temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$) obtenidos a partir de las sondas cada 15 minutos, el promedio diario de caudal (L s^{-1}), velocidad del agua (m s^{-1}), tiempo de viaje del agua entre sondas ($\text{Tao (min}^{-1}\text{)}$), área del tramo (calculada como $\text{Á} = \text{distancia entre sondas} \times \text{ancho húmedo (m}^2\text{)}$), profundidad (m) y fotoperíodo.

Para aplicar dicha metodología fue necesario contar con datos de morfología e hidrodinámica del sistema a analizar. A partir de datos empíricos se realizó una estimación de las características “promedio” del tramo, es decir que, a partir de datos obtenidos en el sistema se calcularon valores que permitieron analizar el tramo como si fuera homogéneo (considerando una sección trapezoidal, y ancho y profundidad constantes).

Con el objetivo de estimar el caudal para cada ciclo de 24 horas, se realizó un muestreo el 4 de enero de 2012 en el que estimó la sección del arroyo a partir de datos de profundidad cada 20 cm en 10 transectas perpendiculares al flujo de agua, distanciadas 10 metros. A partir de esos datos se calculó la sección del arroyo para niveles de agua iguales o menores a los de esa fecha, determinados mediante un sensor *in situ*. Para realizar estimaciones de la sección en días con mayor nivel de agua se asumió, en base a observaciones en campo, una pendiente de 22,5° en el arroyo Chal Chal (extensivo) y 45° en el Puntas del Pantanoso (intensivo). De la misma manera, se estimó el ancho húmedo (i.e. distancia perpendicular al flujo de agua que se encuentra cubierta por agua) como la base mayor del trapecio resultante. Esta medida es fundamental para realizar las estimaciones de producción primaria bruta, respiración ecosistémica y metabolismo neto, por unidad de superficie.

Se obtuvieron datos de presión atmosférica provistos por la estación meteorológica de INIA Las Brujas, ubicada a aproximadamente a 90 km de los sistemas de estudio. En ambos sistemas se tomaron medidas de nivel de agua de alta frecuencia (cada 10 minutos) utilizando CR10X data loggers (Campbell Scientific Ltd.), y periódicamente se tomaron medidas de caudal instantáneo (i.e. caudal de agua en un momento particular, $L s^{-1}$) en los arroyos utilizando el dispositivo C2-OTT Kleinflügel. Las condiciones hidrológicas no siempre permitieron obtener medidas directas de caudal instantáneo, por lo que a partir de datos de nivel de agua y la geometría del cauce se estimó el caudal instantáneo para esos períodos. Para ello se realizaron extrapolaciones a partir de regresiones no lineales en cada sistema, utilizando el software HYMER (<http://www.orbicon.com>).

La velocidad del agua se calculó según la fórmula:

$$V = (Q / \acute{A}) * 1000$$

Donde: V es velocidad ($m s^{-1}$); Q es caudal, ($L s^{-1}$); \acute{A} es la sección del tramo (m^2) y el número 1000 una constante obtenida a partir del análisis de dimensiones (Arocena & Conde, 1999).

Los cálculos realizados (Anexo 2) también requieren la estimación del tiempo de viaje del agua entre ambas sondas (denominado Tao). Este valor fue estimado a partir de la relación entre la distancia entre las sondas y la velocidad promedio del agua en cada ciclo de 24 horas (i.e. cada día seleccionado para el análisis de comportamiento metabólico).

La metodología propuesta permite estimar el metabolismo a partir de la asunción de que durante la noche (i.e período con ausencia de luz) los únicos procesos que operan sobre la concentración de oxígeno disuelto en el agua son la respiración y el intercambio pasivo de oxígeno con la atmósfera, ya que no habría fotosíntesis oxigénica.

Este último término (intercambio pasivo) puede ser calculado de tres formas, cada una con sus ventajas y desventajas: 1) Medidas directas a través de la inyección de un soluto conservativo (i.e. que no difunde hacia la atmósfera) y uno no conservativo, lo que permite una estimación precisa del intercambio. Sin embargo, ésta es una técnica muy costosa y en algunos casos (e.g. en el caso de utilizar hexafluoruro de azufre, conocido como SF₆) es dañina para el ecosistema y un factor de retroalimentación del calentamiento climático (Dervos & Vassiliou, 2000); 2) A través de relaciones empíricas basadas en características hidrológicas, considerando la velocidad del agua (m s⁻¹), la pendiente (m m⁻¹) y la profundidad (m). Idealmente las ecuaciones son calibradas mediante la medición directa del coeficiente de reaeración, con la técnica de soluto conservativo y no conservativo (e.g. Mulholland et al., 2001; Rasmussen et al., 2011). Esta metodología puede conducir a estimaciones muy variadas, y no se han encontrado argumentos para optar por una ecuación empírica frente a otra, en los casos en los que no se cuenta con medidas directas (Demars & Manson, 2013; A. Elozegi *com. pers.*). 3) A través del método de “regresión nocturna” (Kelly et al., 1974; Young et al., 2004), que se basa en el decaimiento de la concentración de oxígeno disuelto durante la noche para calcular la constante de reaeración. Para obtener el coeficiente de intercambio de oxígeno con la atmósfera se realiza una regresión lineal (donde la pendiente representa la constante de reaeración (kO₂)) entre la tasa de decaimiento en la concentración de oxígeno (mg L⁻¹ min⁻¹) y el déficit de oxígeno en relación a la concentración de saturación (mg l⁻¹), ($\Delta[\text{O}_2] \sim \text{Déficit O}_2$), con los datos obtenidos durante la noche (i.e. por convención desde una hora después del atardecer hasta una hora antes del amanecer). Este método es ventajoso porque permite realizar estimaciones independientemente del caudal del sistema (Hunt et al., 2012), a diferencia de las estimaciones realizadas a través de ecuaciones empíricas.

Debido a que en este proyecto no se contaba con los fondos suficientes como para realizar medidas directas y, por la misma razón no fue posible calibrar las relaciones empíricas existentes en la literatura, se optó por utilizar la metodología propuesta por Kelly et al. (1974) y Young et al. (2004) para realizar los cálculos de metabolismo neto en los arroyos (“regresión nocturna”).

A partir de estos análisis se detectaron situaciones a resolver en el set de datos. Las estimaciones de metabolismo para el verano de 2012 carecían de sentido biológico (e.g. indicando consumo de oxígeno como consecuencia de la fotosíntesis) en el 81% de los casos (sobre un total de 16 estimaciones) (Tabla 3). En busca de las causas se analizó de manera exhaustiva el comportamiento de los sistemas, posibles fallas en los sensores y en el procesamiento de datos, pero no fue posible encontrar una razón clara de estos resultados incongruentes. Por lo tanto, se optó por sustituir los valores de producción primaria que no tenían sentido biológico por cero (0), considerando ésta la opción más parsimoniosa, ya que no se contaba con información suficiente como para realizar una estimación o promedio a partir de los datos. En el arroyo Puntas del Pantanoso (uso intensivo), las estimaciones de producción primaria bruta durante el verano carecieron de sentido biológico en el 100% de los casos. Considerando, también, que se subestiman los valores de producción primaria durante el verano en ambos sistemas, se asimilaron los valores de metabolismo neto a los de respiración ecosistémica.

Para evaluar la sensibilidad de los cálculos a la incertidumbre en la estimación de kO_2 , ya que no se cuenta con medidas directas del coeficiente de intercambio de oxígeno con la atmósfera, se realizó una revisión bibliográfica de artículos científicos y libros que reportasen ecuaciones empíricas utilizadas en sistemas lóticos similares a los estudiados en esta tesis.

Se realizaron cálculos de metabolismo neto a partir de 16 ecuaciones empíricas obtenidas en esta revisión (e.g. Young et al., 2004; Grace & Imberger, 2006; Elozegi & Sabater, 2009). Los resultados de metabolismo obtenidos de esta manera carecían de sentido biológico (i.e. consumo de oxígeno como consecuencia de la fotosíntesis) en el 65% de los casos (sobre un total de 1024 estimaciones). Se optó por realizar las pruebas de sensibilidad a partir de valores del coeficiente de reaeración obtenidos a partir del método de regresión nocturna, debido a la falta de un criterio objetivo y *a priori* para evaluar la utilidad de las diferentes ecuaciones empíricas, sumado al alto porcentaje de valores de producción primaria bruta que carecían de sentido biológico.

Para ello, se recalcularon los valores de metabolismo neto a partir de cinco valores comprendidos entre el mínimo y máximo obtenidos según el método de regresión nocturna en todos los sistemas y considerando todas las estaciones del año. Estos valores incluyeron el valor mínimo obtenido, el máximo valor obtenido, el promedio entre ambos, el promedio entre el valor mínimo y el promedio general y por último el promedio entre el valor máximo y el promedio general, con el objetivo de abarcar todo el rango de valores. Considerando la estimación de metabolismo original y las recalculadas a partir de estos valores, se obtuvo un número bastante menor de valores de producción primaria bruta que carecieran de sentido biológico (24% en 384 estimaciones, Tabla 3). En los casos

en que se detectaron valores de producción primaria bruta que implicaran consumo de O₂ se procedió a sustituir dicho valor por cero, utilizando el mismo criterio que se explicó anteriormente.

Para realizar el análisis de sensibilidad se optó por trabajar con metabolismo neto en vez de respiración ecosistémica o producción primaria bruta. Esto se debió a que tanto la respiración ecosistémica como el metabolismo neto podrían utilizarse para explicar el comportamiento de los ecosistemas, ya que el comportamiento de ambos parámetros fue muy similar (como consecuencia de la fuerte predominancia de la respiración ecosistémica sobre la producción primaria). El metabolismo neto es un parámetro integrador de los procesos de producción y consumo de CO₂ (Staeher et al., 2012) y es utilizado en la bibliografía científica para realizar descripciones cualitativas del comportamiento global del sistema como generador o consumidor neto de oxígeno (i.e. autotrófico o heterotrófico), y viceversa para el CO₂.

Tabla 3. Porcentaje de días en los cuales se utilizó el dato de respiración ecosistémica en lugar de metabolismo neto, para cada valor de coeficiente de reaireación (kO₂) utilizado, en cada sistema y en cada estación del año (100% = 8 días), k=NT es el coeficiente de reaireación obtenido para cada día por el método de regresión nocturna. Se optó por realizar dicha sustitución a partir de que se obtuvieron valores que implicaban consumo de oxígeno como resultado de la producción primaria y por lo tanto carecían de sentido biológico.

Arroyo	Estación	k=0,0027	k=0,036	k=NT	k=0,069	k=0,249	k=0,43
Puntas del Pantanoso	Otoño	50	50	0	12,5	0	0
	Invierno	75	12,5	0	0	0	0
	Primavera	12,5	0	0	0	0	0
	Verano	100	100	100	100	75	50
Chal Chal	Otoño	62,5	12,5	0	12,5	0	0
	Invierno	12,5	12,5	0	12,5	0	0
	Primavera	0	0	0	0	0	0
	Verano	75	75	62,5	62,5	12,5	0

Lagos

En este caso, se utilizaron datos de variables físico-químicas tomadas cada media hora durante 14 días en cada estación del año 2012, para realizar las estimaciones de Metabolismo Neto y de Flujo de CO₂ hacia o desde la atmósfera. Se seleccionó la mayor cantidad de días que cumplían con el supuesto de ausencia de lluvias fuertes y/o prolongadas que se utilizó para arroyos y que fue descrito anteriormente.

Las estimaciones de productividad primaria bruta, respiración ecosistémica y metabolismo neto fueron realizadas mediante la técnica de variación en el oxígeno disuelto, siguiendo la aproximación de Staeher et al. (2010). Esta metodología es una aproximación directa, en la que la variación en la concentración de oxígeno disuelto se atribuye al resultado entre la liberación de oxígeno por parte de los productores primarios (producción primaria bruta, GPP por su sigla en inglés, con

concomitante consumo de CO₂), el consumo de oxígeno por respiración por parte de toda la biota (ER por su sigla en inglés, con concomitante liberación de CO₂) y un término de intercambio físico de oxígeno con la atmósfera (E). De esta manera se evalúa indirectamente si el sistema actúa como fuente o sumidero de CO₂.

Las ecuaciones necesarias para la determinación del metabolismo a nivel ecosistémico según este método (Staeher et al., 2010) se encuentran en el Anexo 3.

El término de intercambio de oxígeno con la atmósfera se calculó a partir del coeficiente de reaeración (kO₂), el cual depende de la velocidad del viento y del grado de saturación de oxígeno en el agua en el momento dado (D). A diferencia de lo que ocurre en arroyos de pequeño orden (con régimen con un grado muy variable de turbulencia), en lagos hay un mayor consenso sobre la confianza en la estimación del coeficiente de intercambio gaseoso con la atmósfera y no son tan imprescindibles las medidas directas de este coeficiente (Demars & Manson, 2013).

Para realizar los cálculos se utilizaron datos medidos de concentración de oxígeno disuelto (mg L⁻¹), porcentaje de saturación de oxígeno (%), y temperatura del agua (°C), obtenidos cada media hora mediante las sondas multiparámetro descritas antes.

Los datos de velocidad de viento fueron obtenidos por la estación meteorológica de Laguna del Sauce (34°50' S, 53°03' W), ubicada a 20 km de Laguna Blanca y 38,5 km de Laguna Escondida. La velocidad de viento fue medida cada tres horas, por lo que se realizó una interpolación lineal para obtener una estimación del viento cada media hora y generar datos coincidentes en el tiempo con aquellos medidos por las sondas. Además, estos datos fueron obtenidos a una altura de dos metros sobre el nivel del suelo. Para que sea más sencillo realizar comparaciones con otros artículos científicos se estimó el viento a 10 metros de altura (Cole & Caraco, 1998) mediante la ecuación empírica tomada de Staeher et al. (2010), y de acuerdo al modelo seguido en la tesis.

$$U_{10m}=U_{2m} * (1,4125 * 2^{(-0,15x)})$$

Donde U_{xm} representa la velocidad del viento (m s⁻¹) a una altura x en metros.

También se utilizaron datos de la duración de horas de luz (obtenidos en la web <http://www.web-calendar.org/es/world/south-america/uruguay/montevideo--10?menu=sun>) y de la profundidad de la zona de mezcla del agua de ambos lagos en cada estación. Estos últimos fueron obtenidos a través de los perfiles de oxígeno y temperatura realizados con una frecuencia quincenal en cada lago y en cada zona (tanto en aguas abiertas como en los bancos de macrófitas sumergidas donde estaban las sondas correspondientes).

Por otra parte, como parte de la comparación de metodologías (objetivo 2), también se estimó el flujo de CO₂ a través de la interfase agua-aire a partir de la diferencia de concentración entre ambos compartimentos, según la metodología propuesta por Stumm & Morgan (1996), Trolle et al. (2012) y Jeppesen et al. (2015). Esta metodología se basa en los llamados “modelos de difusión de film”, los cuales permiten calcular la difusión de gases a partir de la diferencia de concentración entre dos compartimentos (en este caso el agua y la atmósfera), y la resistencia a dicha difusión dada por la reactividad del gas (CO₂). Según la naturaleza del gas y su reactividad (dada por su configuración electrónica y solubilidad) se define el medio que ofrece más resistencia. En este caso, al considerarse el CO₂ como un gas de baja solubilidad, el medio que ofrece mayor resistencia a su movimiento es el agua (Liss & Merlivat, 1986), y en base a las características físico-químicas del agua (i.e. temperatura, alcalinidad y conductividad específica) se calcula el valor de dicha resistencia. Además, se incluye un término de potenciación química del flujo que depende del pH del medio y las constantes de disociación (corregidas por la temperatura del agua) del gas CO₂.

Estos modelos son relativamente sencillos y se basan en la difusión molecular a través de una capa estacionaria que mantiene sus condiciones constantes (la superficie del agua) y el intercambio con la capa de aire inmediatamente adyacente. En este sentido, es un modelo indirecto en el que no se infieren procesos y por lo tanto no es posible asociarlo a fenómenos biológicos determinados, sino que depende de las características del medio.

Para realizar las estimaciones de flujo de CO₂, se utilizaron datos obtenidos durante los muestreos mensuales: la temperatura (°C), la conductividad específica (μS cm⁻¹), y el pH del agua, obtenidos por las sondas (con una frecuencia de 30 minutos), la alcalinidad total (μ Eq. L⁻¹) determinada a través del método de titulación en laboratorio (APHA, 2005); así como también datos de la velocidad del viento utilizados en la metodología anterior y la presión parcial de CO₂, calculada a partir de la Ley de Dalton de presiones parciales:

$$P_i = (P_{\text{total}} * C_i) * 10^{-6}$$

Donde P_i es la presión parcial de CO₂, P_{total} es el promedio diario de la presión atmosférica (Atm) tomada de la estación meteorológica de INIA Las Brujas (34°39' S; 56°23' W) y C_i el promedio a escala global y anual (mayor resolución temporal disponible) de la fracción molar (ppm) de CO₂ en aire seco obtenidos por la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica de Estados Unidos (NOAA ftp://aftp.cmdl.noaa.gov/products/trends/co2/co2_annmean_gl.txt).

Con esta información se estimó la concentración de CO₂ en el agua y en la atmósfera para luego calcular el flujo entre ambos compartimientos (Stumm & Morgan, 1996; Trolle et al., 2012; Jeppesen et al., 2015). Más detalles sobre los cálculos se pueden ver en el Anexo 4.

Con la finalidad de comparar las estimaciones obtenidas con ambas metodologías, los resultados del método de variación en la concentración de oxígeno disuelto (Staeher et al., 2010) se expresaron, también, en gramos de carbono m⁻² día⁻¹.

Para ello se utilizó la fórmula:

$$Y \text{ (g C m}^{-2}\text{d}^{-1}) = Y \text{ (g O}_2\text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}) \times (12/32) \times (1/\text{cte})$$

Donde “Y” es la variable que interesa transformar (i.e. GPP o RE), 12/32 representa la relación entre la masa molar molecular del carbono y el oxígeno (como O₂). La constante (cte) representa la relación entre los moles consumidos y liberados en los procesos de respiración y fotosíntesis, respectivamente. En el caso de la respiración se asume un coeficiente de 0,85 (i.e. por cada mol de oxígeno respirado se liberan 0,85 moles de CO₂) y en el caso de la producción primaria, la constante toma el valor 1,2, indicando que por cada mol de CO₂ consumido se liberan 1,2 moles de O₂ (Grace & Imberger 2006; Bott, 2006), reconociendo que ambos procesos no tienen la misma eficiencia y por lo tanto no es correcto asumir coeficientes 1:1 (aunque por simplicidad esto se hace en parte de la literatura científica; e.g. Hunt et al., 2012; Huryn et al., 2014).

Por ello, se analizó el comportamiento de las estimaciones de metabolismo neto obtenidas utilizando tres expresiones diferentes del mismo: 1) comportamiento metabólico en gramos de oxígeno contemplando la metodología original y expresión común (gramos o mmol de O₂ m⁻² d⁻¹) de los resultados (e.g. Mulholland et al., 2001; Staeher et al., 2010; Coloso et al., 2011; Cremona et al., 2014); 2) transformación del metabolismo neto a gramos de C, considerando un único coeficiente de transformación aplicado sobre el metabolismo neto (i.e. el valor del coeficiente toma el valor 1,2 si el comportamiento neto es autotrófico y 0,85 si el comportamiento neto es de heterotrofia) y 3) transformación a gramos de carbono, dividiendo a la producción primaria bruta por el coeficiente correspondiente (1,2) y a la respiración ecosistémica por el suyo (0,85), y una vez transformados los componentes de metabolismo se realiza la suma correspondiente para obtener el metabolismo neto (NEP = - GPP + RE), que es la transformación más común en la bibliografía científica (e.g. Hanson et al., 2003; Williams & del Giorgio, 2005). En todos los casos se consideró el metabolismo por unidad de área (m²).

Análisis Estadísticos

Comportamiento metabólico

Se realizó un análisis gráfico, exploratorio, con la finalidad de optar por un análisis adecuado a las características de los datos y verificar el cumplimiento de sus supuestos.

Se utilizaron modelos lineales generalizados (“generalized least squares”) (Pinheiro et al., 2013) para modelar el comportamiento de los datos. En los casos en los que se detectó heterogeneidad de varianza (mediante el test de Fligner-Killeen), se modeló la misma.

Inicialmente se ajustó el siguiente modelo:

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha_i\beta_j + \varepsilon_{ij}$$

Donde Y_{ij} representa el Metabolismo Neto (NEP), la Producción Primaria Bruta (GPP), la Respiración ecosistémica (RE), el cociente GPP/RE, o el Flujo de CO_2 , según el caso; μ es la media general del grupo de datos; α_i el efecto de la estación del año “i”; β_j el efecto dado por el cuerpo de agua “j”; $\alpha_i\beta_j$ el efecto de la interacción entre la estación “i” ($i=1,2,3,4$) y el cuerpo de agua “j” ($j=1,2$) y ε_{ij} el término de error asociado a cada una de las “unidades experimentales” (i.e. cada cuerpo de agua en cada estación del año).

Se realizó una selección según el criterio de información de Akaike (AIC), considerando el modelo original y simplificaciones del mismo, donde en caso de que la interacción entre el cuerpo de agua y la estación del año no fuera significativa, se eliminó en primer lugar el término de interacción y posteriormente (en caso de no ser estadísticamente significativos) los efectos simples (Bolker, 2007).

En cada caso y con el objetivo de determinar si hubo diferencias significativas en el comportamiento metabólico entre sistemas y entre estaciones del año, así como la interacción entre ambos factores, se realizó un Análisis de Varianza de dos vías (Lenth, 2015; Lenth & Herva, 2015). Estos análisis fueron seguidos por un test a posteriori (test de Tukey) y se calculó el intervalo de confianza (95%) para cada estimación según:

$$IC_{95\%} = \bar{X} \pm t_{2,5; n-1} \times SE(X)$$

El intervalo de confianza se calculó por unidad de superficie del sistema, en gramos de carbono, o equivalentes de carbono en los casos en que los resultados fueron obtenidos originalmente en gramos de oxígeno. Este análisis fue aplicado de forma independiente a los siguientes grupos de datos:

- 1) Metabolismo neto, producción primaria bruta, respiración ecosistémica y cociente GPP/RE (índice de autotrofia) según el método de variación en el oxígeno disuelto en arroyos.
- 2) Metabolismo neto, producción primaria bruta y respiración ecosistémica, según el método de variación en el oxígeno disuelto en la zona pelágica y promedio ponderado de la zona pelágica y litoral en lagos.
- 3) Flujo de C considerando la zona pelágica y el promedio ponderado de la zona pelágica y litoral en lagos según el modelo de difusión de film.

Se realizó una modificación a la clasificación de los cuerpos de agua sugerida por Cremona et al. (2014), donde los valores de Metabolismo neto pueden ser clasificados en cuatro categorías según el $IC_{95\%}$:

- 1) Autotrófico, si el límite inferior del $IC_{95\%}$ es >0 ;
- 2) Probablemente autotrófico (límite inferior + límite superior) > 0 ;
- 3) Probablemente heterotrófico (límite inferior + límite superior) < 0 , y
- 4) Heterotrófico, si el límite superior del $IC_{95\%}$ es <0 .

Arroyos (análisis de sensibilidad)

Se realizó un análisis exploratorio, donde se ajustaron diferentes modelos para evaluar si existían diferencias en los valores del coeficiente de reaeración (kO_2) obtenidos según el método de regresión nocturna, tanto entre sistemas como entre estaciones del año 2012. Una vez analizado esto, se realizó un Análisis de Varianza de una vía y posteriormente un test de Tukey HSD para evaluar diferencias estacionales en la estimación de dicho coeficiente, según la metodología propuesta por Young et al. (2004).

Para realizar las pruebas de sensibilidad en arroyos, se utilizó la aproximación de Patiño et al. (2007) de comparación de pendientes de modelos de regresión (Zar, 1984). Para ello se re-calculó el metabolismo neto en cada estación del año, considerando 6 valores diferentes del coeficiente de reaeración (kO_2). Los coeficientes utilizados fueron: el obtenido para cada sistema en cada ciclo de 24 horas (y a partir de los cuales se estimaron los valores de producción primaria bruta, respiración

ecosistémica y metabolismo neto) y 5 más, seleccionados según el criterio explicado en la sección metodológica.

A partir de las diferentes estimaciones de metabolismo se realizó una regresión lineal simple ($\ln(\text{NEP} \sim \text{kO}_2)$, $n = 6$) para cada sistema en cada estación del año, y se calculó la pendiente de la regresión en cada caso. Se realizó una prueba de hipótesis para evaluar “paralelismo” (prueba F de diferencias entre pendientes, Zar, 1984; Patiño et al., 2007) y se realizó un test de comparación múltiple a posteriori (Tukey HSD) para identificar cuáles eran diferentes entre sí.

Lagos (comparación entre metodologías)

Para evaluar la concordancia entre metodologías de la estimación de flujo neto de C entre el lago y la atmósfera se realizó un análisis de correlación de rangos de Spearman entre el Metabolismo neto (Staeher et al., 2012) y el Flujo de CO_2 (Trolle et al., 2012 & Jeppesen et al., 2015) por unidad de superficie (m^2). Este análisis (no paramétrico) permite evaluar la dependencia estadística entre ambas variables considerando que la relación entre ellas es una función monótonica. Dicho análisis se realizó con el software estadístico PAST.

RESULTADOS

Arroyos

Comportamiento de las variables utilizadas en la estimación de metabolismo

En ambos arroyos se observaron concentraciones de oxígeno disuelto en el agua menores a la concentración de saturación durante todo el período de análisis (año 2012) (Fig. 4). A escala anual, el porcentaje de saturación de oxígeno en el arroyo Puntas del Pantanoso (50,8%), fue, en promedio, menor al del arroyo Chal Chal (72,3%). Asimismo, se observó una tendencia a menores valores promedio de oxígeno disuelto en el arroyo Puntas del Pantanoso en comparación con el arroyo Chal Chal (Tabla 4).

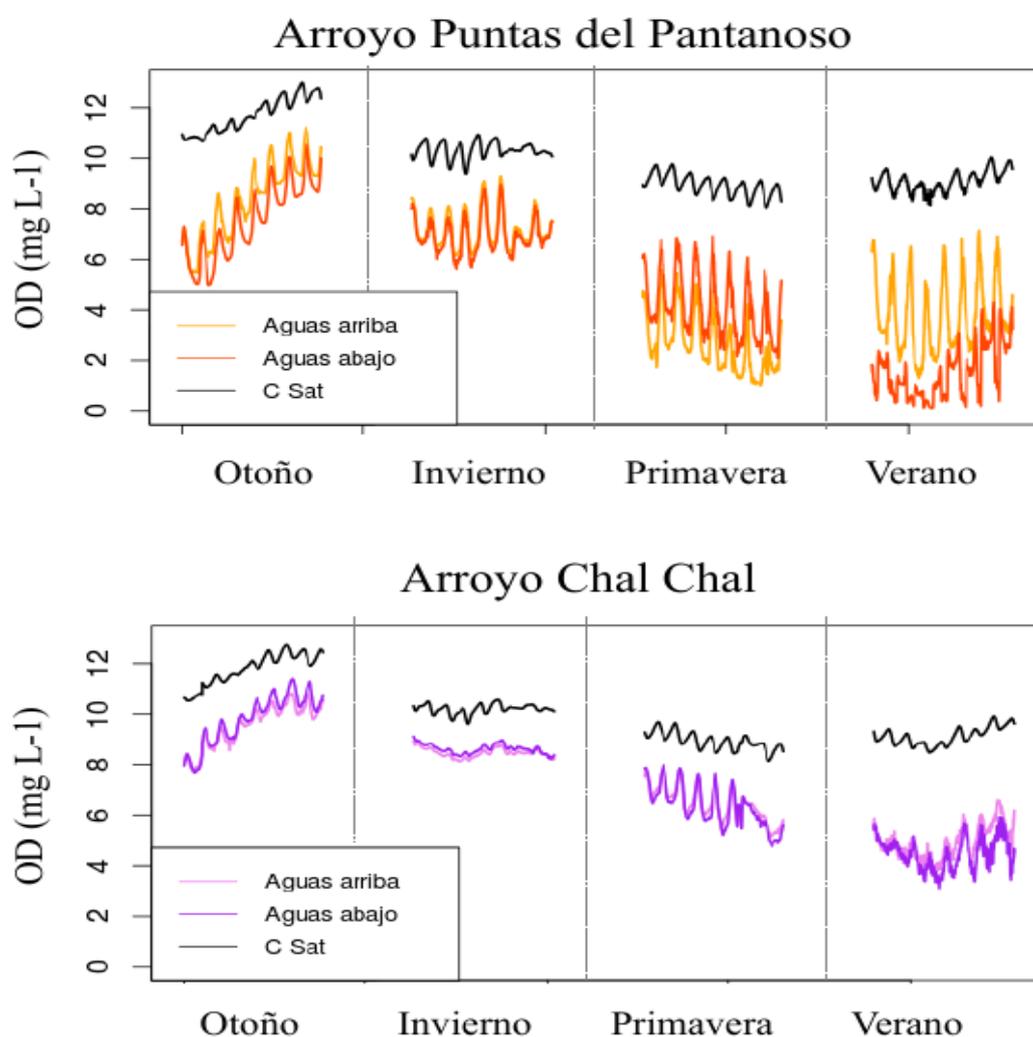


Figura 4. Concentración de oxígeno disuelto (mg L^{-1}), medidas cada 15 minutos en ambos sistemas durante los períodos de ocho días analizados para metabolismo, en cada una de las estaciones del año 2012. En colores claros (anaranjado en arroyo Puntas del Pantanoso y lila en arroyo Chal Chal) se muestran los datos de la sonda ubicada aguas arriba del tramo de estudio y en oscuros (rojo y violeta, respectivamente) los datos de la sonda ubicada aguas abajo. En negro la concentración de saturación de oxígeno en agua, corregida por la temperatura.

La concentración de oxígeno disuelto presentó gran variabilidad temporal a distintas escalas. Los datos sugieren diferencias estacionales entre ambos sistemas en la amplitud del ciclo diario. En este

sentido, se observó una tendencia a una menor amplitud del ciclo durante el invierno de 2012 en ambos sistemas (Fig. 4). Por otra parte, hubo una tendencia a una mayor variabilidad en la concentración de oxígeno disuelto (ciclo diario) en el arroyo Puntas del Pantanoso, lo que es característico de sistemas con alta carga de nutrientes (O' Connor et al., 2012).

Se observó una tendencia a valores de pH más bajos (menos básicos) en el arroyo Puntas del Pantanoso en todas las estaciones del año 2012. Si bien en ambos sistemas el pH fue relativamente estable en la mayoría de las estaciones, se notó un descenso pronunciado durante la primavera en el arroyo Chal Chal (Fig. 5). El valor mínimo (6,69) de pH fue registrado en verano en el arroyo Chal Chal (extensivo), mientras que el máximo (8,49) fue registrado en la misma estación del año en el arroyo Puntas del Pantanoso (intensivo) (Tabla 4).

En promedio, la temperatura del agua fue similar en ambos sistemas durante las cuatro estaciones del año (Fig. 5). Es importante notar que las menores temperaturas del agua fueron registradas en otoño, mientras que las mayores (aunque muy similares a las de verano) fueron observadas en primavera (Tabla 4). La temperatura presentó una mayor variabilidad en cada ciclo de 24 horas en el arroyo Puntas del Pantanoso (Tabla 4).

Tabla 4. Medias y desvío estándar (entre paréntesis) de los valores de diferentes variables utilizadas para estimar el metabolismo en ambos sistemas. Para el oxígeno disuelto se muestran los valores obtenidos aguas arriba y aguas debajo de la estación de monitoreo, y para la temperatura y el pH se muestran los valores promedio entre las medidas obtenidas aguas arriba y aguas abajo en cada sistema.

Arroyo	Estación	OD (mg L-1)		Temperatura (°C)	pH
		Aguas arriba	Aguas abajo		
Puntas del Pantanoso	Otoño	8,38 (±1,52)	7,57 (±1,44)	8,19 (±2,36)	7,96 (±0,14)
	Invierno	7,16 (±0,72)	6,92 (±0,71)	13,93 (±1,40)	7,36 (±0,13)
	Primavera	2,69 (±1,13)	4,20 (±1,25)	20,91 (±2,32)	7,19 (±0,11)
	Verano	3,73 (±1,39)	1,47 (±1,01)	20,08 (±2,37)	7,32 (±0,10)
Chal Chal	Otoño	9,57 (±0,82)	9,82 (±0,97)	8,20 (±2,17)	8,04 (±0,05)
	Invierno	8,46 (±0,18)	8,62 (±0,19)	14,45(±0,82)	7,70 (±0,04)
	Primavera	6,48 (±0,68)	6,37 (±0,81)	20,91(±2,00)	7,60 (±0,18)
	Verano	4,92 (±0,65)	4,48 (±0,60)	19,77(±1,98)	7,73 (±0,17)

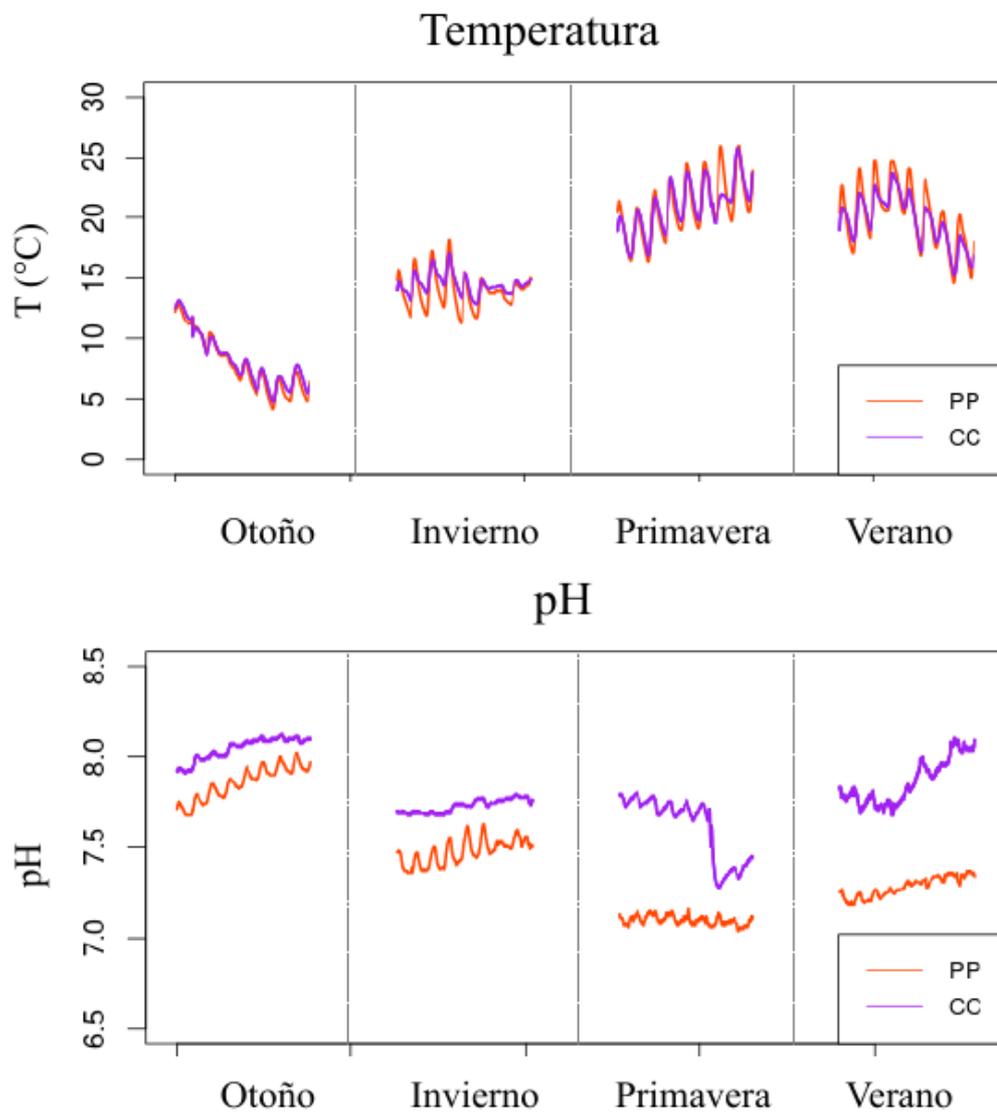


Figura 5. Temperatura del agua (°C) (arriba) y pH (abajo), promedio de los datos obtenidos cada 15 minutos con la sonda aguas abajo y aguas arriba de ambos sistemas para los períodos de 8 días analizados en cada una de las estaciones del año 2012. En anaranjado se indica el arroyo Puntas del Pantanoso (PP) y en violeta el arroyo Chal Chal (CC).

Comportamiento metabólico

En ambos arroyos, el comportamiento metabólico estimado a escala anual durante el período de análisis (2012) fue de emisión neta de C (i.e. comportamiento heterotrófico).

Se observó un importante predominio de la respiración ecosistémica sobre la producción primaria en todas las estaciones del año. Como se detalló en la sección metodología, para facilitar la comparación con otros estudios así como con otros resultados obtenidos en esta tesis, las estimaciones de producción y consumo de oxígeno fueron transformadas a equivalentes de carbono (en gramos C por unidad de superficie, m^2). Por convención, valores positivos implican emisión de C (en forma de CO_2) hacia la atmósfera, y valores negativos, consumo o captación neta de C (como CO_2) por parte del sistema.

El modelo explicatorio finalmente seleccionado según el criterio de información de Akaike (AIC) (Anexo 5), incluyó un término de interacción significativa entre los factores “sistema” y “estación del año” ($p < 0,05$), indicando que ambos arroyos respondieron de diferente forma a la variación estacional. A su vez, el modelo seleccionado consideraba heterogeneidad de varianza (Test de Fligner-Killeen, g.l.=7, $p = 0,039$), es decir, que en al menos un sistema durante una de las estaciones del año la variabilidad en el comportamiento metabólico fue diferente al resto.

Se corroboró el ajuste del modelo a través del análisis visual de residuales (Cohen & Cohen, 2009).

A diferencia de lo esperado teóricamente (i.e. mayor fijación neta de C en el arroyo con uso intensivo del suelo en la cuenca de drenaje), el promedio anual de emisiones de C (como CO_2), fue significativamente mayor en el arroyo Puntas del Pantanoso (intensivo) ($37,71 \pm 24,08 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (media anual \pm SD)) que el promedio de emisiones de C en el arroyo Chal Chal (extensivo) ($24,72 \pm 17,68 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) ($F = 6,05$; g.l.=56; $p = 0,017$).

A escala estacional, también se observó una tendencia a mayores emisiones de C en el arroyo Puntas del Pantanoso (Fig. 6), aunque fueron significativamente mayores a las del arroyo Chal Chal únicamente en otoño de 2012 ($F = 13,46$; g.l.=56, $p < 0,001$). No se detectaron diferencias significativas entre ambos sistemas para las demás estaciones del año ($p = 0,05$).

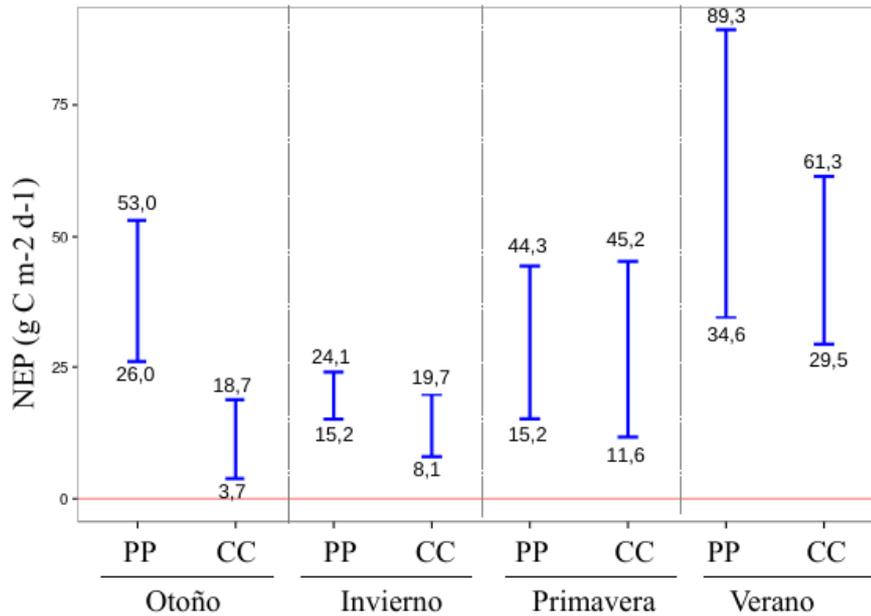


Figura 6.

Intervalos de Confianza (95%) para las estimaciones de metabolismo (expresado como $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) de los arroyos para cada estación del año 2012. Los valores positivos implican emisión neta de carbono, los números indican el límite inferior y superior del IC, y los colores indican el comportamiento (Azul oscuro=Heterotrofia, según criterio de clasificación en Cremona et al., 2014). “PP” es el arroyo Puntas del Pantanoso (intensivo) y “CC” es el arroyo Chal Chal (extensivo). La línea roja indica el límite entre metabolismo heterotrófico y autotrófico (i.e. cero emisiones de C como CO_2).

En ambos arroyos las menores emisiones estimadas ocurrieron en invierno (Tabla 5). En el arroyo Puntas del Pantanoso las emisiones de C fueron menores en invierno que en otoño ($F=7,86$; $\text{g.l.}=56$; $p=0,03$) y verano ($F=9,34$; $\text{g.l.}=56$; $p=0,02$).

El arroyo Chal Chal, tanto durante otoño como invierno emitió menor cantidad de C que en verano ($F=15,12$; $\text{g.l.}=56$; $p=0,001$ y $F=13,85$; $\text{g.l.}=56$; $p=0,002$, respectivamente) . En ninguno de los sistemas el comportamiento metabólico durante primavera fue significativamente diferente al del verano ($p=0,05$).

El comportamiento metabólico estuvo altamente correlacionado con la respiración ecosistémica (Spearman $r_s = 0,98$; $p < 0,001$). La respiración ecosistémica fue significativamente mayor en el arroyo Puntas del Pantanoso durante otoño de 2012 ($F=13,31$; $\text{g.l.}=56$; $p < 0,001$), siendo indistinguibles estadísticamente ambos sistemas durante las demás estaciones del año 2012 ($p=0,05$) (Tabla 5). En este sentido, la diferencia en las emisiones de C durante otoño son coherentes con la diferencia en la concentración de oxígeno disuelto aguas arriba y aguas abajo en cada sistema (Tabla 4), siendo esta diferencia de casi 1 mg L^{-1} en el arroyo Puntas del Pantanoso, mientras que en el arroyo Chal Chal la concentración de oxígeno disuelto fue muy similar a lo largo del tramo seleccionado para el análisis.

Las demás conclusiones obtenidas a partir del análisis de la respiración ecosistémica son cualitativamente indistinguibles de las obtenidas para metabolismo neto, probablemente debido a la fuerte predominancia de la respiración ecosistémica sobre la producción primaria. Por ello, para no ser redundantes, no se desarrollan los resultados obtenidos a partir de la respiración ecosistémica.

El comportamiento de la producción primaria bruta y su relación con la respiración ecosistémica se analizó a través del cociente entre ambos (GPP/RE). Este cociente es un indicador del grado de autotrofia del ecosistema (Capelletti, 2006) y permite comparar (independientemente de los valores absolutos), el grado de predominancia de la producción primaria sobre la respiración ecosistémica entre diferentes sistemas. En el análisis de este índice, así como en el de la producción primaria bruta, se consideraron todas las estaciones del año menos el verano, como consecuencia de que en verano los valores de producción primaria se sustituyeron por cero (0) en el 81,3% de los casos. Esto ocurrió debido a que se alcanzaron estimaciones que carecían de sentido biológico, como se describió en la sección anterior.

Dado que el test de Fligner- Killen de homogeneidad de varianza demostró heteroscedasticidad (g.l. =5; $p < 0,001$), se optó por utilizar un modelo que considerara la heterogeneidad de varianza para el análisis de la producción primaria. El modelo seleccionado mediante el criterio AIC consideró, también, la interacción entre los factores “estación” y “sistema” (Anexo 5).

Tabla 5. Media y desvío estándar de las estimaciones de metabolismo neto y respiración ecosistémica en ambos arroyos y en cada estación del año, expresadas como $g\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$. Metabolismo positivo indica liberación neta de carbono. En todos los casos $N = 8$, número de días usados para el análisis. Notar que en casi todos los casos la respiración ecosistémica fue similar o igual al metabolismo neto.

Arroyo	Estación	Metabolismo neto	Respiración ecosistémica
		Media \pm SD	Media \pm SD
Puntas del Pantanoso	Otoño	39,5 \pm 19,1	40,5 \pm 18,6
	Invierno	19,6 \pm 6,3	20,3 \pm 6,1
	Primavera	29,8 \pm 20,6	37,2 \pm 22,7
	Verano	61,9 \pm 38,7	61,9 \pm 38,7
Chal Chal	Otoño	11,2 \pm 10,6	11,6 \pm 10,5
	Invierno	13,9 \pm 8,3	14,4 \pm 8,3
	Primavera	28,4 \pm 23,7	32,2 \pm 26,0
	Verano	45,4 \pm 22,5	46,3 \pm 23,3

El Análisis de Varianza realizado considerando la producción primaria (GPP) a escala anual (i.e. sin hacer distinción entre las tres estaciones del año analizadas, $n=24$) detectó diferencias significativas entre sistemas ($F = 11,40$; g.l.=42; $p = 0,001$). La estimación de captación de C a escala anual por parte de los productores primarios fue mayor en el arroyo Puntas del Pantanoso (intensivo) ($3,01 \pm 1,46\ g\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$ (media \pm SD)) que en el arroyo Chal Chal (extensivo) ($1,56 \pm 1,50\ g\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$).

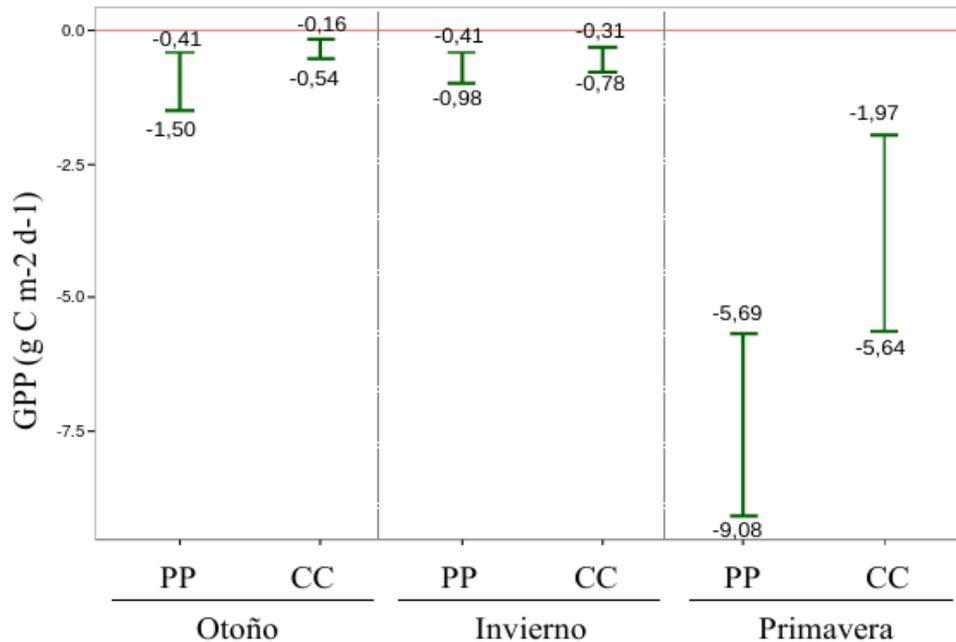


Figura 7. Intervalos de Confianza (95%) para la producción primaria bruta (GPP, en $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) de los arroyos para cada estación del año (excepto verano, ver texto) generados a partir del modelo con mejor ajuste. Los números indican el límite inferior y superior del IC, los valores son negativos y se muestran en verde oscuro porque representan consumo neto de carbono, según el criterio de colores establecido. “PP” es el arroyo Puntas del pantanoso (intensivo) y “CC” es el arroyo Chal Chal (extensivo).

En ambos sistemas hubo mayor captación de carbono por parte de los productores primarios durante la primavera de 2012 (Fig. 7) ($p < 0,05$ en todos los casos), siendo significativamente mayor en el arroyo Puntas del Pantanoso ($7,38 \pm 2,38 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (media \pm SD)) que en el arroyo Chal Chal ($3,08 \pm 2,57 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (media \pm SD)) ($F=8,29$; g.l.=42; $p=0,006$). Esto concuerda parcialmente, con la predicción de mayor fijación de C como consecuencia de una mayor productividad en el sistema con mayor carga de nutrientes, sin embargo, este efecto fue enmascarado por la alta predominancia de la respiración de organismos autótrofos y heterótrofos.

En cuanto al grado de autotrofia (cociente GPP/RE), se rechazó heteroscedasticidad (test Fligner - Killen, g.l.=5, $p=0,8$). El modelo seleccionado por el criterio de información de Akaike consideró como factores relevantes la estación del año, el arroyo y su interacción. En el mismo sentido que los demás resultados, el índice de autotrofia fue significativamente mayor en primavera en el arroyo Puntas del Pantanoso que en los demás grupos de datos, siendo éstos indistinguibles estadísticamente entre sí (Fig. 8).

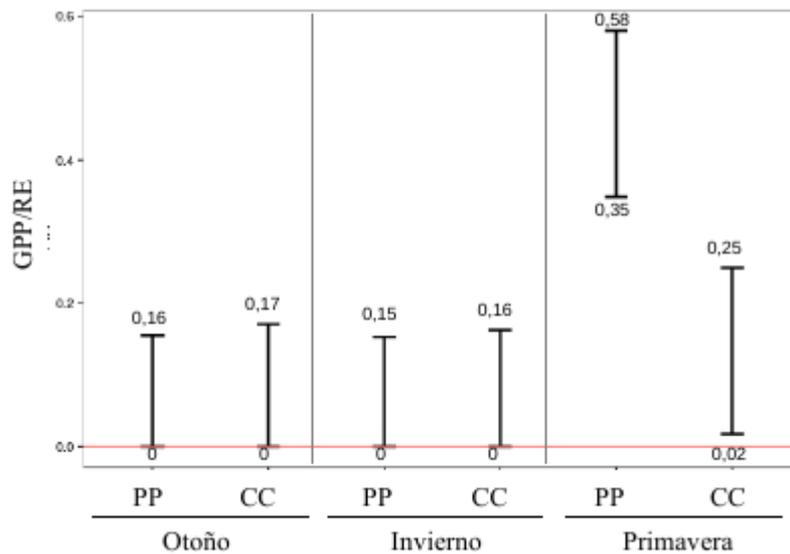


Figura 8. Intervalos de Confianza (95%) para el índice de autotrofia (GPP/RE) de los arroyos para cada estación del año generados (excepto el verano) a partir del modelo utilizado. Los números indican el límite inferior y superior del IC. “PP” es el arroyo Puntas del pantanoso (intensivo) y “CC” es el arroyo Chal Chal (extensivo).

En resumen, de acuerdo a nuestras estimaciones ambos sistemas se comportaron como fuentes de C hacia la atmósfera a escala anual, comportamiento que se mantuvo en todas las estaciones del año, aunque con variaciones en la magnitud de las emisiones de C. El comportamiento metabólico en ambos sistemas fue distinto a escala estacional, en particular en las estaciones de otoño y primavera, cuando se detectaron diferencias entre ambos arroyos en la respiración ecosistémica durante el otoño y en la producción primaria durante la primavera. Dado el fuerte predominio de la respiración ecosistémica sobre la producción primaria, el metabolismo neto estimado no concuerda con la predicción realizada sobre una mayor captación de C en el sistema con mayor carga de nutrientes (Puntas del Pantanoso). En cambio, el análisis de la producción primaria bruta y el índice de autotrofia reflejaron el comportamiento esperado de mayor captación de C en el arroyo Puntas del Pantanoso, aunque únicamente durante la primavera de 2012.

Análisis de sensibilidad

A continuación se describe del comportamiento del coeficiente de reaireación estimado a partir del método de regresión nocturna (Young et al., 2004), parte del objetivo específico 1.

La variabilidad de las estimaciones del coeficiente de reaireación fue similar dentro de cada grupo de datos (i.e. cada arroyo en cada una de las estaciones del año 2012), y no se encontró heteroscedasticidad (Test Fligner-Killeen, g.l.=7, $p=0,48$). Se corroboró el ajuste del modelo a través del análisis visual de residuales, y se seleccionó, según el criterio de información de Akaike, un modelo que únicamente consideró el factor “estación del año” como significativo.

No se detectaron diferencias significativas ($p=0,05$) entre el coeficiente de reaireación en las diferentes estaciones de 2012 (Fig. 9), sin embargo, hubo una tendencia a valores mayores durante primavera y verano (respecto a otoño e invierno).

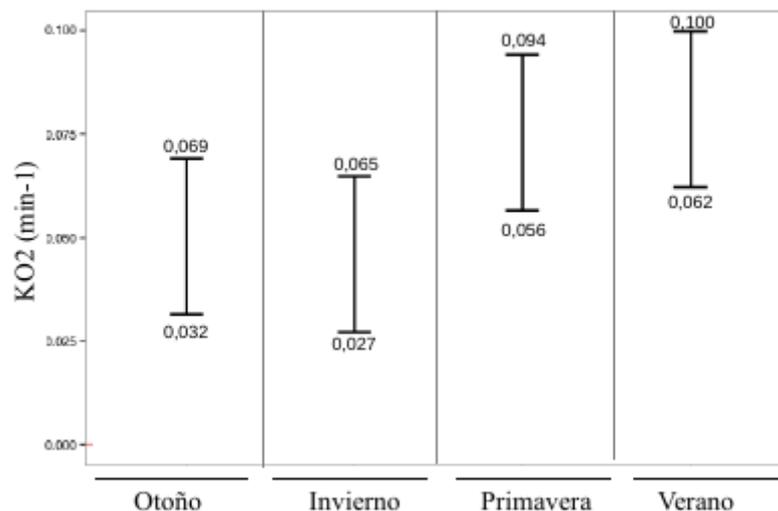


Figura 9. Intervalos de Confianza (95%) para el coeficiente de intercambio de oxígeno entre el curso de agua y la atmósfera (i.e. coeficiente de reaireación, kO_2 en minutos^{-1}) para cada estación del año. Los números indican el límite inferior y superior del IC.

Estos valores de coeficiente de reaireación, obtenidos a partir de los datos generados en este proyecto, no se diferenciaron de los valores de coeficiente de reaireación estimados en otros trabajos, tales como Rasmussen et al. (2011) o Demars & Manson (2013), los cuales se obtuvieron a partir del análisis de sistemas en regiones frías con una amplia variación en el ciclo diario de temperatura. En cambio, nuestros resultados fueron mayores en un orden de magnitud a los

reportados en otra serie de análisis (e.g. Aristegi et al., 2009; Zahraeifard & Deng, 2012; Beaulieu et al., 2013; que reportan valores comprendidos entre 0,0008 y 0,14 min⁻¹).

El análisis de la sensibilidad de las estimaciones de metabolismo neto fue realizado a partir de valores de coeficiente de reaireación comprendidos entre el mínimo y el máximo calculados mediante el método de regresión nocturna (Kelly et al., 1974; Young et al., 2004).

Como se mencionó, se realizaron regresiones lineales (i.e. metabolismo neto en función de kO₂) para cada sistema en cada una de las estaciones del año 2012. En todos los casos, la pendiente de la regresión lineal entre el coeficiente de reaireación y el metabolismo neto (expresado en equivalentes de C) fue positiva (Fig. 10), lo que indica una proporcionalidad directa entre ambas estimaciones. Cabe destacar que esta prueba evalúa el modelo matemático subyacente a los cálculos y no implica mecanismos o respuestas biológicas particulares. En este sentido, pendientes de mayor magnitud indican una mayor sensibilidad, es decir, que un mismo cambio en la magnitud del coeficiente de reaireación implica, proporcionalmente, una mayor estimación de las emisiones de C como CO₂ respecto a un grupo de datos en el cual se observa una menor pendiente.

La prueba de comparación de pendientes rechazó la hipótesis nula de igualdad de pendientes ($\beta_1 = \beta_2 = \dots = \beta_8$), donde β_n representa la pendiente de la regresión entre el metabolismo neto y el coeficiente de reaireación del grupo n (i.e. de cada sistema en cada estación del año) ($\alpha=0,05$; g.l.= 7; F=4,08).

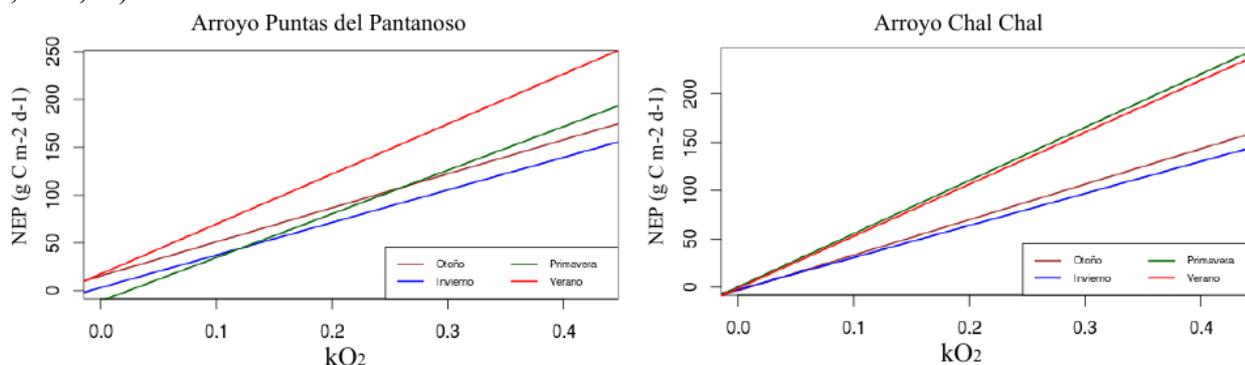


Figura 10. Regresiones lineales entre el metabolismo neto calculado a partir del coeficiente de intercambio de oxígeno con la atmósfera (reaireación) y este coeficiente en cada arroyo. El metabolismo neto se expresa como gramos de C emitidos por día por unidad de superficie (m²) del sistema. Colores: Marrón=Otoño; Azul = Invierno; Verde = Primavera y Rojo = Verano.

El test de comparación múltiple (Tukey HSD) indicó diferencias significativas en la sensibilidad entre estaciones del año, dentro de los sistemas (Tabla 8), sugiriendo en general una mayor sensibilidad en los meses cálidos. En el arroyo Puntas del Pantanoso (intensivo) la sensibilidad fue significativamente superior en verano respecto a otoño e invierno, mientras que la primavera mostró una sensibilidad similar a las demás estaciones del año ($p>0,05$). En el arroyo Chal Chal

(extensivo), las estimaciones de metabolismo neto fueron más sensibles a la estimación del coeficiente de intercambio con la atmósfera durante primavera y verano, que en otoño e invierno. No se detectaron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ambos sistemas al comparar la misma estación del año (Tabla 6).

Tabla 6. Valores de la pendiente de la regresión lineal entre el metabolismo neto estimado y el coeficiente de reaeración para cada sistema en cada estación del año. Se muestra también la clasificación del grado de sensibilidad según el test HSD- Tukey. N =6 en todos los casos.

Arroyo	Estación	Pendiente	R ²	Sensibilidad (Tukey)
Puntas del Pantanoso	Otoño	356,17	0,99	Baja-Moderada
	Invierno	340,73	0,99	Baja-Moderada
	Primavera	456,72	0,97	Moderada-Alta
	Verano	522,92	0,99	Alta
Chal Chal	Otoño	367,06	0,99	Baja-Moderada
	Invierno	331,61	0,99	Baja
	Primavera	550,65	0,99	Alta
	Verano	538,23	0,99	Alta

El valor mínimo del coeficiente de reaeración utilizado fue $kO_2=0,0027$ y el valor máximo $kO_2=0,43$. Los valores de pendiente se encontraron comprendidos entre un mínimo de 331,61, obtenido durante el invierno en el arroyo Chal Chal (extensivo), y un máximo de 550,65 obtenido durante la primavera en el mismo sistema.

En la práctica esto implicó que, en algunas estaciones del año 2012, se obtuvieron valores de metabolismo “mínimo” de un orden de magnitud menor al calculado originalmente y valores de metabolismo “máximo” de un orden de magnitud superior al original (e.g. Arroyo Chal Chal en otoño, invierno y primavera) (Tabla 7).

Tabla 7. Medias y desvío estándar de las estimaciones de metabolismo neto (NEP) en ambos arroyos en cada estación del año, expresado como $g C m^{-2} d^{-1}$. Se muestran las estimaciones de metabolismo obtenidas a partir del mínimo coeficiente de reaeración ($kO_2=0,0027$), el calculado según el método de regresión nocturna para cada una de las noches de los 8 ciclos de 24 horas analizados en cada sistema, en cada estación del año ($kO_2=NT$), y el máximo obtenido ($kO_2=0,43$).

Arroyo	Estación	Metabolismo \pm SD ($g C m^{-2} d^{-1}$)		
		$kO_2=0,0027$	$kO_2=NT$	$kO_2=0,43$
Puntas del Pantanoso	Otoño	15,8 \pm 8,1	39,1 \pm 16,9	168,6 \pm 53,4
	Invierno	5,4 \pm 2,5	19,6 \pm 5,7	149,8 \pm 40,1
	Primavera	11,6 \pm 7,1	29,8 \pm 3,5	189,8 \pm 24,5
	Verano	14,4 \pm 5,6	50,2 \pm 35,0	241,7 \pm 125,4
Chal Chal	Otoño	1,2 \pm 0,8	11,2 \pm 9,5	154,5 \pm 25,2
	Invierno	2,2 \pm 1,1	13,8 \pm 7,6	140,6 \pm 10,3
	Primavera	3,5 \pm 0,9	28,0 \pm 22,7	237,0 \pm 27,2
	Verano	8,0 \pm 9,8	42,3 \pm 20,5	238,6 \pm 22,4

Independientemente del valor de kO_2 , en todos los casos los sistemas reflejaron un comportamiento heterotrófico. Aunque no se generaron diferencias cualitativas sobre el comportamiento metabólico estimado, las distintas estimaciones del coeficiente de reaeración generaron diferencias cuantitativas importantes en las estimaciones de metabolismo en ambos sistemas en todas las estaciones del año.

Los valores del coeficiente de reaeración obtenidos en este estudio (que fueron de un orden de magnitud mayor a los obtenidos en otros estudios mencionados antes) son, posiblemente, la causa de los altos valores de respiración ecosistémica estimados.

Lagos

Comportamiento de las variables utilizadas en la estimación del metabolismo

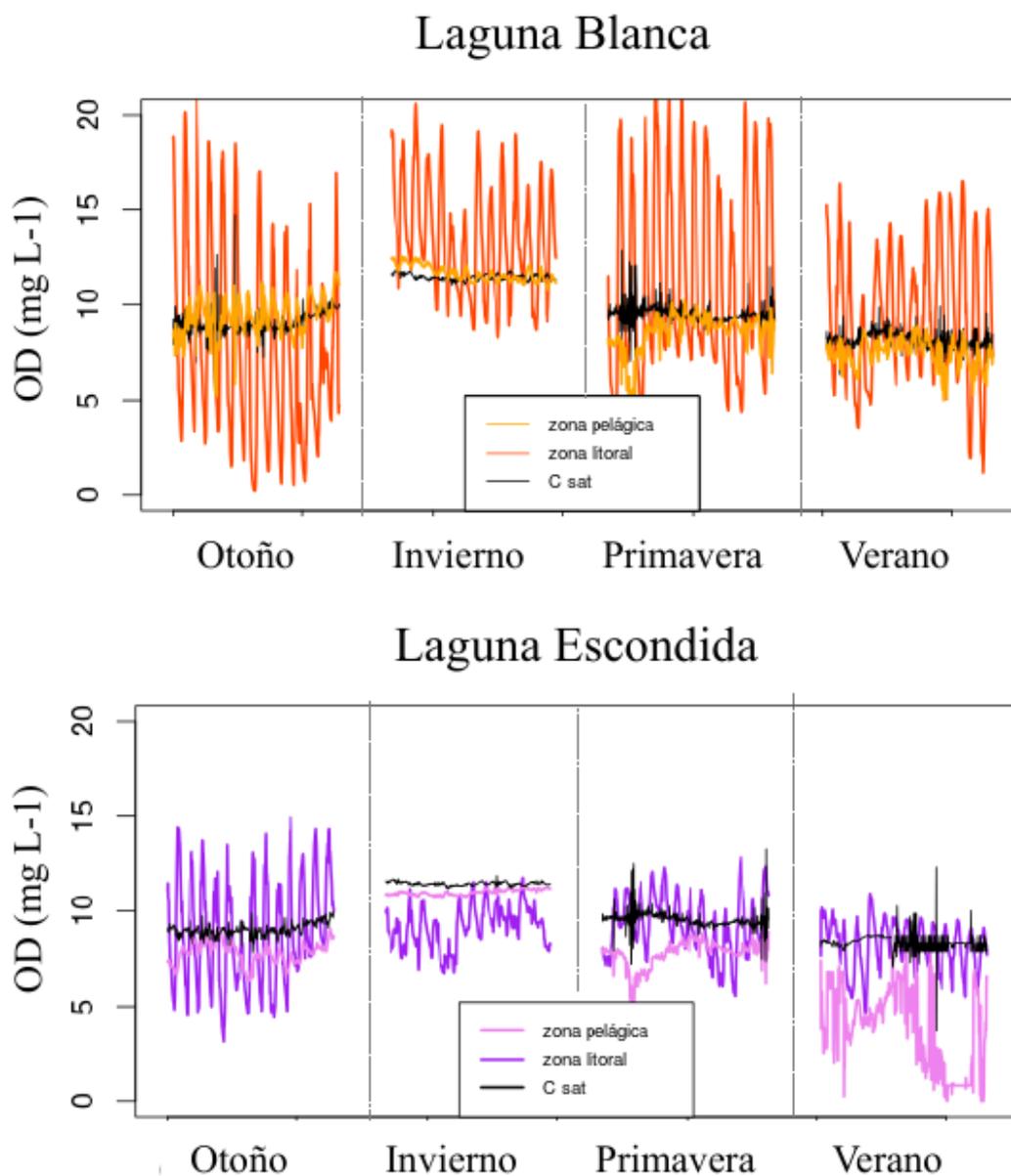


Figura 11. Concentración de oxígeno disuelto (mg L^{-1}), medido cada 15 minutos en ambos lagos, en los períodos de 14 días analizados para el metabolismo en cada una de las estaciones del año 2012. En colores claros (anaranjado en laguna Blanca y lila en laguna Escondida) se muestran los datos de la zona pelágica y en oscuros (rojo y violeta, respectivamente) los datos de la zona litoral.

En ambos sistemas se observó un comportamiento cíclico diario en la concentración de oxígeno disuelto, con un aumento en la concentración de oxígeno disuelto durante el día (efecto de la producción primaria) y un descenso durante la noche (efecto de la respiración ecosistémica) (Fig. 11). El ciclo diario, en muchos de los casos, incluyó momentos de sub-saturación y sobre-saturación de O_2 en el agua.

En promedio, la concentración de oxígeno disuelto osciló en torno a la concentración de saturación para la zona litoral, y un poco por debajo en la zona pelágica (Tabla 8). Esta fue en, general, similar a la reportada en otros trabajos (entre el 80% y 110% de saturación de oxígeno, Cole (2013)). Se observó, sin embargo, una clara excepción en verano de 2012 (i.e. principios de enero de 2013) en la Laguna Escondida, cuando se registró un evento de anoxia en la zona pelágica (Fig. 12). En este sistema también se observó un comportamiento relativamente errático de la concentración de oxígeno disuelto en la zona pelágica durante el final de la primavera y durante todo el verano (Fig. 11).

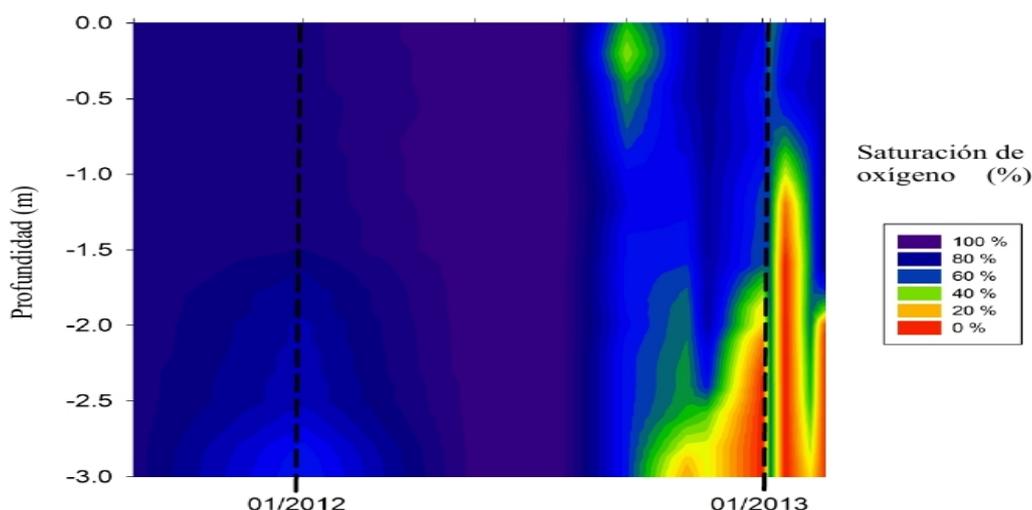


Figura 12. Concentración de oxígeno (expresada como % de saturación) en la columna de agua de la Laguna Escondida para el período 2011-2013. Los colores indican el porcentaje de saturación de oxígeno. Notar: en rojo el evento de anoxia mencionado en el texto (Meerhoff et al., 2013).

La temperatura del agua fue muy similar para ambos sistemas, tanto en la zona pelágica como en la zona litoral (Tabla 9). En este caso, los valores promedio fueron los esperados según el clima de la región (Laguna Blanca $18,56 \pm 6,33$ °C, y Laguna Escondida $18,03 \pm 5,99$ °C (media anual \pm SD)), ya que la menor temperatura se observó en invierno, temperaturas intermedias en otoño y primavera y las mayores temperaturas durante el verano (Tabla 9).

En cuanto al pH, la tendencia general fue de valores neutros y básicos. En Laguna Blanca el pH medio durante el año 2012, considerando la zona pelágica y litoral fue $8,25 \pm 0,30$ (media anual \pm SD) y en Laguna Escondida $7,41 \pm 0,52$ (media anual \pm SD).

En concordancia con lo esperado, se observaron diferencias en el comportamiento de las variables medidas entre la zona pelágica y litoral. En general, la variabilidad a escala diaria fue mayor en la zona litoral.

La mayor amplitud del ciclo diario en la concentración de oxígeno disuelto, indica tanto mayores tasas de producción como de consumo de oxígeno por unidad de volumen en la zona litoral. También se observó una mayor tendencia a la sobresaturación de oxígeno allí que en la zona pelágica (Tabla 8).

Tabla 8. Media y desvío estándar de la concentración de oxígeno disuelto (en mg L⁻¹ y % de saturación) en la zona pelágica y litoral de ambos sistemas a lo largo del año 2012.

Lago	Estación	Zona Pelágica (Media ± SD)		Zona Litoral (Media ± SD)	
		mg L ⁻¹	%	mg L ⁻¹	%
Laguna Blanca	Otoño	9,4 ± 1,0	104,0 ± 10,7	7,8 ± 5,0	88,9 ± 58,6
	Invierno	11,7 ± 0,4	101,6 ± 3,6	13,4 ± 2,9	119,0 ± 28,1
	Primavera	8,6 ± 1,0	90,7 ± 11,4	11,6 ± 4,9	127,4 ± 57,1
	Verano	7,5 ± 0,7	91,2 ± 8,8	9,6 ± 3,5	121,6 ± 48,1
Laguna Escondida	Otoño	7,8 ± 0,6	86,7 ± 6,8	8,9 ± 2,8	97,0 ± 30,8
	Invierno	11,0 ± 0,1	96,2 ± 1,4	9,2 ± 1,1	80,4 ± 9,8
	Primavera	7,8 ± 0,7	81,8 ± 9,0	9,3 ± 1,5	99,3 ± 19,1
	Verano	3,8 ± 2,1	45,5 ± 26,0	8,2 ± 1,2	120,6 ± 48,1

El pH también fue más variable en la zona litoral que en la zona pelágica, aunque también se observaron diferencias entre sistemas. En Laguna Blanca, las variaciones en el pH de la zona pelágica se encontraron comprendidas dentro del rango de variación observado en la zona litoral, y el pH promedio fue, en general, mayor en la zona litoral que en la pelágica (con excepción de otoño de 2012). En Laguna Escondida, el pH durante invierno y verano fue marcadamente diferente entre la zona pelágica y litoral (Fig. 13). En invierno, el pH registrado fue, en promedio, una unidad mayor en la zona pelágica, mientras que durante el verano el patrón observado fue inverso, lo que posiblemente estuvo asociado al evento de anoxia registrado durante esta estación en aguas abiertas.

Tabla 9. Media y desvío estándar de los valores de pH y temperatura (°C) del agua registrados en ambos hábitats en cada uno de los lagos a lo largo del año 2012.

Lago	Estación	Zona Pelágica (Media ± SD)		Zona Litoral (Media ± SD)	
		pH	Temperatura(°C)	pH	Temperatura(°C)
Laguna Blanca	Otoño	8,5 ± 0,8	20,2 ± 1,7	8,3 ± 0,8	20,7 ± 2,3
	Invierno	8,1 ± 0,1	9,3 ± 0,5	8,4 ± 0,7	9,8 ± 1,0
	Primavera	7,9 ± 0,2	17,9 ± 0,9	8,6 ± 0,9	19,1 ± 1,8
	Verano	7,8 ± 0,2	25,5 ± 1,5	8,4 ± 0,8	25,7 ± 2,7
Laguna Escondida	Otoño	7,5 ± 0,2	20,4 ± 1,3	7,5 ± 0,8	19,6 ± 2,3
	Invierno	8,0 ± 0,1	9,4 ± 0,3	7,0 ± 0,1	9,4 ± 0,8
	Primavera	7,2 ± 0,1	17,9 ± 0,9	7,4 ± 0,5	18,1 ± 2,0
	Verano	6,4 ± 0,4	24,0 ± 1,2	7,8 ± 0,6	25,7 ± 2,7

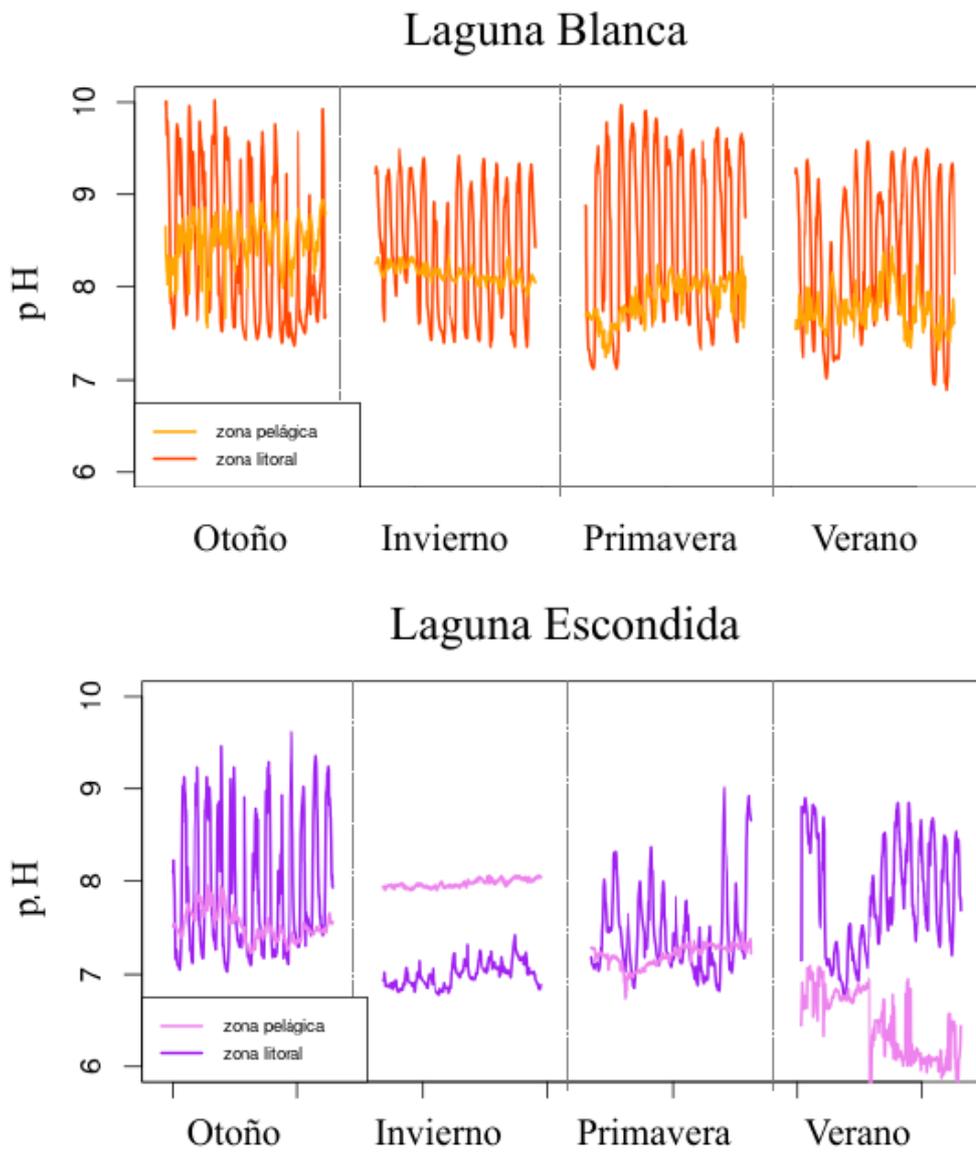


Figura 13. pH, medido cada 15 minutos durante los 14 días analizados en cada una de las estaciones del año 2012. En colores claros (anaranjado en Laguna Blanca y lila en Laguna Escondida) se muestra los datos de la zona pelágica y en oscuros (rojo y violeta, respectivamente) los datos de la zona litoral.

Comportamiento metabólico, según el método de variación en el oxígeno disuelto

A igual que en los arroyos, se obtuvieron varios resultados que carecían de sentido biológico (i.e. producción de oxígeno como consecuencia de la respiración y/o producción primaria que implicaba consumo); reflejados respectivamente en valores negativos de producción primaria durante el día y positivos durante la noche, cuando no debería haber producción de O₂.

Se analizó de manera exhaustiva el comportamiento de cada una de las variables, posibles fallas en los sensores y la metodología, y no fue posible identificar la o las causas de estas estimaciones incongruentes.

En este caso, se consideró como la opción más parsimoniosa el sustituir los valores que no tenían sentido biológico por el promedio de la variable respectiva (GPP o RE) en cada sistema durante la estación en cuestión, y posteriormente se re-calculó el metabolismo de ese día como $NEP = GPP + RE$ (Tabla 10).

Tabla 10. Detalle de la proporción de días en que los valores de producción primaria (GPP) y de respiración ecosistémica (RE) de la zona pelágica y litoral fueron sustituidos por el valor promedio del grupo, debido a que no eran biológicamente posibles. En todos los casos se expresa la proporción sobre un total de 14 días (i.e. 1 = 14 días).

Lago	Estación	Zona Pelágica		Zona litoral	
		GPP	RE	GPP	RE
Laguna Blanca	Otoño	0,28	0,35	-	-
	Invierno	-	-	-	-
	Primavera	0,42	0,21	-	-
	Verano	0,14	0,21	-	-
Laguna Escondida	Otoño	-	0,07	-	-
	Invierno	0,14	0,14	-	-
	Primavera	0,42	-	-	-
	Verano	0,71	0,35	-	0,07

Como se mencionó en la sección metodología, se utilizaron tres expresiones distintas de comportamiento metabólico (1. g O₂ m⁻² d⁻¹; 2. transformación del metabolismo neto a gramos de C considerando un único coeficiente de transformación aplicado sobre el metabolismo neto y 3. transformación a gramos de carbono dividiendo por el coeficiente correspondiente a la producción primaria bruta (1,2) y por su correspondiente a la respiración ecosistémica (0,85)).

En algunas estimaciones se observaron diferencias cualitativas en el comportamiento metabólico neto al aplicar las diferentes transformaciones mencionadas (Fig. 14). Se observó una mayor similitud entre el método original (en gramos de oxígeno) y la transformación realizada sobre la estimación final de metabolismo neto a unidades de carbono (columna 2 en Fig.14). Sin embargo, en la amplia mayoría de los trabajos en los cuales se realiza la transformación a unidades de carbono (e.g. Grace & Imberger 2006; Bott, 2006), la transformación se realiza de manera

independiente sobre la producción primaria bruta y la respiración ecosistémica, para luego a partir de la suma de ambos parámetros, estimar el metabolismo neto.

Dado ésto, y considerando la recomendación de uno de los investigadores más experimentados en el tema (T. Bott, *com. pers.*), se optó por realizar la transformación a unidades de carbono según el tercer método. Es importante considerar que la transformación utilizada, dada la diferencia entre ambos coeficientes (i.e. 0,85 vs 1,2), aumenta el carácter heterotrófico del comportamiento metabólico neto estimado, tanto respecto de la metodología original como de la transformación practicada sobre el metabolismo neto (Fig. 14, ver fila 1 vs fila 3). Sin embargo, utilizar esta transformación hace posible la comparación de resultados con otros análisis que utilizan la misma transformación, y con las estimaciones de metabolismo neto realizadas a partir de la metodología de modelos de difusión de film.

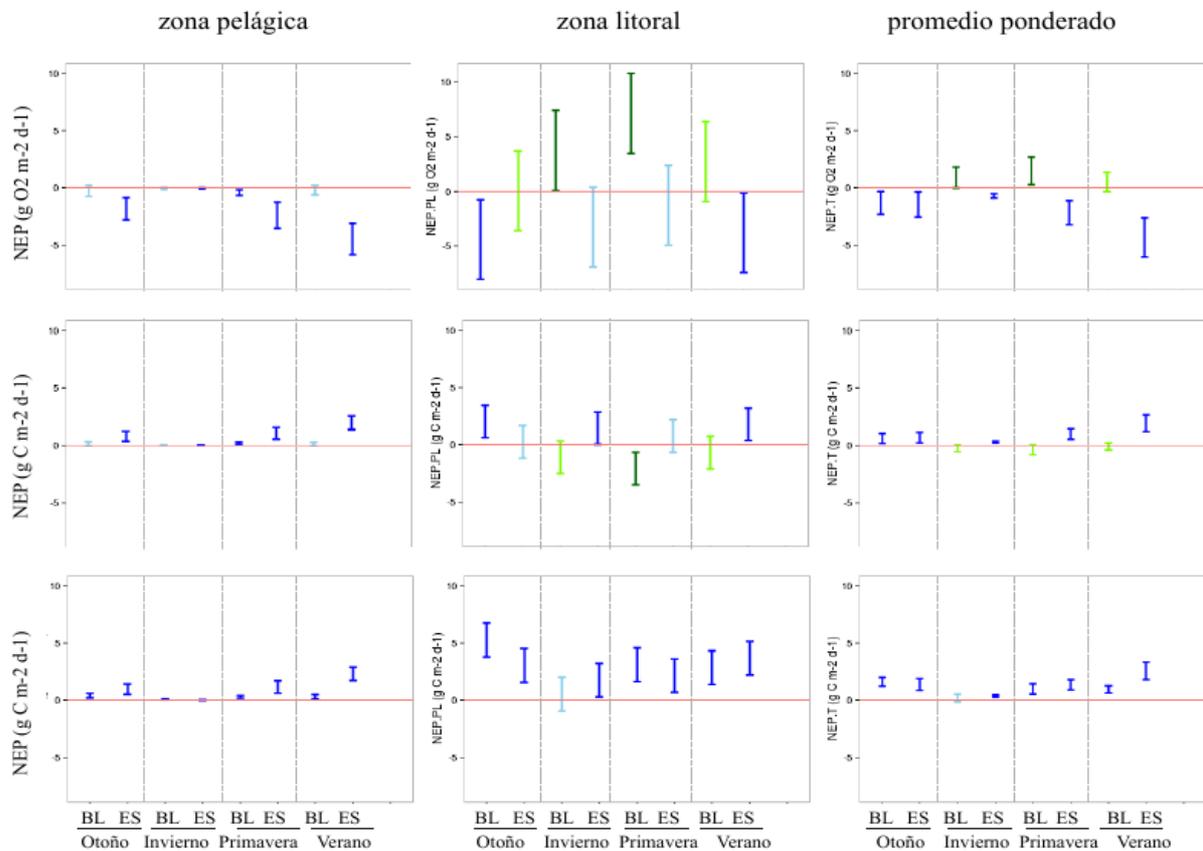


Figura 14. Estimaciones de metabolismo neto en cada estación del año 2012 en Laguna Blanca (BL) y Laguna Escondida (ES), según el método de variación de oxígeno. Se observan los intervalos de confianza (95%) de las estimaciones del comportamiento metabólico en la zona pelágica (columna 1), la zona litoral (columna 2) y metabolismo neto estimado a partir del promedio ponderado de ambas zonas (columna 3). Las estimaciones fueron expresadas por unidades de superficie del sistema en todos los casos. La fila 1 representa el metabolismo expresado en unidades de oxígeno ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (obtenido directamente según el método de variación en el oxígeno disuelto). La fila 2 muestra las mismas estimaciones transformadas a gramos de C utilizando un único coeficiente de transformación aplicado sobre el metabolismo neto ($\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y la tercera fila representa el metabolismo neto ($\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), obtenido a partir de la suma de las estimaciones de GPP y RE previamente transformadas a unidades de C (i.e. aplicando un coeficiente diferente para GPP y para RE). Los códigos de colores representan el comportamiento metabólico según la clasificación de Cremona et al. (2014) (Verde = autotrofia, verde claro = probablemente autotrofia; azul claro = probablemente heterotrofia y azul oscuro = heterotrofia). Es importante considerar que el sentido de las gráficas es inverso para oxígeno y carbono. En el caso de oxígeno, los valores positivos indican autotrofia y los negativos heterotrofia, en el caso del carbono el sentido es inverso.

Comportamiento metabólico de la zona pelágica.

Como ya fue mencionado, la mayoría de los trabajos de estimación de metabolismo neto se basan en datos obtenidos a partir de una única sonda en la zona pelágica (e.g. Tsai et al., 2008; Cremona et al., 2014). Con el objetivo de evaluar posibles diferencias en las estimaciones del comportamiento metabólico de lagos, obtenidos de la manera clásica (i.e. una sonda en la zona pelágica) y aquellas realizadas mediante la incorporación de la heterogeneidad espacial (a través de al menos dos sondas, ubicadas en diferentes hábitats del sistema) se realizó el análisis de comportamiento metabólico utilizando datos obtenidos en la zona pelágica. Según el análisis del comportamiento metabólico en la zona pelágica se observó que al menos un sistema, en una de las estaciones del año tuvo varianza diferente al resto (Test Fligner-Killeen, g.l. = 7, $p < 0,001$). El modelo seleccionado para el análisis incluyó un término de interacción entre los factores “estación del año” y “lago” (Anexo 5).

La zona pelágica de ambos sistemas tuvo un comportamiento de emisión neta de C (en CO₂) a escala anual (i.e. considerando las 4 estaciones del año), observándose, también en este caso, un predominio de la respiración ecosistémica frente a la producción primaria (Fig. 15).

Sin embargo, se detectaron diferencias significativas ($F = 48,29$; g.l.=107; $p < 0,001$) en la cantidad de CO₂ emitido entre ambos lagos. De acuerdo a lo que esperábamos de manera teórica, i.e. una mayor captura de C en el sistema con mayor carga de nutrientes (Laguna Blanca), las emisiones de C de Laguna Blanca desde la zona pelágica ($0,26 \pm 0,28$ g C m⁻² d⁻¹ (media \pm SD)) fueron, a escala anual, menores a las de Laguna Escondida ($1,12 \pm 0,87$ g C m⁻² d⁻¹). La respiración ecosistémica, a escala anual, fue significativamente mayor ($F = 34,96$; g.l.=104; $p < 0,001$) en Laguna Escondida ($1,47 \pm 0,94$ g C m⁻² d⁻¹), que en Blanca ($0,66 \pm 0,41$ g C m⁻² d⁻¹).

A escala estacional, se mantuvo la tendencia a mayores emisiones de C en Laguna Escondida ($F = 9,70$; g.l.=107; $p < 0,002$ y $F = 41,38$; g.l.=107; $p < 0,001$, para primavera y verano respectivamente). Durante otoño e invierno no se observaron diferencias significativas ($p = 0,05$) en las emisiones netas de C entre ambos sistemas, aunque en otoño, el análisis de los intervalos de confianza (95%) de metabolismo neto sugiere que hubo mayores emisiones en Laguna Escondida, mientras que sólo en invierno la tendencia fue la opuesta (i.e. tendencia a mayor emisión en Blanca, Fig. 15).

En general, la actividad metabólica (entendida como la magnitud de la captura y emisión de C, producto de la fotosíntesis y respiración ecosistémica, respectivamente) fue mayor en Laguna

Blanca que en Laguna Escondida (Tabla 11). En línea con la hipótesis planteada, Laguna Blanca fue significativamente más productiva (mayor GPP) que Laguna Escondida durante otoño ($F=10,74$; g.l.=104; $p=0,001$) e invierno ($F=51,11$; g.l.=104; $p<0,001$) (Fig. 16). Esto no ocurrió durante el verano, cuando tanto la producción primaria ($F=7,58$; g.l.=104; $p<0,01$) como la respiración ecosistémica ($F=47,24$; g.l.=104; $p<0,001$) fueron mayores en Laguna Escondida. En ambos sistemas, las emisiones netas de C fueron mínimas en invierno, aunque fueron mayores en Laguna Blanca que en Laguna Escondida ($F=6,66$; g.l.=104; $p=0,01$). En primavera la producción primaria fue similar en ambas lagunas, aunque la respiración ecosistémica (y emisión neta de C) fue significativamente mayor en Laguna Escondida (Figs. 15 y 16).

La menor producción primaria bruta ($0,02 \pm 0,01$ g C m^{-2} d^{-1}) y respiración ecosistémica ($0,04 \pm 0,02$ g C m^{-2} d^{-1}), eran esperables en el sistema con menor carga de nutrientes (Laguna Escondida) y durante el invierno. Entre otoño y primavera no se detectaron diferencias significativas ($p>0,05$) en la captura ni en la emisión de C en Laguna Escondida, a causa de lo cual el comportamiento metabólico de emisión neta de C fue similar en ambas estaciones del año (Tabla 11). Durante el verano la captura de C en Laguna Escondida fue muy alta ($0,82 \pm 0,24$ g C m^{-2} d^{-1}), lo que fue sobrecompensado por una altísima respiración ecosistémica ($3,13 \pm 1,12$ g C m^{-2} d^{-1}) durante esa estación del año.

El comportamiento metabólico neto en Laguna Blanca fue indistinguible estadísticamente ($p>0,05$) durante otoño, primavera y verano. Aunque sí se detectaron diferencias estacionales ($p<0,05$) en la GPP, que fue intermedia durante primavera ($0,25 \pm 0,22$ g C m^{-2} d^{-1}), y máxima durante el otoño ($0,67 \pm 0,27$ g C m^{-2} d^{-1}) y verano ($0,52 \pm 0,18$ g C m^{-2} d^{-1}). También se detectaron diferencias significativas en las estimaciones de la emisión de C por respiración, las cuales fueron máximas en otoño ($1,06 \pm 0,50$ g C m^{-2} d^{-1}) (indistinguibles estadísticamente del verano, pero sí mayores a las de invierno y primavera; $p=0,05$).

En línea con la hipótesis planteada, Laguna Blanca fue significativamente más productiva (mayor GPP) que Laguna Escondida durante otoño ($F=10,74$; g.l.=104; $p=0,001$) e invierno ($F=51,11$; g.l.=104; $p<0,001$) (Fig. 16). Esto no ocurrió durante el verano, cuando la producción primaria ($F=7,58$; g.l.=104; $p<0,01$) y la respiración ecosistémica ($F=47,24$; g.l.=104; $p<0,001$) fueron mayores en Laguna Escondida.

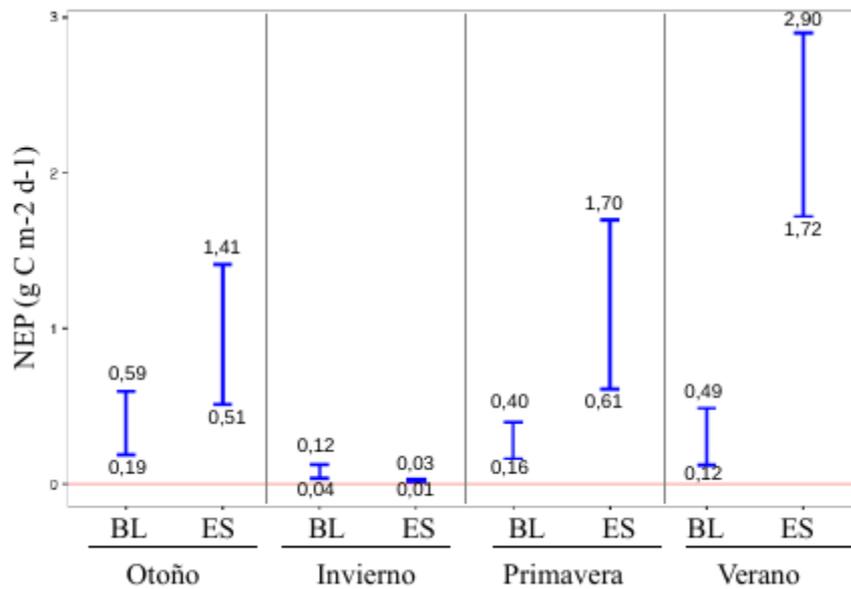


Figura 15. Intervalos de Confianza (95%) para el metabolismo estimado ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) de la zona pelágica para cada estación del año 2012 en ambos lagos. El color indica el comportamiento cualitativo (Azul oscuro=Heterotrofia). Los números indican el límite inferior y superior del IC. Códigos: BL=Lagoa Blanca; ES=Lagoa Escondida.

Promediando ambos lagos, la producción primaria bruta fue mínima y significativamente menor (contrastes pareados, $p=0,05$) durante el invierno ($0,09 \pm 0,05 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). La captura de C en primavera ($0,24 \pm 0,17 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) fue menor a la estimada para otoño ($F=26,32$; g.l.=104; $p<0,001$) y verano ($F=46,54$; g.l.=104; $p<0,001$) (Tabla 11).

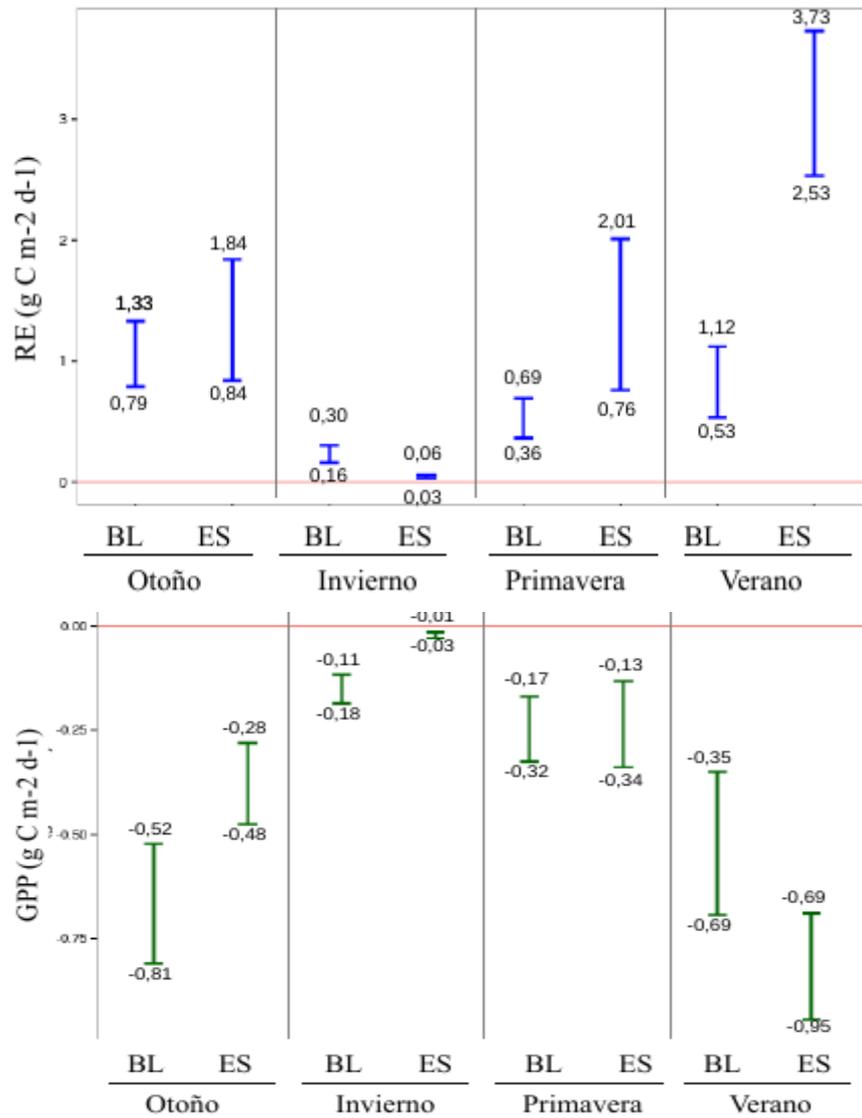


Figura 16. Intervalos de Confianza (95%) estimados para la respiración ecosistémica (arriba) y la producción primaria bruta (abajo) ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) de la zona pelágica para cada estación del año en ambos lagos. Los colores indican el comportamiento metabólico cualitativo (Verde oscuro= Heterotrofia, Azul oscuro= Autotrofia). Los números indican el límite inferior y superior del IC. Códigos: BL=Laguna Blanca; ES=Laguna Escondida.

En resumen, según la metodología y transformación utilizadas, en la zona pelágica de ambos sistemas hubo un predominio de la respiración ecosistémica sobre la producción primaria generando que el comportamiento neto fuera de emisión de C. El efecto del sistema fue significativo para todos los componentes del comportamiento metabólico, observándose diferencias a escala anual entre lagos, en línea con la hipótesis planteada de una menor emisión de carbono en los sistemas con mayor carga de nutrientes. También hubo un fuerte componente estacional, que concuerda parcialmente con lo esperado de manera teórica. Los efectos fueron más notorios en los dos procesos componentes del metabolismo (i.e. GPP y RE), pero en muchos de los casos estos efectos fueron compensados al estimar el metabolismo neto.

Comportamiento metabólico a escala de todo el lago

El metabolismo neto de los lagos se obtuvo a partir del promedio del comportamiento metabólico ponderado según el área ocupada (determinada mediante muestreo de % PVI, “submerged plant volume inhabited”, Canfield et al., 1984) en cada sistema, por la zona pelágica y la zona litoral. En Laguna Blanca, la zona pelágica corresponde al 75% y la zona litoral al 25% del área total, mientras que en Laguna Escondida, la zona pelágica es el 80% y la zona litoral el 20% del área total.

En el análisis de metabolismo neto utilizando dos estaciones de muestreo, al igual que en la zona pelágica, se observó una interacción significativa entre los factores “estación del año” y “lago”, por lo cual el modelo que se utilizó fue:

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha_i\beta_j + \varepsilon_{ij}$$

Utilizando la transformación elegida, al igual que en el análisis de la zona pelágica, el comportamiento metabólico de ambos sistemas a escala anual fue de emisión neta de C (comportamiento heterotrófico). La incorporación de la zona litoral para la estimación de metabolismo generó aumentos en las estimaciones de la emisión de C en ambos sistemas, sin embargo, las emisiones por unidad de superficie aumentaron considerablemente más en Laguna Blanca que en Laguna Escondida. En este sentido, si bien se detectaron diferencias significativas entre ambos sistemas a escala anual ($F= 9,08$; g.l.=107; $p<0,01$), éstas fueron menores a las observadas en la zona pelágica.

Las emisiones de C estimadas en Laguna Escondida fueron de $1,42 \pm 0,98 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (media anual \pm SD), mientras que Laguna Blanca emitió $0,93 \pm 0,70 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. La diferencia en el comportamiento metabólico anual, sin embargo, fue principalmente consecuencia de las diferencias significativas en las emisiones de C estimadas para verano (Fig. 17).

En concordancia con lo esperado, se observó una mayor actividad metabólica (i.e. fijación de C por fotosíntesis y emisión por respiración) al considerar la zona litoral en las estimaciones de comportamiento metabólico en ambos sistemas.

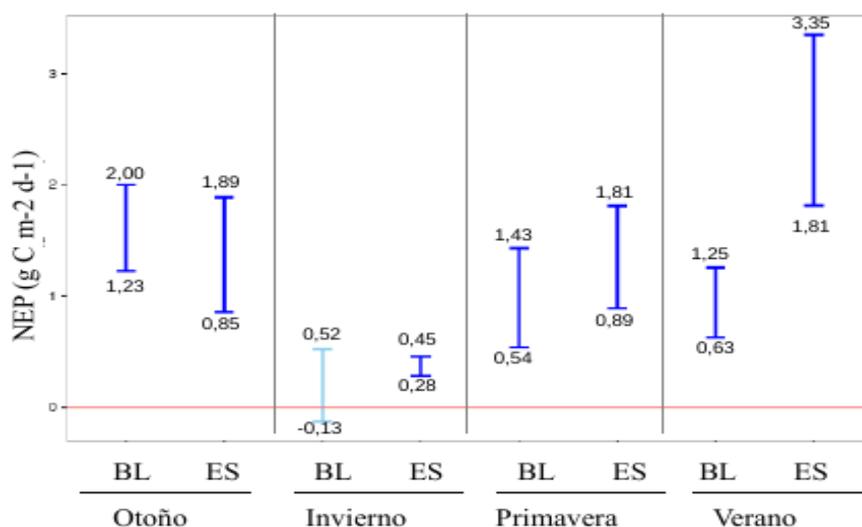


Figura 17. Intervalos de Confianza (95%) estimados para el metabolismo neto ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) del lago, considerando la importancia relativa de la zona pelágica y litoral para cada estación del año en ambos lagos. Los colores indican el comportamiento metabólico cualitativo (Azul oscuro=Heterotrofia; Azul claro=Probablemente heterotrofia). Los números indican el límite inferior y superior del IC. Códigos: BL=Laguna Blanca; ES=Laguna Escondida.

En este sentido, si bien durante gran parte del año el balance metabólico neto fue similar entre sistemas, las principales diferencias fueron detectadas en los componentes del comportamiento metabólico (i.e. GPP y RE) (Fig. 18). La producción primaria bruta y la respiración ecosistémica en Laguna Blanca fueron significativamente mayores a las estimadas en Laguna Escondida en casi todas las estaciones del año (contrastes pareados, $p=0,05$), balanceando así el metabolismo neto de ambos sistemas. En verano, en cambio, la respiración ecosistémica fue similar en ambas lagunas. Aunque la tendencia a una mayor respiración en Laguna Escondida se mantuvo en la zona litoral, la alta respiración ecosistémica estimada durante el evento de anoxia compensó la diferencia entre ambos sistemas, generando que el comportamiento neto de Laguna Escondida en verano fuera de mayor emisión de C que lo estimado para Laguna Blanca.

En invierno se observó una disminución, aunque no estadísticamente significativa, del carácter heterotrófico (en relación al análisis de la zona pelágica) en Laguna Blanca (comportamiento del sistema “probablemente heterotrófico” según la clasificación de Cremona et al., 2014). La incorporación de la zona litoral generó en este caso un aumento de la producción primaria bruta (aproximadamente 10 veces la de la zona pelágica) mayor que el aumento en la respiración ecosistémica (aproximadamente 8 veces mayor a la estimada en la zona pelágica). En Laguna Escondida en invierno se observó la menor actividad metabólica, siendo mínimas tanto la producción primaria bruta ($0,17 \pm 0,11 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), como la respiración ecosistémica ($0,54 \pm 0,22 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

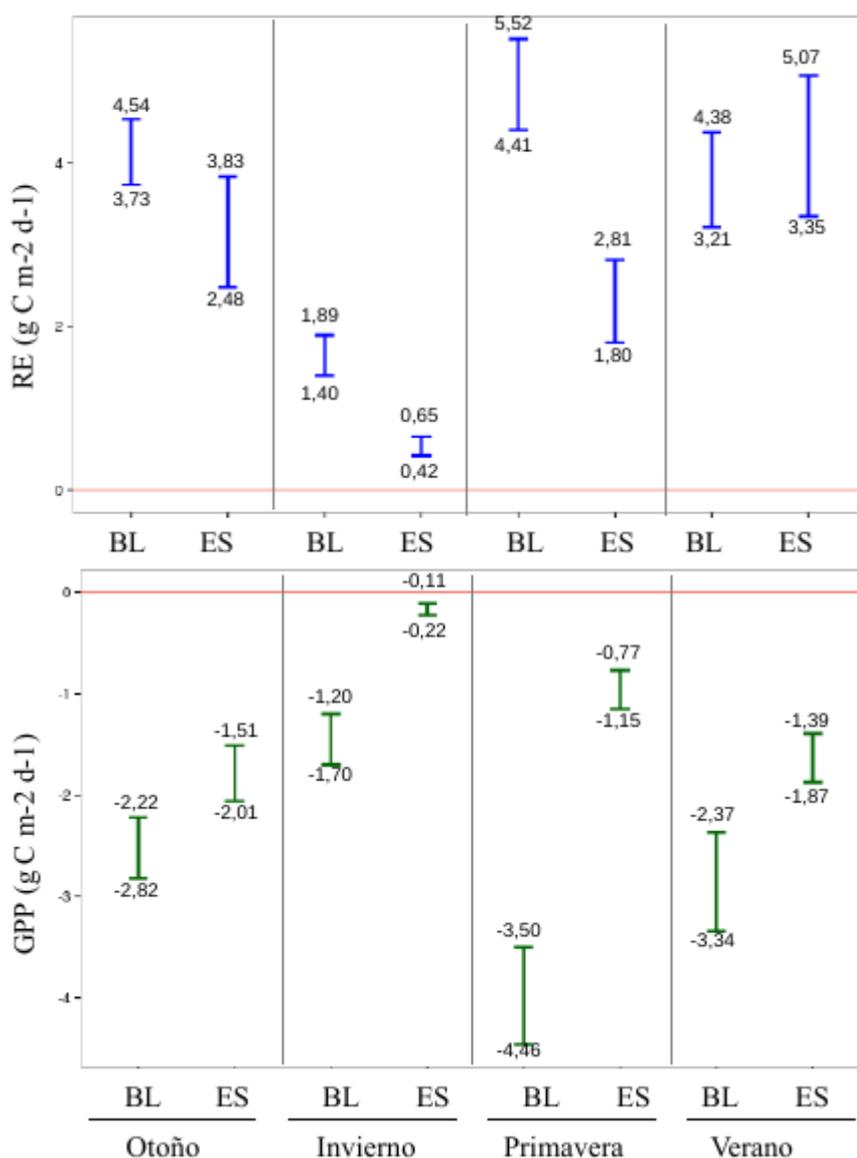


Figura 18. Intervalos de Confianza (95%) estimados para la respiración ecosistémica (arriba) y la producción primaria bruta (abajo) ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) del promedio ponderado de la zona pelágica y litoral (ver texto), para cada estación del año en ambos lagos. Los colores indican el comportamiento metabólico cualitativo (Azul oscuro= Heterotrofia; Verde oscuro = Autotrofia). Los números indican el límite inferior y superior del IC. Códigos: BL= Lagoa Blanca; ES = Lagoa Escondida.

La mayor actividad metabólica a nivel de todo el ecosistema fue la estimada para Lagoa Blanca durante la primavera. En primavera, la captura de C por parte de los productores primarios fue de $3,98 \pm 0,90 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ y las emisiones de C por respiración fueron de $4,96 \pm 1,04 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$.

En resumen, en esta estimación ponderando distintos hábitats de los lagos, no se observó un efecto claro de la carga de nutrientes sobre el metabolismo neto. Sin embargo, el sistema con mayor carga de nutrientes resultó ser más activo metabólicamente, evidenciando tanto una mayor fijación de carbono por fotosíntesis, como una mayor respiración por autótrofos y heterótrofos. Se observó un efecto estacional sobre todos los componentes del metabolismo, que reflejó una menor actividad

metabólica y menores emisiones de C durante el invierno. La incorporación de la zona litoral, utilizando la transformación seleccionada de unidades de oxígeno a unidades de carbono, hace que el comportamiento metabólico neto sea de mayor emisión de carbono que si consideráramos únicamente la zona pelágica.

Cabe destacar, sin embargo, que si se hubiera optado por mantener las unidades de oxígeno las conclusiones obtenidas sobre comportamiento metabólico, serían diferentes (Fig. 14). En particular, el comportamiento cualitativo de Laguna Blanca sería de captura de C (i.e. comportamiento autotrófico) en lugar de emisión.

Tabla 11. Media y desvío estándar de las estimaciones de metabolismo neto (NEP) según el método de variación en el oxígeno disuelto, en la zona pelágica y considerando la zona pelágica y litoral (Promedio ponderado), unidades $g\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$. N= número de días usados para el análisis =14 en todos los casos. Notar los bajos valores de las emisiones de CO_2 respecto de las estimaciones en arroyos (Tabla 5).

Lago	Estación	Zona Pelágica	Zona pelágica + litoral
		Media \pm SD	Media \pm SD
Laguna Blanca	Otoño	0,39 \pm 0,38	1.61 \pm 0,73
	Invierno	0,08 \pm 0,08	0,20 \pm 0,62
	Primavera	0,28 \pm 0,22	0,99 \pm 0,84
	Verano	0,30 \pm 0,09	0,94 \pm 0,59
Laguna Escondida	Otoño	0,96 \pm 0,85	1,37 \pm 0,98
	Invierno	0,02 \pm 0,02	0,37 \pm 0,16
	Primavera	1,15 \pm 1,02	1,35 \pm 0,87
	Verano	2,31 \pm 1,11	2,58 \pm 1,45

Comportamiento metabólico, según el modelo de difusión de film

Flujo neto de carbono en la zona pelágica

La metodología de Trolle et al. (2012) y Jeppesen et al. (2015) permite estimar el flujo neto de CO₂ entre el cuerpo de agua y la atmósfera, pero no la magnitud de cada uno de los procesos involucrados. En este sentido, no es posible evaluar la actividad metabólica a partir de sus componentes (i.e. producción primaria bruta y respiración ecosistémica), pero sí realizar comparaciones con las estimaciones de emisión de C como CO₂ obtenidas a partir de la metodología de variación en el oxígeno disuelto presentada en la sección anterior.

En este caso, las estimaciones de flujo se obtienen directamente en gramos de carbono por unidad de superficie del lago, por lo cual no es necesario realizar ninguna transformación de los datos. Se realizó la selección de modelos según AIC y el modelo seleccionado incluyó un término de correlación entre días consecutivos, término de interacción entre los factores “lago” y “estación del año” ($p < 0,05$; Anexo 5) y heterogeneidad de varianza (Test Fligner-Killeen, $g.l.=7$, $p < 0,001$).

Por convención, al igual que en las estimaciones de metabolismo, el flujo se consideró positivo si el C va desde la superficie del agua hacia la atmósfera, representando emisión neta de C (i.e. heterotrofia), y viceversa, flujos negativos implican autotrofia o captura neta de C.

Según esta metodología, considerando la zona pelágica ambos sistemas también se comportaron como fuente de C hacia la atmósfera (metabolismo heterotrófico). A igual que lo concluido según la metodología de variación en el oxígeno disuelto, a escala anual las emisiones de C en Laguna Blanca ($0,56 \pm 0,13 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) fueron significativamente menores que las de Laguna Escondida ($6,31 \pm 5,02 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) ($F=18,19$; $g.l.=104$; $p < 0,001$). Sin embargo, ambas estimaciones fueron mayores a las obtenidas según el método de variación en el oxígeno disuelto.

En Laguna Blanca, el patrón estacional observado mediante este método difirió del observado según la metodología de variación en el oxígeno disuelto. Laguna Blanca tuvo un comportamiento heterotrófico (emisión neta de C como CO₂) en invierno y verano (Fig. 19), siendo mayores las emisiones en verano ($F=8,55$; $g.l.=104$; $p=0,02$). En otoño y primavera, en cambio, el comportamiento fue “probablemente heterotrófico” (según la clasificación de Cremona et al., 2014) (Tabla 12).

El patrón estacional en Laguna Escondida fue, en cambio, similar según ambas metodologías. El comportamiento fue heterotrófico durante todas las estaciones del año, menos en otoño (Fig. 19), cuando fue “probablemente heterotrófico”. Las emisiones de C durante el otoño, invierno y primavera no difirieron significativamente. En cambio, durante el verano las emisiones de C ($21,32 \pm 19,45 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) fueron significativamente mayores (y más variables) que en cualquiera de los otros “períodos” (Fig. 19).

La relación entre las estimaciones de flujo de carbono según esta metodología y el pH del agua, siguió una relación de potencia ($1 \times 10^6 \text{ pH}^{-11,32}$; $R^2=0,82$), similar a la reportada por Trolle et al., 2012. Considerando que el evento de anoxia registrado en la zona pelágica de Laguna Escondida en verano de 2012 tuvo un efecto muy fuerte sobre el pH (Tabla 12), era esperable que las estimaciones de flujo fueran significativamente diferentes en esta estación respecto de todas las demás estimaciones.

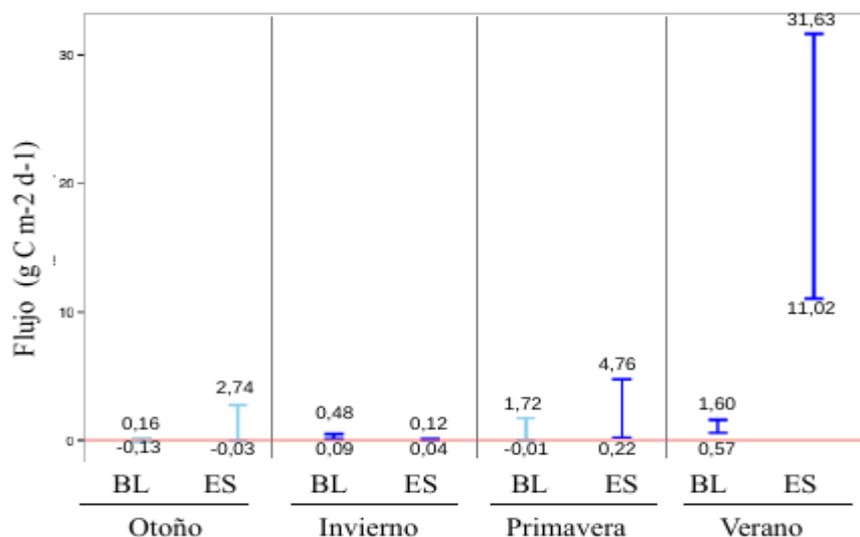


Figura 19. Intervalos de Confianza (95%) del flujo neto ($\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) en la zona pelágica en cada estación del año, según el modelo de difusión de film. Los colores indican el comportamiento (Azul oscuro= Heterotrofia; azul claro = Probablemente heterotrofia). Códigos: BL= Laguna Blanca; ES = Laguna Escondida.

Flujo neto de carbono a escala de todo el lago

Las estimaciones de metabolismo a partir de este modelo de difusión de film generaron intervalos de confianza más amplios que los obtenidos según la metodología de variación en el oxígeno disuelto. También con este modelo (difusión de film), al considerar la heterogeneidad espacial, ambos sistemas mostraron una clara tendencia a la heterotrofia (Fig. 20), sin diferencias significativas con el comportamiento anual de la zona pelágica ($p=0,05$).

También en este caso, las emisiones de C a escala anual fueron menores en Laguna Blanca ($0,59 \pm 1,09 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) que en Laguna Escondida ($5,25 \pm 7,17 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) ($F=23,12$; g.l.=104; $p<0,001$).

En Laguna Blanca las emisiones de C a partir del promedio ponderado no fueron estadísticamente ($p=0,05$) diferentes a las de la zona pelágica, aunque la tendencia fue a mayores emisiones de C en la zona litoral en otoño e invierno y a menores en primavera y verano. En Laguna Escondida, en cambio, las emisiones de C de la zona litoral fueron mayores a las de la zona pelágica únicamente en invierno. La incorporación de la zona litoral en las estimaciones de flujo neto de carbono disminuyó (aunque no significativamente) el carácter heterotrófico en primavera y verano (Tabla 12).

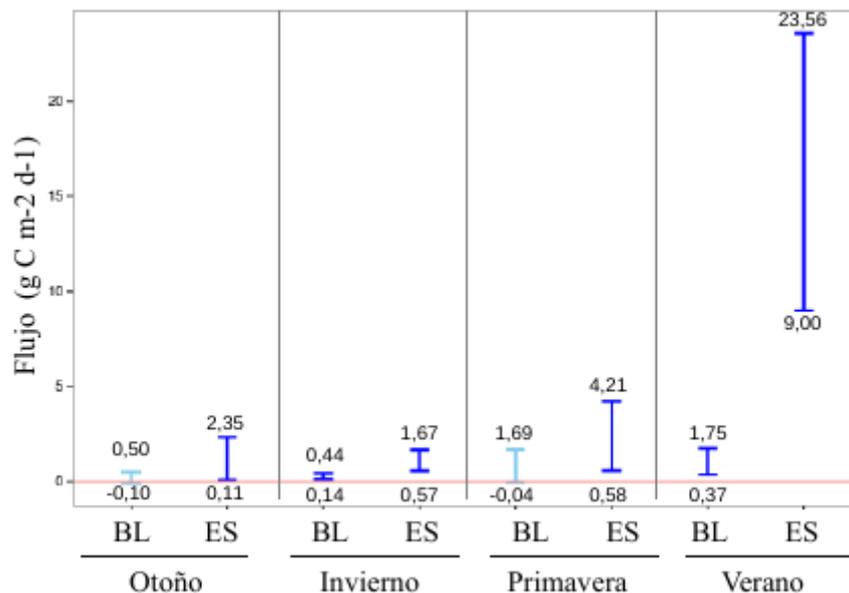


Figura 20. Intervalos de Confianza (95%) para el metabolismo neto a nivel del ecosistema ($\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (considerando el promedio ponderado de la superficie ocupada por aguas abiertas (80% Laguna Blanca y 75% Escondida) y la zona de macrófitas (20% Laguna Blanca y 25% Laguna Escondida)) en cada estación del año, de acuerdo al modelo de flujo de C. Los colores indican el comportamiento (Azul oscuro = Heterotrofia; Azul claro = Probablemente heterotrofia). Códigos: BL= Laguna Blanca; ES = Laguna Escondida.

En Laguna Blanca no se observaron diferencias significativas entre las diferentes estaciones del año (Tabla 12), y como era de esperar, en Laguna Escondida la estación que se diferenció sustancialmente del resto en cuanto a las estimaciones de flujo de C fue el verano (como consecuencia del evento de anoxia y disminución significativa del pH).

Tabla 12. Media y desvío estándar de las estimaciones de metabolismo neto según el modelo de difusión de film, sólo en la zona pelágica y considerando la zona pelágica y litoral (Promedio ponderado) ($\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). N= número de días usados para el análisis = 14.

Lago	Estación	Zona Pelágica	Zona pelágica + litoral
		Media \pm SD	Media \pm SD
Laguna Blanca	Otoño	0,01 \pm 0,28	0,20 \pm 0,57
	Invierno	0,28 \pm 0,36	0,29 \pm 0,29
	Primavera	0,86 \pm 1,62	0,82 \pm 1,63
	Verano	1,09 \pm 0,96	1,06 \pm 1,30
Laguna Escondida	Otoño	1,36 \pm 2,61	1,23 \pm 2,11
	Invierno	0,08 \pm 0,07	1,12 \pm 1,04
	Primavera	2,49 \pm 4,28	2,40 \pm 3,43
	Verano	21,33 \pm 19,45	16,28 \pm 13,73

Comparación de metodologías

En todos los casos el comportamiento metabólico fue de heterotrofia o probable heterotrofia, según la clasificación de Cremona et al., 2014. La metodología de variación en el oxígeno disuelto generó intervalos de confianza que permiten clasificar a ambos sistemas como heterotróficos en todas las estaciones del año, mientras que el modelo de difusión de film mostró un comportamiento “probablemente heterotrófico” en algunas de las estaciones del año 2012 (Tabla 13).

La comparación de metodologías se realizó a partir del análisis de los intervalos de confianza (95%) y el análisis de correlación de Spearman (r_s), utilizando las estimaciones del metabolismo en gramos de C por unidad de superficie (m^2) para cada día de la zona pelágica en ambos sistemas (Tabla 13).

Tabla 13. Intervalos de confianza (95%) de las estimaciones de metabolismo según el método de variación en el oxígeno disuelto y según modelos de difusión de film para la zona pelágica ($g\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$). N= número de días usados para el análisis = 14.

Lago	Estación	Variación de OD.	Difusión de film
		IC95%	IC95%
Laguna Blanca	Otoño	[0,19 ; 0,60]	[-0,13 ; 0,16]
	Invierno	[0,04 ; 0,12]	[0,09 ; 0,48]
	Primavera	[0,16 ; 0,40]	[-0,01 ; 1,72]
	Verano	[0,12 ; 0,49]	[0,58 ; 1,60]
Laguna Escondida	Otoño	[0,51 ; 1,41]	[-0,03 ; 2,73]
	Invierno	[0,01 ; 0,03]	[0,04 ; 0,12]
	Primavera	[0,61 ; 1,69]	[0,22 ; 4,76]
	Verano	[1,72 ; 2,90]	[11,02 ; 31,63]

La correlación entre las estimaciones obtenidas a partir de ambos métodos fue significativa globalmente ($r_s = 0,66$, considerando las estimaciones de los 14 días en ambos sistemas, en todas las estaciones del año, Tabla 14).

La correlación en Laguna Blanca fue bastante baja ($r_s = 0,33$) y significativa sólo durante el invierno. En Laguna Escondida, ambas metodologías tuvieron una correlación más fuerte (Tabla 14), de manera global y en particular en todas las estaciones del año menos en verano. Las estimaciones (el intervalo de confianza) de las emisiones de C según el método de variación en el oxígeno disuelto quedaron comprendidas dentro del intervalo de confianza obtenido a partir del modelo de difusión de film en otoño y primavera. Sin embargo, en invierno y verano las emisiones de C según el método de variación en el oxígeno disuelto fueron menores a las obtenidas según el modelo de difusión de film, y particularmente en verano, las diferencias en las estimaciones de la emisión de C fueron de un orden de magnitud. El efecto de la baja concentración de oxígeno

registrada en Laguna Escondida sobre el pH del agua, así como la relación entre el pH y las estimaciones de flujo de carbono según el modelo de difusión de film, hacen que el efecto sobre las emisiones de C sea de una magnitud muy alta según este modelo.

Tabla 14. Coeficientes de correlación de Spearman; p valor y número de observaciones (n) para las estimaciones de metabolismo neto y flujo de CO₂ para todos los grupos; datos agrupados por sistema y agrupados por sistema y estación del año. Los asteriscos indican significancia de la correlación: * p<0,05, ** p<0,01 y *** p<0,001.

Lago	Estación	Correlación	p-valor	n
Dos sistemas	Todas	0,66	<0,001 ***	102
Laguna Blanca	Todas	0,13	0,33 ns	56
	Otoño	0,51	0,06 ns	14
	Invierno	0,60	0,02 *	14
	Primavera	0,08	0,79 ns	14
	Verano	-0,05	0,86 ns	14
Laguna Escondida	Todas	0,86	<0,001 ***	56
	Otoño	0,73	0,003 **	14
	Invierno	0,56	0,04 *	14
	Primavera	0,91	<0,001 ***	14
	Verano	0,24	0,39 ns	14

DISCUSIÓN

Comportamiento metabólico de arroyos

El comportamiento metabólico promedio anual de los arroyos analizados fue de emisión neta de C como CO₂, consecuencia de un fuerte predominio de la respiración ecosistémica frente a la producción primaria bruta. Esto concuerda con lo observado para la mayoría de los sistemas lóticos a escala global (Rasmussen et al., 2011; Raymond et al., 2013; Lupón et al., 2016). Sin embargo, la magnitud de las emisiones de C fue mayor a la obtenida en muchos sistemas tropicales y templados (e.g. Aristegi et al., 2009; Hunt et al., 2012), asemejándose más a las reportadas en algunos sistemas fríos (e.g. Rasmussen et al., 2011; Demars & Manson, 2013) o a sistemas con una altísima carga de nutrientes (e.g. NT máximo = 8.980 µg L⁻¹; y PT máximo = 1.710 µg L⁻¹ en Frankforter et al., 2010). Por otra parte, la magnitud de la relación entre la producción primaria bruta y la respiración ecosistémica fue similar a la obtenida en otros sistemas (e.g. Aristegi et al., 2009; Lupón et al., 2016).

A escala anual, la tendencia a mayores emisiones de C (asociada a menores concentraciones promedio de oxígeno disuelto) en el arroyo Puntas del Pantanoso fue contraria a la predicción realizada de una mayor captura de carbono en el sistema con mayor carga de nutrientes. En general, la producción primaria es limitada por la cantidad de horas e intensidad de luz (radiación fotosintéticamente activa, PAR por su sigla en inglés), así como por la disponibilidad de nutrientes y en particular de fósforo reactivo soluble (Mulholland et al., 2001; López Archilla et al., 2004; Capelleti, 2006; Roberts et al., 2007). Por ello esperábamos una mayor GPP (y captura de carbono o al menos menores emisiones) en el arroyo Puntas del Pantanoso.

Sin embargo, el mayor estado trófico también promueve otros procesos ecosistémicos además de una mayor producción primaria. Nuestros resultados podrían estar asociados a una mayor acumulación y descomposición de materia orgánica en este sistema. La disponibilidad (así como la calidad) de materia orgánica cumple un importante rol en el comportamiento metabólico del ecosistema (Hunt et al., 2012; Jankowski et al., 2014). Una mayor cantidad o disponibilidad de materia orgánica (asociada a sedimento fino o detritus a partir de plantas acuáticas o de plantas de la zona riparia, por ejemplo) potencia la producción de CO₂ a partir de procesos de descomposición aeróbica (Tsai et al., 2008) y aumentos en las tasas globales de respiración (Mulholland et al., 2001; Roberts et al., 2007).

Además, los datos sugieren una tendencia a una mayor variabilidad en la concentración de oxígeno disuelto y temperatura del agua en el arroyo Puntas del Pantanoso que en el arroyo Chal Chal. Esto se reflejó de manera parcial (en otoño y verano para las estimaciones de metabolismo neto y respiración, y en primavera para la producción primaria) en la mayor amplitud de los intervalos de confianza construidos para metabolismo neto y demás parámetros metabólicos. La presencia de monte ribereño en los márgenes del arroyo Chal Chal posiblemente promovió una mayor estabilidad térmica, así como una menor disponibilidad de luz (PAR) (Rasmussen et al., 2011) en este sistema, con una consecuente mayor estabilidad en las fluctuaciones del oxígeno disuelto. Además, el uso menos intensivo del suelo en la cuenca se reflejó en menores pulsos de aporte de nutrientes durante eventos de lluvias (Goyenola et al., 2015), lo que también debe haber favorecido esa condición de mayor estabilidad en el comportamiento metabólico de este arroyo.

Es probable que las diferencias en el comportamiento metabólico a escala anual entre ambos arroyos reflejen principalmente las diferencias en el comportamiento metabólico neto (y respiración ecosistémica) que ocurrieron entre ambos sistemas durante el otoño de 2012. Durante esta estación, en sentido contrario a las predicciones realizadas, las emisiones de C fueron de mayor magnitud en el arroyo Puntas del Pantanoso. Esto se debió (en términos matemáticos y no ecológicos) a la diferencia en la concentración de oxígeno disuelto entre las sondas ubicadas aguas arriba y aguas abajo (Tabla 4), sugiriendo una mayor descomposición de materia orgánica en este sistema en el otoño.

Por otra parte, en la primavera de 2012 sí se estimó una mayor captura de C asociada a la mayor carga de nutrientes, como se había predicho. Es decir, si bien el análisis del comportamiento metabólico neto no detectó diferencias significativas entre sistemas, la producción primaria bruta y el grado de autotrofia fueron significativamente mayores en el arroyo Puntas del Pantanoso durante esta estación.

Lamentablemente, no podemos sacar conclusiones sobre el comportamiento metabólico en el verano debido a la alta ocurrencia de valores sin sentido biológico, que obligó a sustituir los valores de producción primaria por cero. La complejidad de los cálculos detrás de las estimaciones de los parámetros metabólicos (Anexo 2) lleva a que, potencialmente, pequeños errores en algunos términos lleven a estimaciones erróneas, incluso a nivel cualitativo. Por otra parte, si bien no fue posible definir una causa clara sobre la ocurrencia de este fenómeno, durante el último trimestre del año 2012 se registraron eventos de lluvias abundantes, e incluso eventos de precipitación extrema (Anexo 1). Aunque las medidas durante el verano de 2012 no necesariamente son del todo

confiables por lo ya expuesto, fue posible reconocer un ciclo diario en el oxígeno disuelto, temperatura y pH de ambos sistemas, (Fig. 4), y a “grosso modo”, las estimaciones de metabolismo neto a partir de los datos obtenidos pueden asumirse como acordes a lo esperado, al menos en forma cualitativa.

En un verano representativo de las condiciones climáticas de la región, y en condiciones de caudal estable y ausencia de lluvias (condición que se cumplió durante los 14 días analizados, pero no durante todo el verano de 2012), esperaríamos un comportamiento similar o de mayor captura de C que el observado durante primavera, ya que el fotoperíodo, uno de los principales determinantes de la GPP (Mulholland et al., 2001; Capelleti, 2006; Roberts et al., 2007) es similar o mayor, respecto a primavera. Sin embargo, el verano analizado fue particularmente lluvioso (Anexo 1), y probablemente con menor intensidad u horas de luz. El comportamiento metabólico, y en particular la producción primaria bruta, puede entonces haber sido menor a la esperable en un año promedio.

En este sentido, es interesante notar que las condiciones climáticas ocurridas durante el verano de 2012 representan un posible escenario de cambio climático para la región (e.g. Rusticucci et al., 2010), según el cual se proyectan eventos de precipitación más frecuentes (y mayores intensidades de lluvia) además de aumentos en la temperatura promedio (IPCC 2007, 2014).

La mayor ocurrencia de precipitaciones intensas generaría pulsos de mayor magnitud de aporte de nutrientes y materia orgánica desde la cuenca de drenaje (Poff et al., 2002, Jennings et al., 2012; Goyenola et al., 2015). Dependiendo de su duración e intensidad, este tipo de perturbaciones afectan (e.g. por arrastre de sedimentos y diversas sustancias, y consecuente aumento en la turbidez del agua) tanto a la comunidad de organismos autótrofos como la de heterótrofos (e.g. Roberts et al., 2007). La diferente capacidad de respuesta a los cambios en el régimen hidrológico de ambas comunidades hace que la tendencia general ante este escenario climático sea a un aumento en el grado de heterotrofia del sistema (Roberts et al., 2007; Jennings et al., 2012), como consecuencia de una recuperación más lenta de los productores primarios frente a los cambios en las condiciones del sistema (Busch & Fisher 1981; Uehlinger, 2000).

Por otra parte, los aumentos en la temperatura promedio del aire (y consecuentemente del agua) promueven mayores tasas metabólicas a nivel de los organismos (Begon et al., 2006; Roberts et al., 2007 y Rasmussen et al., 2011). Dado que en los ecosistemas acuáticos la comunidad de heterótrofos está compuesta principalmente por organismos ectotérmicos (Perkins et al., 2010) y que el aumento en la tasa metabólica (frente a un mismo aumento de la temperatura) es mayor en

heterótrofos que en autótrofos (Lopez Urrutia et al., 2006; Kosten et al., 2010; Wei et al., 2010; Demars et al., 2011), es esperable que se potencien los estados de heterotrofia (emisión neta de C) en un escenario de aumento de temperatura (Yvon Durocher et al., 2012). En este sentido, las estimaciones de metabolismo neto realizadas en verano de 2012, a pesar de las limitaciones metodológicas, concuerdan con lo esperado de manera teórica.

En resumen, ambos sistemas estarían contribuyendo en forma significativa a las emisiones de carbono (como CO₂) hacia la atmósfera, aunque se observó un efecto significativo de la estación del año, la carga de nutrientes y efectos conjuntos de ambos factores sobre el comportamiento metabólico de ambos arroyos. Éste efecto concuerda, al menos de manera parcial, con las predicciones realizadas. Estos resultados sugieren que los efectos del cambio climático podrían potenciar la emisión de C (como CO₂) en arroyos subtropicales de bajo orden, independientemente de su estado trófico.

Efecto de las aproximaciones utilizadas

Sin embargo, las estimaciones de metabolismo neto (así como de GPP y RE) fueron extremadamente sensibles a la estimación del coeficiente de reaireación. En la literatura se reporta poca o nula concordancia entre las estimaciones de dicho coeficiente realizadas a partir de ecuaciones empíricas y las realizadas a partir del método de regresión nocturna (Genereux & Hemond, 1992; Young & Huryn, 1999; Aristegi et al., 2009). Aunque ambas metodologías son utilizadas para la estimación del coeficiente de reaireación, ningún modelo teórico produce estimaciones precisas de este coeficiente (Demars & Manson, 2013). Analizar la proporción de estimaciones de metabolismo neto, GPP y/o RE que tienen sentido biológico parece un criterio razonable para evaluar diferentes metodologías para la obtención del coeficiente de intercambio gaseoso. En este sentido, al igual que otros trabajos (Aristegi et al., 2009; Zahraeifar & Deng, 2012), el análisis realizado en esta tesis sugiere que sería más apropiado utilizar el método de regresión nocturna que ecuaciones empíricas, en el caso en que éstas no hayan sido calibradas a partir de medidas directas en los sistemas analizados.

Como se mencionó anteriormente, en las estimaciones de metabolismo neto obtenidas en este trabajo (a partir del método de regresión nocturna), la respiración ecosistémica fue mayor a la reportada en otros análisis. Es posible que haya ocurrido una sobreestimación de dicho parámetro dada por la alta sensibilidad observada a cambios en el coeficiente de reaireación. El aumento en este coeficiente (en los sistemas o condiciones en los cuales existe sub-saturación de oxígeno),

manteniendo las demás variables constantes en la ecuación, induce a una sobre-estimación de la emisión de carbono. Además, mayores diferencias entre la concentración de oxígeno disuelto medida y la concentración de saturación en el sistema, así como mayores valores absolutos del coeficiente de intercambio de oxígeno (k_{O_2}), generan mayor incertidumbre en la estimación del metabolismo neto (McCutchan et al., 1998).

En este sentido, la sensibilidad de la respiración ecosistémica es mayor a la de la producción primaria bruta. En estos cálculos, la concentración de oxígeno disuelto es, en todos los casos, un valor medido y por tanto fijo matemáticamente. Por lo tanto, de ocurrir una sobre-estimación del flujo de oxígeno desde la atmósfera hacia el cuerpo de agua, el “exceso” de O_2 que ingresa al sistema debe salir como CO_2 . Esto se debe a que al ingresar una mayor cantidad (ficticia) de O_2 al cuerpo de agua, éste no tiene efecto sobre la concentración de oxígeno disuelto (por ser un valor medido de manera directa), por lo que la única ruta posible de salida del cuerpo de agua es a través de su conversión a CO_2 . Esto afecta directamente la estimación de la respiración ecosistémica, aumentando su magnitud (Fig. 21, flechas gruesas).

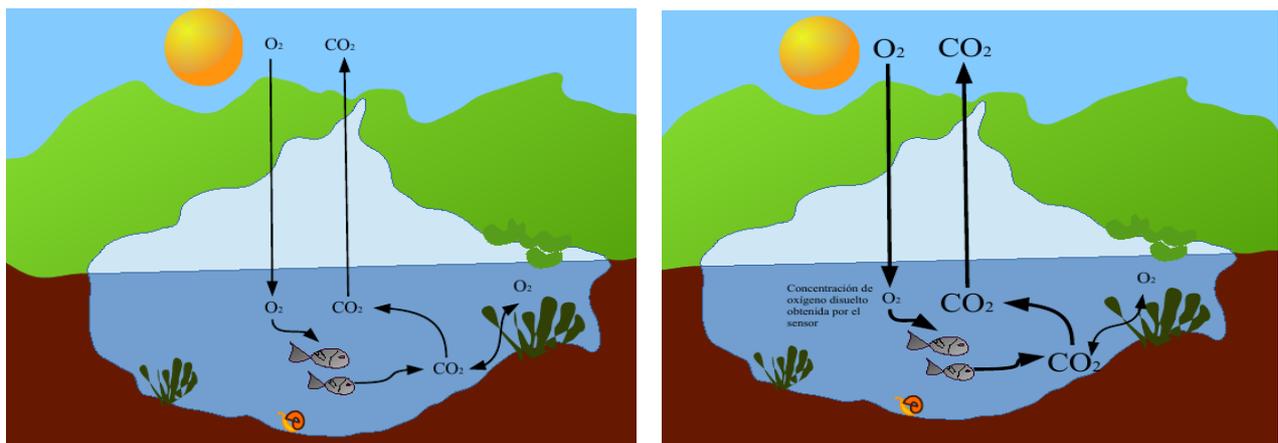


Figura 21. Esquema simplificado de las rutas posibles de oxígeno disuelto (O_2) y dióxido de carbono (CO_2) en un curso de agua. Las flechas indican la dirección del flujo neto de oxígeno y dióxido de carbono en sistemas en los que existe subsaturación de oxígeno y emisión neta de C. La figura de la izquierda representa los flujos esperados en este tipo de sistemas en dichas condiciones. La figura de la derecha muestra, a través de las flechas gruesas y aumento en el tamaño del texto, los cambios que ocurren en las estimaciones de flujo neto en el caso de sobre-estimación del coeficiente de reaeración, y consecuente aumento en el ingreso total de oxígeno (estimado, no real) al cuerpo de agua. La concentración de oxígeno disuelto en agua (O_2) se mantiene constante debido a que es un dato medido en campo (ver texto).

Sin embargo, la incertidumbre en la estimación de dicho coeficiente no generó diferencias cualitativas en el comportamiento metabólico de los sistemas analizados, por lo que podríamos afirmar con seguridad que el comportamiento neto de ambos sistemas es de emisión de CO_2 hacia la atmósfera. Al utilizar coeficientes similares a los obtenidos a partir de medidas directas en sistemas comparables (i.e. $k_{O_2} = 0,0027 \text{ min}^{-1}$, el mínimo obtenido en este trabajo) (e.g. Rasmussen et al., 2011; Demars & Manson 2013) en todos los casos la respiración ecosistémica fue mayor a la producción primaria bruta, aunque el comportamiento metabólico neto se acercó más a la

neutralidad (i.e. menores emisiones de C) respecto a las estimaciones realizadas utilizando un kO_2 mayor.

El método de regresión nocturna permitió aproximarnos al comportamiento como fuente o sumidero de carbono de manera cualitativa, e incluso realizar comparaciones entre sistemas y dentro de un mismo sistema a lo largo del tiempo. Nuestros resultados también sugieren una mayor sensibilidad en las estimaciones en las estaciones cálidas y con mayor cantidad de horas de luz (primavera y verano), lo que plantea nuevas interrogantes metodológicas y ecológicas. Sería de gran interés evaluar si existen diferencias entre sistemas templados y subtropicales en este sentido, en particular considerando las diferencias en la estructura de las tramas tróficas. En este sentido, la longitud y estructura de las tramas tróficas resumen los principales flujos de energía y materia dentro de los cuerpos de agua, por lo que diferencias en la estructura de las tramas tróficas, como las descritas para arroyos representativos de estas regiones climáticas (e.g. Teixeira de Mello et al., 2012) podrían generar diferencias en el comportamiento metabólico neto (Atwood et al., 2013; Yvon Durocher et al., 2011; Hansson et al., 2013; Jeppesen et al., 2015).

El comportamiento metabólico estimado y las pruebas de sensibilidad indicaron que mayores valores de kO_2 inducen a la sobre-estimación de la respiración ecosistémica, lo cual puede haber ocurrido en este caso. En este sentido, para evaluar de manera precisa la magnitud de las emisiones de CO_2 en sistemas lóticos subtropicales es de suma importancia realizar medidas directas del coeficiente de intercambio de oxígeno con la atmósfera (e.g. Aristegi et al., 2009).

Lagos

Efecto de las aproximaciones utilizadas

A diferencia del orden seguido en la sección anterior, en relación a los lagos considero más conveniente en primer lugar discutir las distintas metodologías evaluadas, y posteriormente realizar la caracterización del comportamiento metabólico de ambos sistemas a partir de una única metodología.

En línea con lo esperado, las estimaciones de metabolismo fueron consistentes en magnitud independientemente del método o transformación utilizados, sin embargo, se observaron algunas diferencias cualitativas en cuanto a las conclusiones obtenidas sobre el comportamiento metabólico neto de los lagos al transformar los resultados de O₂ a unidades de C. En este sentido, la metodología de variación en el oxígeno disuelto (Staeher et al., 2010), fue muy sensible a la transformación de gramos de oxígeno a gramos de carbono. La transformación a unidades de carbono implica el uso de coeficientes que al ser aplicados sobre la respiración ecosistémica aumentan su magnitud, mientras que al aplicarse a la producción primaria disminuyen su valor absoluto. Como consecuencia de esto, en algunas circunstancias la transformación de oxígeno a carbono (de la manera en que fue realizada), puede generar cambios en la interpretación de los resultados, ya que las estimaciones presentan una mayor tendencia a la emisión de C (heterotrofia).

Si los valores de metabolismo neto son cercanos a la neutralidad pero el comportamiento es levemente autotrófico en las unidades originales (oxígeno), la transformación puede generar que el comportamiento en unidades de carbono sea de heterotrofia. En particular, en Laguna Blanca la mayor saturación de oxígeno en la zona litoral (Tabla 8) sugiere mayores tasas de fotosíntesis y por tanto una tendencia a una mayor captura de C en la zona litoral respecto a la pelágica, patrón que fue observado en otros sistemas lacustres (e.g. Kemp et al., 1997; Van de Bogert et al., 2007), sin embargo, la transformación realizada a gramos de C generó estimaciones contrarias al comportamiento metabólico esperado basándonos en el porcentaje de saturación de oxígeno (Fig. 14).

El efecto inverso habría ocurrido de realizarse la transformación de flujo de carbono a unidades de oxígeno. Por otra parte, la concordancia entre metodologías (i.e. método de variación en el oxígeno disuelto y modelo de difusión de film), fue mayor al transformar los datos de O₂ a C, utilizando dos coeficientes (uno para GPP y otro para RE), que la observada en los otros casos.

En ninguno de los casos se observó una correlación negativa, indicando que si bien no hubo una asociación fuerte entre ambas estimaciones, tampoco hubo indicios de contradicciones entre ambas metodologías. Por lo cual se podría decir que ambas metodologías permiten aproximarnos al comportamiento como fuente o sumidero de carbono de manera cualitativa (particularmente en situaciones más alejadas de la neutralidad que las observadas en nuestros sistemas de estudio).

La metodología de variación en el oxígeno disuelto ha sido históricamente (Sargent & Austin 1949; Odum, 1956) y es en la actualidad, la más utilizada para el análisis de comportamiento metabólico de ecosistemas (e.g. Staehr et al., 2010; McNair et al., 2015). Sin embargo, su implementación en lagos fue posterior a la década de 1970 (Staehr et al., 2012). Esta metodología, en contraposición al modelo de difusión de film, tiene la gran ventaja de que es posible analizar, además del comportamiento metabólico neto y su variación, la magnitud de los procesos metabólicos involucrados (i.e. producción primaria bruta y respiración ecosistémica) y por tanto provee herramientas para evaluar de manera más integral el funcionamiento del ecosistema (Tsai et al., 2008).

Ambas metodologías asumen supuestos importantes (Odum 1956; Trolle et al., 2012; Staehr et al., 2012; Cole, 2013; McNair et al., 2015; Jeppesen et al., 2015) y son análogas a lo que Chapin et al. (2006) define como intercambio neto del ecosistema (NEE, por sus siglas en inglés), es decir, el balance entre la captura de C como CO₂ desde la atmósfera y la emisión de C como CO₂ hacia la atmósfera, sin considerar otros ingresos o pérdidas de C del sistema (e.g. emisión de metano, ingreso de carbono particulado o disuelto desde la cuenca, pérdida de carbono hacia los sedimentos mediante la bomba biológica y bacteriana (Tranvik, 1993; Guillemette & del Giorgio, 2012; Amaral, 2015), entre otros). Estos procesos sí son incluidos, por ejemplo, en los modelos basados en balances de masa (Pacheco et al., 2013).

En cuanto a los supuestos, la metodología de variación en el oxígeno disuelto no considera la difusión pasiva del CO₂ hacia la atmósfera que puede ser atribuida, por ejemplo, a otros fenómenos como la meteorización de los sedimentos (Marcé et al., 2015). Tampoco considera procesos de pérdida del carbono orgánico desde el agua a otros compartimentos en el ecosistema (e.g. a través de sedimentación de partículas de materia orgánica) (Cole, 2013). Sin embargo, esta metodología es explícita al respecto de que considera únicamente los procesos que ocurren en la capa superior o epilimnion del lago (en caso de estratificación). En este sentido, los cálculos de metabolismo incorporan la profundidad de la zona de mezcla y se estima la producción primaria bruta y

respiración ecosistémica de esta porción del ecosistema (Staeher et al., 2012). Para evaluar el rol de lagos como fuente o sumidero de C hacia la atmósfera en un momento dado es necesario estimar el intercambio generado desde esta porción del lago, ya que el CO₂ producido en el hipolimnion queda “secuestrado” mientras se mantenga la estratificación del sistema (Tsai et al., 2008). Este carbono puede eventualmente salir del sistema como CO₂ o CH₄ al romperse la estratificación (Tsai et al., 2008) o secuestrarse en forma más o menos definitiva mediante su conversión a formas orgánicas que sedimentan o a materia orgánica recalcitrante y por lo tanto, no biodisponible (Jiao et al., 2010; Cole, 2013).

A pesar de que ambos lagos son someros y frecuentemente están mezclados, en el período cubierto por esta tesis se asumió estratificación de la columna de agua durante todo el período, de acuerdo a los perfiles de temperatura realizados con una frecuencia quincenal.

Este es un supuesto importante ya que la estratificación de la columna de agua puede llegar a ser muy dinámica, incluso a escala diaria. Coloso et al. (2011) analizó los patrones de estratificación a partir de múltiples sondas en la columna de agua y generó un registro de alta frecuencia en dos lagos profundos en regiones templadas. En el mencionado trabajo se detectó un fenómeno llamado “microestratificación”, i.e. cambios en la temperatura superficial del cuerpo de agua durante el día y la noche, que generó patrones de estratificación muy dinámicos a profundidades de entre 0,5 y 1,0 m. En este sentido, las estimaciones de metabolismo neto, producción primaria bruta y respiración ecosistémica pueden verse modificadas, dependiendo de la ocurrencia de este fenómeno (el cual no puede ser detectado con medidas puntuales quincenales), la profundidad de la zona de mezcla y la profundidad en la cual se encuentra la sonda.

En este sentido, para estimar el comportamiento metabólico de toda la columna de agua, el uso de una única sonda, y por períodos limitados, no sería suficiente en todos los lagos. Dependiendo de la profundidad de la zona de mezcla de la columna de agua, la profundidad de la zona fótica, la transparencia del sistema y la profundidad a la que es colocado el sensor, es probable que se subestimen en diferente proporción ciertos procesos (Coloso et al., 2011; Staeher et al., 2012; McNair et al., 2015).

A modo de ejemplo, en un lago somero, transparente y totalmente mezclado, una única sonda podría ser representativa de los procesos en la columna de agua, sin embargo, en un lago profundo, en donde la zona fótica es pequeña en relación a la profundidad total y la columna de agua se encuentra estratificada: 1) Si el sensor se coloca en el epilimnion los resultados obtenidos subestimarán la respiración ecosistémica que ocurre debajo de la profundidad de mezcla. 2) En caso

de que la zona fótica sea mayor a la profundidad de mezcla y el sensor se encuentre colocado en el epilimnion, se subestimarán ambos parámetros (GPP y RE), ya que ambos procesos podrían estar ocurriendo en distinta magnitud por debajo de la termoclina (Coloso et al., 2008). 3) En caso de que el sensor quede colocado en o debajo del metalimnion, el término de intercambio con la atmósfera debería ser cero (0) (Coloso et al., 2011), y es muy probable que se subestimen los valores de producción primaria, incluso que no se detecte producción de oxígeno por fotosíntesis, sobreestimando de esta manera las emisiones de C hacia la atmósfera.

Se han realizado mejoras a la implementación de la técnica de variación en el oxígeno disuelto a través del uso de varios sensores ubicados verticalmente, lo que permite evaluar de forma más precisa el comportamiento de toda la columna de agua (Coloso et al., 2008; McNair et al., 2015). Esto es muchísimo más costoso, por lo que la mayoría de los análisis continúan utilizando una sola sonda (Staeher et al., 2010; Coloso et al., 2011), e ignorando tanto la heterogeneidad vertical como horizontal de los diferentes procesos (Lodge et al., 1988; Dinsmore et al., 2009). En este sentido, gran parte de los trabajos asumen que la señal obtenida por el sensor (e.g. oxígeno disuelto, pH, etc.) es representativa de todo el sistema, sin embargo, aunque esto pueda ocurrir en un sistema pequeño en el cual existe una mezcla completa de la columna de agua, así como flujos horizontales que generen un ambiente relativamente homogéneo, esto no aplica en la mayoría de los sistemas.

La mayoría de los trabajos realizados sobre el comportamiento de emisión de C hacia la atmósfera en lagos utilizan un único punto de muestreo en la zona central del sistema (Staeher et al., 2010; Coloso et al., 2011; Jeppesen et al., 2015), asumiendo que el mismo resume todo el comportamiento del ecosistema (a través de la mezcla continua del agua). La incorporación de la heterogeneidad espacial a nivel horizontal, a partir de la colocación de más sondas en diferentes zonas del sistema (i.e. zona pelágica y litoral) permite estimaciones más acertadas sobre el comportamiento del sistema en relación a las emisiones de C hacia la atmósfera (Van de Bogert et al., 2007; Staeher et al., 2010; McNair et al., 2015), al no asumir mezcla continua y total del agua a nivel horizontal. En general, el comportamiento metabólico de la zona litoral es diferente al de la zona pelágica (Kemp et al., 1997; Van de Bogert et al., 2007), producto de las distintas comunidades biológicas que las caracterizan (e.g. Meerhoff et al., 2003; 2007). En particular, la incorporación de la zona litoral en este trabajo generó diferencias en las estimaciones de emisión de carbono generadas con ambas metodologías. Por ello, se recomienda la consideración de la heterogeneidad espacial en sistemas lacustres, aunque esto implica duplicación de los costos y esfuerzo asociados.

El modelo de difusión de film (Trolle et al., 2012; Jeppesen et al., 2015), por otra parte, asume implícitamente la mezcla de toda la columna de agua, y por tanto también es sensible a los patrones de estratificación, ya que solo considera el estrato en donde se tomaron las medidas. La profundidad de mezcla es un parámetro que no es considerado en el modelo, probablemente debido a que el objetivo del análisis es evaluar el comportamiento del sistema como fuente o sumidero de carbono (i.e. el intercambio pasivo por diferencia de concentración entre el cuerpo de agua y la atmósfera). En este sentido, la aproximación es del tipo “caja negra”, donde se estima el flujo de C en función de las características físico-químicas del agua (i.e. temperatura, pH, fuerza iónica, entre otros) de la capa superior del lago y las características de la capa de aire adyacente (i.e. Presión atmosférica, concentración de CO₂ y velocidad del viento). Los procesos y características del sistema que no afectan directamente los parámetros en la superficie no son de su interés, ya que este método no tiene como objetivo estimar el comportamiento metabólico del sistema (Trolle et al., 2012; Jeppesen et al., 2015). En este sentido, si las medidas fueran obtenidas por debajo del epilimnion, los cálculos serán igual de sensibles que los obtenidos a partir del método de variación en el oxígeno disuelto.

Considerando que el esfuerzo en el procesamiento de datos es similar en ambos casos, la elección de métodos dependerá en primer lugar de los datos disponibles y los objetivos del análisis. El modelo de difusión de film, aplicado durante períodos relativamente cortos (14 días) generó, en este caso, estimaciones menos precisas del comportamiento metabólico. Los intervalos de confianza obtenidos a partir de esta metodología fueron, en la mayoría de los casos, de mayor amplitud a los obtenidos según el método de variación en el oxígeno disuelto. Esto puede reflejar la naturaleza de las variables utilizadas (pH, alcalinidad, P_{CO2}), así como también la incertidumbre en las mismas, siendo este método muy sensible a variaciones en el pH del agua (Trolle et al., 2012).

Además, de seleccionarse esta metodología lo más adecuado sería contar con datos locales de concentración de CO₂ atmosférico, en lugar de utilizar registros globales y con baja resolución temporal, como se hace en muchos casos de la literatura (e.g. Kosten et al., 2010; Jeppesen et al., 2015) y como se hizo también en este caso, en que utilizamos datos del promedio anual de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica de Estados Unidos (NOAA). El uso de datos locales a mayor resolución temporal podría haber aumentado la coincidencia en las estimaciones de emisión neta de C a partir de ambas metodologías.

En nuestro caso, la metodología de variación en el oxígeno disuelto resultó ser más precisa y permitió el monitoreo de mayor número de procesos ecosistémicos, por lo que consideramos más ventajosa la aplicación de esta metodología frente al modelo de difusión de film.

Comportamiento metabólico de lagos

Independientemente de la metodología utilizada, ambos sistemas se comportaron como fuentes de C hacia la atmósfera (comportamiento neto heterotrófico), al igual que la mayoría de los ecosistemas lacustres a escala global (Benoy et al., 2007; Tsai et al., 2008; Barros et al., 2011; Raymond et al., 2013; Marcé et al., 2015, Lupón et al., 2016). Las emisiones de carbono (o la magnitud de la respiración ecosistémica) estimadas en esta tesis según ambas metodologías, son comparables a las estimadas a partir del análisis del comportamiento del pH, modelos de difusión de film y método de variación en el oxígeno disuelto en lagos templados (e.g. Maberly, 1996; Kemp et al., 1997; Trolle et al., 2012 & Cremona et al., 2014) y similares a los valores obtenidos por Carmouze et al. (1991), a partir del método de variación en el oxígeno disuelto en dos sistemas someros en Brasil. Por el contrario, nuestras estimaciones fueron mayores a los promedios reportados en meta-análisis de sistemas subtropicales en verano (Pacheco et al., 2013) y a escala anual (Marcé et al., 2015), donde la tendencia a la heterotrofia, se postula, es aún mayor (Smith y Mackenzi 1987; Pacheco et al., 2013) y donde se reporta una mayor actividad metabólica que en sistemas templados (Marotta et al., 2009).

Por todo lo expuesto, la discusión sobre el comportamiento metabólico de ambos lagos se centrará en los resultados obtenidos a partir de dos sondas y según la metodología de variación en el oxígeno disuelto, considerando también los resultados obtenidos de comportamiento metabólico en la zona pelágica. En este sentido, considero que el análisis de estos resultados permite una mayor comprensión del comportamiento metabólico del sistema, incorporando procesos que son heterogéneos temporal y espacialmente.

En la mayoría de los lagos eutróficos e hipertróficos, la mayor productividad primaria se atribuye al fitoplancton (Liboriussen & Jeppesen 2003; Heini et al., 2014), ya que la producción primaria bentónica no es significativa debido a que la profundidad de la zona fótica es generalmente menor a la del sistema. En la zona litoral, en cambio, y en algunos lagos someros meso-eutróficos, los principales productores primarios suelen ser macrófitas sumergidas (Jeppesen et al., 1998), como ocurrió en ambos lagos estudiados (Meerhoff et al., 2013).

En este sentido, la incorporación de la zona litoral generó estimaciones de mayor actividad metabólica que la observada en la zona pelágica en ambos sistemas, en todas las estaciones del año. Esto concuerda con la predicción planteada. La mayor actividad biológica en este micro hábitat es

consecuencia de la mayor densidad de productores primarios así como de consumidores. Las plantas sumergidas en lagos someros subtropicales actúan como fuente de alimento y refugio para gran cantidad de micro y macroinvertebrados y vertebrados acuáticos (e.g. Meerhoff et al., 2003, 2007; Teixeira de Mello et al., 2009). Por otra parte, la mayor disponibilidad de materia orgánica, producto de la acumulación y descomposición de tejido vegetal y del biofilm asociado, así como los procesos físicos, químicos y biológicos que ocurren en este hábitat (e.g. cambios en la mezcla del agua, la concentración local de nutrientes, mayor generación y descomposición de materia orgánica, etc. (Jeppesen et al., 1998)), pueden favorecer la emisión de C como CO₂ y eventualmente como CH₄ desde los sedimentos en condiciones de anoxia

En ambos sistemas, el comportamiento heterotrófico neto implica que existan reservas de carbono en el sedimento que son devueltas a la columna de agua por resuspensión y/o aportes de carbono alóctono desde la cuenca para subsidiar el consumo y respiración de autótrofos y heterótrofos (Cole, 2013). El aporte alóctono se asocia al ingreso de materia orgánica, tanto particulada como disuelta, desde la cuenca de drenaje, propiciando la respiración microbiana (Tsai et al., 2008) y subsidiando en parte la trama trófica.

Los fenómenos de lluvia (tales como los registrados en 2012) se asocian típicamente a un mayor aporte de nutrientes y materia orgánica desde la cuenca hacia el cuerpo de agua (Staeher et al., 2012), lo que puede aumentar el carácter heterotrófico de la zona litoral y de la zona pelágica (Jennings et al., 2012), como consecuencia de efectos negativos sobre los productores primarios (e.g. mayor turbidez del agua limitando la producción), y positivos sobre muchos consumidores (e.g. mayor aporte de materia orgánica) (Tsai et al., 2008).

En cuanto a las diferencias en el comportamiento metabólico entre sistemas, Laguna Blanca fue metabólicamente más activa que Laguna Escondida en todas las estaciones del año. En este sentido se cumplió, parcialmente, la predicción de mayor captura de C (menor emisión de C) en el sistema con mayor carga de nutrientes, a diferencia de lo visto en los arroyos. El efecto de la mayor producción primaria bruta fue compensado por la mayor respiración ecosistémica observada en Laguna Blanca, por lo que no se detectaron diferencias entre lagos en el metabolismo neto durante la mayoría de las estaciones del año. En cambio, durante el verano el evento de anoxia en Laguna Escondida (registrado por primera y única vez durante este estudio) produjo que el comportamiento metabólico de ambos sistemas fuera diferente a escala anual.

En el año estudiado, el efecto de la estacionalidad fue consistente entre sistemas, y similar al observado en otros sistemas someros subtropicales (Carmouze et al., 1991; Tsai et al., 2008; Cavalcanti et al., 2016). En invierno la actividad biológica fue mínima y el metabolismo neto fue cercano al equilibrio ($NEP \sim 0$) en ambos sistemas, disminuyendo las emisiones netas de C hacia la atmósfera. La actividad fotosintética en invierno está limitada por la menor intensidad y corta duración de horas de luz (Mulholland et al., 2001; Capelletti, 2006; Roberts et al., 2007), mientras que las bajas temperaturas generan una disminución en la tasa metabólica de todos los organismos (Begon et al., 2006; Marotta et al., 2009). En otoño, primavera y verano la actividad metabólica (i.e. producción primaria bruta y respiración ecosistémica) fue más intensa.

El comportamiento metabólico en ambos sistemas se corresponde con un año en el cual las precipitaciones fueron abundantes en la región (Anexo 1). En este sentido, cabe destacar la importancia de realizar análisis a escalas más largas de tiempo para evaluar la dinámica temporal y determinar el comportamiento promedio de ambos sistemas ante variaciones climáticas interanuales (Coloso et al., 2011; Dinsmore et al., 2013; Carey & Cottingham, 2016). Esto es muy relevante especialmente si consideramos que en gran parte de la bibliografía científica sobre el tema las conclusiones obtenidas se basan en muestreos puntuales o de corto plazo (e.g. López Archilla et al., 2004; Kosten et al., 2010).

CONCLUSIONES GENERALES

Los cuatro sistemas analizados mostraron un comportamiento heterotrófico (emisión neta de C), que concuerda con la evidencia que se está acumulando actualmente a escala global sobre el rol de los ecosistemas continentales como fuente de carbono a la atmósfera. Este patrón se dio en todos los sistemas estudiados en la tesis, independientemente del uso de suelo en la cuenca y estado trófico.

Las metodologías utilizadas representaron una buena aproximación para la detección del efecto de la estacionalidad y del tipo y uso del suelo en la cuenca de drenaje sobre el comportamiento metabólico de los cuatro ecosistemas analizados. Como esperábamos, las conclusiones sobre el comportamiento de los cuatro sistemas fueron, en la mayoría de los casos, congruentes entre las metodologías, aunque se observaron algunas diferencias cuantitativas en las estimaciones de la emisión neta de CO₂. En particular, la metodología utilizada parece una metodología aplicable para la estimación del término de intercambio de oxígeno entre el cuerpo de agua y la atmósfera en lagos y arroyos es una aproximación (indirecta) aplicable y útil en sistemas acuáticos subtropicales.

En sistemas lénticos, en particular según la metodología de variación en el oxígeno disuelto, las estimaciones de comportamiento metabólico fueron más variables al considerar la heterogeneidad espacial. Esto concuerda con lo esperado teóricamente, ya que el hábitat litoral promueve una mayor actividad biológica al haber mayor biomasa por unidad de área que en el hábitat pelágico.

Se esperaba que el efecto de una mayor carga de nutrientes en el cuerpo de agua, dada por un uso intensivo del suelo en la cuenca de drenaje, promoviera la captura neta de C como CO₂. Esto fue observado en sistemas lénticos, pero no en lóticos; por lo que la validez de esta hipótesis debe ser analizada con una base de datos mayor.

Se observó una importante variabilidad diaria en las estimaciones de los diferentes parámetros metabólicos en los cuatro sistemas. En línea con la hipótesis planteada, la variabilidad a escala diaria y estacional fue mayor en sistemas lóticos respecto a sistemas lénticos. Es importante considerar que las estimaciones de metabolismo neto de esta tesis incluyeron medidas obtenidas con alta frecuencia durante varios días, mientras que muchos trabajos encontrados en la literatura utilizan medidas puntuales obtenidas una vez al día en el sistema y en varios casos, en un único día (e.g. del Giorgio et al., 1999; López Archilla et al., 2004; McCallister & del Giorgio, 2008; Kosten et al., 2010), o en otros casos medidas de alta frecuencia pero durante ciclos aún más cortos (24 o 48 horas, e.g. Cole et al., 2000).

En este sentido, y dada la varianza observada en los períodos analizados, considero importante la utilización de series de datos más extensas para obtener estimaciones más precisas del comportamiento metabólico de los ecosistemas acuáticos en general.

Por otra parte, la contribución al ciclo de carbono fue mayor en los arroyos que en los lagos someros, como también se ha sugerido en trabajos globales (Raymond et al., 2013). La magnitud de las emisiones estimadas de C desde los arroyos fue significativamente mayor (en un orden de magnitud), a la de los lagos someros (ver Figs. 6 y 15). Sin embargo, la incertidumbre en las estimaciones de metabolismo neto también fue mayor en los sistemas lóticos respecto de lagos, siendo posible la ocurrencia de una sobre - estimación de las emisiones de C como CO₂ en los primeros. Para obtener estimaciones más precisas del comportamiento metabólico (y cuantificar las emisiones de CO₂) en arroyos subtropicales, se recomienda la obtención de medidas directas de dicho coeficiente. En particular, con el objetivo de evaluar si existe un sesgo y si éste es sistemático en las estimaciones del coeficiente de reaeración.

Respecto a las estimaciones de comportamiento metabólico y de flujo de C entre el ecosistema y la atmósfera, es pertinente la discusión sobre la delimitación del sistema. Aunque existen métodos que incluyen tanto el cuerpo de agua como la cuenca de drenaje (e.g. “Eddy covariance”; Ueyama et al., 2014), la mayoría de los métodos utilizados actualmente consideran, explícita o implícitamente, que el comportamiento del cuerpo de agua refleja adecuadamente todos los procesos ocurridos en él. En este sentido, clásicamente se considera que el sistema acuático se encuentra limitado al interior del cuerpo de agua. Sin embargo, muchos de los procesos que son consecuencia de, por ejemplo, la carga de nutrientes en el agua, pueden no verse reflejados en el comportamiento metabólico estimado. La producción primaria bruta de macrófitas emergentes (usualmente localizadas en las márgenes o zonas más someras del cuerpo de agua) prácticamente no genera cambios en la concentración de oxígeno disuelto en el agua, debido a que el O₂ producido por fotosíntesis y el CO₂ producido en la respiración son liberados directamente hacia la atmósfera. En este sentido, es altamente probable que los valores de GPP sean subestimados de manera sistemática en ecosistemas acuáticos eutróficos en los cuales predominan las macrófitas emergentes o incluso plantas flotantes libres (como camalotes, repollitos de agua, etc.), que pueden constituir otro estado alternativo en lagos someros (Scheffer et al., 2003).

Por último, cabe destacar que para evaluar de manera “completa” la contribución de los cuerpos de agua dulce subtropicales al ciclo de C deberían considerarse otros procesos (e.g. secuestro de

carbono en los sedimentos, transformaciones de la materia orgánica disuelta, emisión de metano) y posiblemente una visión más integrada de la cuenca. Sin embargo, las metodologías empleadas y analizadas en esta tesis permiten un mayor conocimiento del funcionamiento de los ecosistemas analizados, lo cual puede, además, constituir una importante contribución para el desarrollo de estrategias de monitoreo ambiental.

PERSPECTIVAS

Además de las consideraciones metodológicas discutidas en la sección anterior, una de las perspectivas más claras de este trabajo involucra aumentar la extensión del estudio, para así consolidar esta herramienta y aumentar también las posibilidades de aplicarla con otros objetivos.

La aplicación y validación de este tipo de análisis a series de datos más extensas en el tiempo y el espacio, permitiría la caracterización más precisa del comportamiento de diferentes cuerpos de agua en cuanto a las emisiones de CO₂. Esto permitiría ajustar las predicciones de los efectos de cambios globales y locales sobre la emisión de gases de efecto invernadero y sus posibles retroalimentaciones con el cambio climático.

Por otra parte, también permitiría evaluar la capacidad de respuesta del ecosistema frente a cambios en el ambiente dados por la variabilidad climática a distintas escalas temporales, cambios en los usos del suelo en la cuenca y consecuente ingreso de nutrientes, materia orgánica y otras sustancias químicas que afecten el metabolismo, cambios en la trama trófica, etc.

En este sentido, la aplicación de este tipo de análisis para la implementación de estrategias de monitoreo del funcionamiento de los cuerpos de agua es factible, una vez desarrollada una línea de base sobre el metabolismo en los cuerpos de agua a monitorear. La información obtenida de esta forma, junto con datos de variables ambientales e información de las comunidades biológicas, podría ser utilizada para la detección de alertas tempranas de cambios en el funcionamiento ecosistémico (e.g. Carey & Cottingham, 2016) dados por forzantes externos.

BIBLIOGRAFÍA

- Amaral, V. (2015). Bomba de carbono microbiana a lo largo del ciclo hidrológico de una laguna costera. Tesis de Maestría. PEDECIBA-UdelaR.
- American Public Health Association (APHA, 2005). Standard methods for the examination of water and wastewater. *American Public Health Association: Washington, DC, USA*.
- Andreae, M.O., Artaxo, P., Brandao, C., Carswell, F.E., Ciccioli, P., daCosta, A.L., Culf, A.D., Estevez, J.L., Gash, J.H.C., Grace, J., Kabat, P., Lelieveld, J., Malhi, Y., Manzi, A.O., Meixner, F.X., Nobre, A.D., Nobre, C., Ruivo, M.d.L.P., Silva-Dias, M.A., Stefani, P., Valentini, R., von Jouanne, J. & Waterloo, M.J. (2002) Biogeochemical cycling of carbon, water, energy, trace gases, and aerosols in Amazonia: The LBA-EUSTACH experiments. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*. 107(20).
- Andrews, J.E., Brimblecombe, P., Jickells, T.D., Liss, P.S. & Reid, B. (1996). An introduction to environmental chemistry. II Edición. Blackwell Publishing. Capítulo 3.
- Aristegi, L., Izagirre, O. & Elozegi, A. (2009). Comparison of several methods to calculate reaeration in streams, and their effects on estimation of metabolism. *Hydrobiologia*. 635:113-124.
- Arocena, R. & Conde, D. (1999). Métodos en ecología de aguas continentales, con ejemplos de limnología en Uruguay. Ed. Instituto de Biología, sección Limnología. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Atwood, T.B., Hammill, E., Greig, H.S., Kratina, P., Shurin, J.B., Srivastava, D.S. & Richardson, J.S. (2013). Predator-induced reduction of freshwater carbon dioxide emissions. *Nature Geoscience*. 6(3): 191-194.
- Aufdenkampe, A.K., Mayorga, E., Raymond, P.A., Melack, J.M., Doney, S.C., Alin, S.R., Aalto, R.E. & Yoo, K. (2011). Riverine coupling of biogeochemical cycles between land, oceans, and atmosphere. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 9(1): 53-60.
- Barros, N., Cole, J.J., Tranvik, L.J., Prairie, Y.T., Bastviken, D., Huszar, V.L.M., del Giorgio, P. & Roland, F. (2011). Carbon emission from hydroelectric reservoirs linked to reservoir age and latitude. *Nature Geoscience*. 4(9): 593-596.
- Beaulieu, J.J., Arango, C.P., Balz, D.A. & Shuster, W.D. (2013). Continuous monitoring reveals multiple controls on ecosystem metabolism in a suburban stream. *Freshwater Biology*. 58(5): 918-937.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (2006). Ecology: From individuals to ecosystems. IV Edición. University of Chicago Press Oxford, UK.
- Beisner, B.E., Haydon, D.T. & Cuddington, K. (2003). Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 1(7): 376-382.
- Benoy, G., Cash, K., McCauley, E. & Wrona, F. (2007). Carbon dynamics in lakes of the boreal forest under a changing climate. *Environmental Reviews*. 15: 175-189.
- Bernhardt, E.S. & Likens, G.E. (2002). Dissolved organic carbon enrichment alters nitrogen dynamics in a forested stream. *Ecology*. 83(6): 1689-1700.
- Blasing, T.J. & Smith, K. (2011). "Recent Greenhouse Gas Concentrations". Trends: A Compendium of Data on Global Change. (http://cdiac.ornl.gov/pns/current_ghg.html).
- Bolker, B. (2007). Ecological Models and Data in R. *Princeton University Press*. Princeton, USA.
- Bott, T.L., Brock, J.T., Dunn, C.S., Naiman, R.J., Ovnick, R.W. & Petersen, R.C. (1985). Benthic community metabolism in four temperate stream systems: An inter-biome comparison and evaluation of the river continuum concept. *Hydrobiologia*. 123: 3-45.
- Bott, T.L., Montgomery, D.S., Arscott, D.B. & Dow, C.L. (2006). Primary productivity in receiving reservoirs: links to influent streams. *Journal of the North American Benthological Society*. 25(4):1045-1061.
- Busch, D.E. & Fisher, S.G. (1981). Metabolism of a desert stream. *Freshwater Biology*. 11(4): 301-307.
- Canfield Jr, D.E., Shireman, J.V., Colle, D.E., Haller, W.T., Watkins II, C.E., & Maceina, M.J. (1984). Prediction of chlorophyll-a concentrations in Florida lakes: importance of aquatic macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 41(3): 497-501.
- Capelletti, C. (2006). Photosynthesis and respiration in an Arctic tundra river: Modification and application of the whole-stream metabolism method and the influence of physical, biological, and chemical variables. Msc. Thesis. University of Vermont.
- Carey, C.C. & Cottingham, K.L. (2016). Cross-scale Perspectives: Integrating Long-term and High-frequency Data into Our Understanding of Communities and Ecosystems. *The Bulletin of the Ecological Society of America*. 97:129-132.

- Carmouze, J.P., Knoppers, B., & Vasconcelos, P. (1991). Metabolism of a subtropical Brazilian lagoon. *Biogeochemistry*. 14(2): 129-148.
- Carpenter, S.R., Cole, J.J., Pace, M.L., Batt, R., Brock, W.A., Cline, T., Coloso, J., Hodgson, J.R., Kitchell, J.F., Seekell, D.A., Smith, L. & Weide, B. (2011). Early Warnings of Regime Shifts: A Whole-Ecosystem Experiment. *Science*. 332: 1079-1082.
- Cavalcanti, J.R., da Motta-Marques, D., & Fragoso, C.R. (2016). Process-based modeling of shallow lake metabolism: Spatio-temporal variability and relative importance of individual processes. *Ecological Modelling*. 323: 28-40.
- Christoffersen, K., Andersen, N., Søndergaard, M., Liboriussen, L. & Jeppesen, E. (2006). Implications of climate-enforced temperature increases on freshwater pico- and nanoplankton populations studied in artificial ponds during 16 months, *Hydrobiologia*. 560: 259-266.
- Cohen, Y. & Cohen, J.Y. (2009). Statistics and Data with R: An applied approach through examples. *John Wiley & Sons*.
- Cole, J.J. & Caraco, N.F. (1998). Atmospheric exchange of carbon dioxide in a low-wind oligotrophic lake measured by the addition of SF₆. *Limnology and Oceanography*. 43: 647-656.
- Cole, J. J., Pace, M. L., Carpenter, S. R., & Kitchell, J. F. (2000). Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnology and Oceanography*. 45(8): 1718-1730.
- Cole, J.J., Prairie, Y.T., Caraco, N.F., McDowell, W.H., Tranvik, L.J., Striegl, R.G., Duarte, C.M., Kortelainen, P., Downing, J.A., Middelburg, J.J. & Melack, J. (2007). Plumbing the global carbon cycle: Integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*. 10: 172-185.
- Cole, J.J. (2013). Freshwater ecosystems and the carbon cycle. *International Ecology Institute*. Oldendorf, Germany.
- Coloso, J.J., Cole, J.J., Hanson, P.C. & Pace, M.L. (2008). Depth-integrated, continuous estimates of metabolism in a clear-water lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 65:712-722.
- Coloso, J.J., Cole, J.J. & Pace, M.L. (2011). Difficulty in Discerning Drivers of Lake Ecosystem Metabolism with High-Frequency Data. *Ecosystems*. 14(6): 935-948.
- Compton, J.E., Harrison, J.A. Dennis, R.L., Greaver, T.L., Hill, B.H., Jordan, S.J., Walker, H. & Campbell, H.V. (2011). Ecosystem services altered by human changes in the nitrogen cycle: a new perspective for US decision making. *Ecology Letters*. 14(8): 804-815.
- Conley, D.J., Paerl, H.W., Howarth, R.W., Boesch, D.F., Seitzinger, S.P., Havens, K.E., Lancelot, C. & Likens, G.E. (2009). Controlling Eutrophication: Nitrogen and Phosphorus. *Science*. 323: 1014-1015.
- Cremona, F., Laas, A., Nöges, P. & Nöges, T. (2014). High-frequency data within a modeling framework: On the benefit of assessing uncertainties of lake metabolism. *Ecological Modelling*. 294: 27-35.
- Demars, B.O.L., Manson, J.R., Lafsson, J.O., Gíslason, G.M., Gudmundsdottir, R., Woodward, G., Reiss, J., Pichler, D.E., Rasmussen, J.J. & Friberg, N. (2011). Temperature and the metabolic balance of streams. *Freshwater Biology*. 56: 1106-1121.
- Demars, B.O.L. & Manson, J.R. (2013). Temperature dependence of stream aeration coefficients and the effect of water turbulence: A critical review. *Water research*. 47:1-15.
- del Giorgio, P.A., Cole, J.J., Caraco, N.F., & Peters, R.H. (1999). Linking planktonic biomass and metabolism to net gas fluxes in northern temperate lakes. *Ecology*. 80(4): 1422-1431.
- Dervos, C.T. & Vassiliou, P. (2000). Sulfur Hexafluoride (SF₆): Global Environmental Effects and Toxic Byproduct Formation. *Journal of the Air & Waste Management Association*. 50(1): 137-141.
- Dillon, M.E., Wang, G. & Huey, R.B. (2010). Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature*. 467: 704-707.
- Dinsmore, K.J., Skiba, U.M., Billett, M.F., Rees, R.M., & Drewer, J. (2009). Spatial and temporal variability in CH₄ and N₂O fluxes from a Scottish ombrotrophic peatland: implications for modelling and up-scaling. *Soil Biology and Biochemistry*. 41(6): 1315-1323.
- Dinsmore, K.J., Billett, M.F. & Dyson, K.E. (2013). Temperature and precipitation drive temporal variability in aquatic carbon and GHG concentrations and fluxes in a peatland catchment. *Global Change Biology*. 19: 2133-2148.
- Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Duffy, J.E., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N.N., Sydeman, W.J. & Talley, L.D. (2012). Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Annual Review of Marine Science*. 4: 11-37.
- Elosegui, A. & Sabater, S. (2009). Conceptos y técnicas en ecología fluvial. Fundación BBVA.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L. & Holling, C.S. (2004). Regimen shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology*,

Evolution, and Systematics. 35: 557-581.

Frankforter, J.D., Weyers, H.S., Bales, J.D., Moran, P.W. & Calhoun, D.L. (2010). The relative influence of nutrients and habitat on stream metabolism in agricultural streams. *Environmental Monitoring and Assessment*. 168: 461-479.

Genereux, D.P. & Hemond, H.F. (1992). Determination of Gas Exchange Rate Constants for a Small Stream on Walker Branch Watershed, Tennessee. *Water resources research*. 28(9): 2365-2374.

Gordon, L.J., Peterson, G.D. & Bennett, E.M. (2008). Agricultural modifications of hydrological flows create ecological surprises. *Trends in Ecology and Evolution*. 914:211-219.

Goyenola, G., Meerhoff, M., González-Bergonzoni, I., Teixeira de Mello, F., Mazzeo, N., Ovesen, N. B., Jeppesen, E. & Kronvang, B. (2011). Effects of land use on nutrient fluxes in lowland subtropical streams (Uruguay). Congreso Brasileiro de Limnología, Natal. Setiembre de 2011.

Goyenola, G., Meerhoff, M., Teixeira de Mello, F., González-Bergonzoni, I., Graeber, D., Fosalba, C., Vidal, N., Mazzeo, N., Ovesen, N. B., Jeppesen, E. & Kronvang, B. (2015). Monitoring strategies of stream phosphorus under contrasting climate-driven flow regimes. *Hydrology and Earth System Sciences*. 19: 4099-4111.

Grace, J. (2004). Understanding and managing the global carbon cycle. *Journal of Ecology*. 92:189–202.

Grace, M.R. & Imberger, S.J. (2006). Stream Metabolism: Performing & Interpreting Measurements. *Water Studies Centre Monash University, Murray Darling Basin Commission and New South Wales Department of Environment and Climate Change*. 204.

Guillemette, F., & del Giorgio, P. A. (2012). Simultaneous consumption and production of fluorescent dissolved organic matter by lake bacterioplankton. *Environmental microbiology*. 14(6): 1432-1443.

Hanson, P.C., Bade, D.L., Carpenter, S.R. & Kratz, T.K. (2003). Lake metabolism: Relationships with dissolved organic carbon and phosphorus. *Limnology and Oceanography*. 48: 1112-1119.

Hansson, L.A., Nicolle, A., Granéli, W., Hallgren, P., Kritzberg, E., Persson, A., Björk, J., Nilsson, P.A. & Brönmark, C. (2013). Food-chain length alters community responses to global change in aquatic systems. *Nature Climate Change*. 3(3): 228-233.

Heini, A., Puustinen, I., Tikka, M., Jokiniemi, A., Leppäranta, M., & Arvola, L. (2014). Strong dependence between phytoplankton and water chemistry in a large temperate lake: spatial and temporal perspective. *Hydrobiologia*. 73(1): 139-150.

Hunt, R.J., Jardine, T.D., Hamilton, S.K. & Bunn, S.E. (2012). Temporal and spatial variation in ecosystem metabolism and food web carbon transfer in a wet-dry tropical river. *Freshwater Biology*. 57: 435-450.

Hurn, A.D., Benstead, P.B. & Parker, S.M. (2014). Seasonal changes in light availability modify the temperature dependence of ecosystem metabolism in an arctic stream. *Ecology*. 95(10): 2826-2839.

IPCC (2007). Summary for policymakers. In Solomon, S., et al. (eds.), *Climate change 2007: the physical science basis*. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, UK & NY.

IPCC (2014). *Cambio climático 2014. Impactos, adaptación y vulnerabilidad*. Resumen para responsables de políticas. Contribución del grupo de trabajo II al quinto informe de evaluación del grupo intergubernamental de expertos sobre el cambio climático.

Jankowski, K., Schindler, D.E. & Lisi, P.J. (2014). Temperature sensitivity of community respiration rates in streams is associated with watershed geomorphic features. *Ecology*. 95(10): 2707-2714.

Jennings, E., Jones, S., Arvola, L., Staehr, P., Gaiser, E., Jones, I.D., Weathers, K.C., Weyhenmeyer, G.W., Chiu, C.Y. & Eyto, E. (2012). Effects of weather-related episodic events in lakes: an analysis based on high-frequency data. *Freshwater Biology*. 57(3), 589-601.

Jeppesen, E., Lauridsen, T. L., Kairesalo, T., & Perrow, M. R. (1998). Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes. In *The structuring role of submerged macrophytes in lakes* (pp. 91-114). Springer New York.

Jeppesen, E., Kronvang, B., Olesen, J.E., Audet, J., Søndergaard, M., Hoffmann, C.C., Andersen, H.E., Lauridsen, T.L., Liboriussen, L., Larsen, S.E., Beklioglu, M., Meerhoff, M., Özen, A. & Özkan, K. (2011). Climate change effects on nitrogen loading from cultivated catchments in Europe: implications for nitrogen retention, ecological state of lakes and adaptation. *Hydrobiologia*. 663:1–21.

- Jeppesen, E., Trolle, D., Davidson, T.A., Bjerring, R., Søndergaard, M., Johansson, L.S., Lauridsen, T.L. & Meerhoff, M. (2015). Major changes in CO₂ efflux when shallow lakes shift from a turbid to a clear water state. *Hydrobiologia*. 1-12.
- Jiao, N., Herndl, G.J., Hansell, D.A., Benner, R., Kattner, G., Wilhelm, S.W., Kirchman, D.L., Weinbauer, M.G., Luo, T., Chen, F. & Azam, F. (2010). Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean. *Nature Reviews Microbiology*. 8(8): 593-59.
- Kelly, M.G., Hornberger, G.H. & Cosby, B.J. (1974). Continuous automated measurement of rates of photosynthesis and respiration in an undisturbed river community. *Limnology and Oceanography*. 19: 305-312.
- Kemp, W.M. & Boynton, W.R. (1980). Influence of Biological and Physical Processes on Dissolved Oxygen Dynamics in an Estuarine System: Implications for Measurement of Community Metabolism. *Estuarine and Coastal Marine Science*. 9: 407-431.
- Kemp, W.M., Smith, E.M., Marvin-Dipasquale, M. & Boynton, W.R. (1997). Organic carbon balance and net ecosystem metabolism in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*. 150: 229-248.
- Kosten, S., Roland, F., Da Motta Marques, D.M.L., Van Nes, E.H., Mazzeo, N., Sternberg, L.dS.L., Scheffer, M. & Cole, J.J. (2010). Climate-dependent CO₂ emissions from lakes. *Global biogeochemical cycles*. 24:1-7.
- Krinner, G. (2003). Impact of lakes and wetlands on boreal climate. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 108(16).
- Kruk, C., Rodríguez-Gallego, L., Quintans, F., Lacerot, G., Scasso, F., Mazzeo, N., Meerhoff, M. & Paggi, J.C. (2007). Biodiversidad y calidad de agua de 18 pequeñas lagunas en la costa sureste de Uruguay. *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. Montevideo: Vida Silvestre Uruguay, GRAPHIS Ltd.
- Lashof, D.A. & Ahuja, D.R. (1990). Relative contributions of greenhouse emissions to global warming. *Letters to nature*. 344: 529-531.
- Lenth, R.V. (2015). estimability: Estimability Tools for Linear Models. R package version 1.1. <http://CRAN.R-project.org/package=estimability>
- Lenth, R.V. & Herva, M. (2015). lsmeans: Least-Squares Means. R package version 2.19. <http://CRAN.R-project.org/package=lsmeans>
- Lewontin, R.C. (1969). The meaning of stability. *Brookhaven symposia in biology*. 22: 13-23.
- Liboriussen, L. & Jeppesen, E. (2003). Temporal dynamics in epipelagic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and a turbid shallow lake. *Freshwater Biology*. 48(3): 418-431.
- Liss, P. & Merlivat, L. (1986). Air-sea gas exchange rates: Introduction and synthesis. In *The role of air-sea exchange in geochemical cycling* (pp. 113-127). Springer Netherlands.
- Liu, L. & Greaver, T.L. (2009). A review of nitrogen enrichment effects on three biogenic GHGs: the CO₂ sink may be largely offset by stimulated N₂O and CH₄ emission. *Ecology Letters*. 12:1103-1117.
- Lodge, D.M., Barko, J. W., Strayer, D., Melack, J. M., Mittelbach, G. M., Howarth, R. W., Menge, B. & Titus, J. E. (1988). Spatial heterogeneity and habitat interactions in lake communities. In *Complex interactions in lake communities* (pp. 181-208). Springer New York.
- López Archilla, A.I., Mollá, S., Coletto, M.C., Guerrero, M.C. & Montes, C. (2004). Ecosystem metabolism in a Mediterranean shallow lake. (Laguna de Santa Olalla, Doñana National Park, SW, Spain). *Wetlands*. 4: 848-858.
- Lopez Urrutia, A., San Martin, E., Harris, R.P. & Irigoien, X. (2006). Scaling the metabolic balance of the oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 103: 8739-8744.
- Lu, C. & Tian, H. (2013). Net greenhouse gas balance in response to nitrogen enrichment: perspectives from a coupled biogeochemical model. *Global Change Biology*. 19: 571-588.
- Lupón, A., Martí, E., Sabater, F. & Bernal, S. (2016). Green light: gross primary production influences seasonal stream N export by controlling fine-scale N dynamics. *Ecology*. 97(1): 133-144.
- Luque, G.M., Hochberg, M.E., Holyoak, M., Hossaert, M., Gaill, F.B. & Courchamp, F. (2013). Ecological effects of environmental change. *Ecology Letters*. 16: 1-3.
- Maberly, S.C. (1996). Diel, episodic and seasonal changes in pH and concentrations of inorganic carbon in a productive lake. *Freshwater Biology*. 35: 579-598.
- Marcé, R., Obrador, B., Morguá, J.A., Riera, J.L., López, P. & Armengol, J. (2015). Carbonate weathering as a driver of CO₂ supersaturation in lakes. *Nature Geoscience*. 8: 107-111.

- Marotta, H., Duarte, C.M., Sobek, S. & Enrich-Prast, A. (2009). Large CO₂ disequilibria in tropical lakes. *Global Biogeochemical Cycles*. 23: 1-4.
- Mazzeo, N., Rodríguez-Gallego, L., Kruk, C., Meerhoff, M., Gorga, J., Lacerot, G., Quintans, F., Loureiro, M., Larrea, D. & García-Rodríguez, F. (2003). Effects of *Egeria densa* Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. *Hydrobiologia*. 506(1-3), 591-602.
- McCallister, S.L., & del Giorgio, P.A. (2008). Direct measurement of the d¹³C signature of carbon respired by bacteria in lakes: Linkages to potential carbon sources, ecosystem baseline metabolism, and CO₂ fluxes. *Limnology and oceanography*. 53(4): 1204.
- McCutchan, J.H., Lewis, J.R. & Saunders, J.E. (1998). Uncertainty in the estimation of stream metabolism from open-channel oxygen concentrations. *Journal of the North American Benthological Society*. 17(2):155-164.
- McNair, J.N., Gereaux, L.C., Weinke, A.D., Sesselmann, M.R., Kendall, S.T. & Biddanda, B.A. (2013). New methods for estimating components of lake metabolism based on free-water dissolved-oxygen dynamics. *Ecological Modelling*. 263: 251-263.
- McNair, J.N., Sesselmann, M.R., Kendall, S.T., Gereaux, L.C., Weinke, A.D. & Biddanda, B.A. (2015). Alternative approaches for estimating components of lake metabolism using the free-water dissolved-oxygen (FWDO) method. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*. 186(1-2): 21-44.
- Meerhoff M., Mazzeo N., Moss, B. & Rodríguez Gallego, L. (2003). The structuring role of free-floating versus submerged plants in a shallow subtropical lake. *Aquatic Ecology*. 37: 337-391.
- Meerhoff, M., Clemente, J.M., Teixeira de Mello, F., Iglesias, C., Pedersen, A. & Jeppesen, E. (2007). Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes?. *Global Change Biology*. 13: 1888-1897.
- Meerhoff M, Teixeira de Mello, F., Kruk, C., Alonso, C., González-Bergonzoni, I., Pacheco, J.P., Lacerot, G., Arim, M., Beklioglu, M., Brucet, S., Goyenola, G., Iglesias, C., Mazzeo, N., Kosten, S. & Jeppesen, E. (2012). Environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. *Advances in Ecological Research*. 46: 259-349.
- Meerhoff M, Clemente, J.M., Fosalba, C., Gaucher, L., Gerhard, M., González Bergonzoni, I., Goyenola, G., Iglesias, C., Jeppesen, E., Mazzeo, N., Pacheco, J.P., Sarthou, F., Teixeira de Mello, F. y Vidal, N. (2013). Efectos del uso de la tierra y la variabilidad climática en el funcionamiento de ecosistemas continentales. Informe final ANII, Fondo Clemente Estable. Maldonado, CURE-UDELAR.
- Meinshausen, M., Meinshausen, N., Hare, W., Raper, S.C.B., Frieler, K., Knutti, R., Frame, D.J. & Allen, M.R. (2009). Greenhouse-gas emission targets for limiting global warming to 2°C. *Nature*. 458:1158-1162.
- Meinshausen, M., Smith, S.J., Calvin, K., Daniel, J.S., Kainuma, M.L.T., Lamarque, J.F., Matsumoto, K., Montzka, S.A., Raper, S.C.B., Riahi, K., Thomson, A., Velders, G.J.M., & van Vuuren, D.P.P. (2011). The RCP greenhouse gas concentrations and their extensions from 1765 to 2300. *Climatic Change*. 109: 213-241.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). Ecosystems and human well-being. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Mollá, S., Maltchik, L. & Casado, C. (1994). Primeros datos sobre el metabolismo de un arroyo temporal Mediterráneo de Sierra Morena (Córdoba). *Limnética*. 10 (1): 59-67.
- Moss, B., Kosten, S., Meerhoff, M., Battarbee, R.W., Jeppesen, E., Mazzeo, N., Havens, K., Lacerot, G., Liu, Z., De Meester, L., Paerl, H. & Scheffer, M. (2011). Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters*. 1: 101-105.
- Mulholland, P.J., Fellows, C.S., Tank, J.L., Grimm, N.B., Webster, J.R., Hamilton, S.K., Martí, E., Ashkenas, L., Bowden, W.B., Dodds, W.K., McDowell, W.H., Paul, M.J. & Peterson, B.J. (2001). Inter-biome comparison of factors controlling stream metabolism. *Freshwater Biology*. 46: 1503-1517.
- Mulholland, P.J., Houser, J.N. & Maloney, K.O. (2005). Stream diurnal dissolved oxygen profiles as indicators of in-stream metabolism and disturbance effects: Fort Benning as a case study. *Ecological Indicators*. 5: 243-252.
- Norton, B. (1992). Sustainability, Human Welfare, and Ecosystem Health. *Environmental Values*. Eds. White Horse Press. 1(2): 97-111.

- O' Connor, B.L., Harvey, J.W. & McPhillips, L.E. (2012). Thresholds of flow-induced bed disturbances and their effects on stream metabolism in an agricultural river. *Water resources research*. 48:1-18.
- Odum, H.T. (1956). Primary production in flowing waters. *Limnology & Oceanography*. 1: 102-117.
- Oechel, W.C., Hastings, S.J., Vourlitis, G., Jenkins, M., Riechers, G. & Grulke, N. (1993). Recent change of Arctic ecosystems from a net carbon dioxide sink to a source. *Letters to Nature*. 361:520-523.
- Pacheco, F.S., Roland, F. & Downing, J.A. (2013). Eutrophication reverses whole-lake carbon budgets. *Inland Waters*. 4: 41-48.
- Paerl, H.W., Hall, N.S. & Calandrino, E.S. (2011). Controlling harmful cyanobacterial blooms in a world experiencing anthropogenic and climatic-induced change. *Science of the Total Environment*. 409:1739-1745.
- Parmesan, C., Burrows, M.T., Duarte, C.M., Poloczanska, E.S., Richardson, A.J., Schoeman, D.S. & Singer, M.C. (2013). Beyond climate change attribution in conservation and ecological research. *Ecology Letters*. 16: 58-71.
- Perkins, D., Reiss, J., Yvon-Durocher, G. & Woodward, G. (2010). Global change and food webs in running waters. *Hydrobiologia*. 657: 181-198.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D & R Development Core Team (2013). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-113.
- Patiño, J.F., León Peláez, J.D., Montes, L.E. & Hernández, L.C. (2007). Propuesta metodológica para comparar el efecto de diferentes coberturas vegetales en la regulación de caudales en cuencas hidrográficas. Aplicación en la microcuenca de la Quebrada la Murciélago, Antioquia. Nota técnica. *Avances en recursos hidráulicos*. 15: 89-100.
- Poff, N. L., Brinson, M. M., & Day, J. W. (2002). Aquatic ecosystems and global climate change. *Pew Center on Global Climate Change*. Arlington, VA, 44.
- Rasmussen, J.J., Baatrup-Pedersen, A., Riis, T. and Friberg, N. (2011). Stream ecosystem properties and processes along a temperature gradient. *Aquatic Ecology*. 45(2): 231-242.
- Raymond, P.A., Hartmann, J., Lauerwald, R., Sobek, S., McDonald, C., Hoover, M., Butman, D., Striegl, R., Mayorga, E., Humborg, C., Kortelainen, P., Dürr, H., Meybeck, M., Ciais, P. & Guth, P. (2013). Global carbon dioxide emissions from inland waters. *Nature*. 503: 355-359.
- Reche, I., Pace, M.L., & Cole, J.J. (1998). Interactions of photobleaching and inorganic nutrients in determining bacterial growth on colored dissolved organic carbon. *Microbial Ecology*. 36(3-4): 270-280.
- Roberts, B., Mulholland, P.J. & Hill, W.R. (2007). Multiple scales of temporal variability in ecosystem metabolism rates: Results from two years of continuous monitoring in a forested headwater stream. *Ecosystems*. 10: 588-606.
- Russ, M.E., Ostrom, N.E., Gandhi, H. & Ostrom, P.H. (2004). Temporal and spatial variations in R:P ratios in Lake Superior, an oligotrophic freshwater environment. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 109:1-16.
- Rusticucci, M., Marengo, J., Penalba, O., & Renom, M. (2010). An intercomparison of model-simulated in extreme rainfall and temperature events during the last half of the twentieth century. Part 1: mean values and variability. *Climatic Change*. 98(3-4): 493-508.
- Salas, H. & Martino, P. (1991). A simplified phosphorus trophic state model for warm-water tropical lakes. *Water Resources*. 25: 341-350.
- Sargent, M.C., & Austin, T.S. (1949). Organic productivity of an atoll. *Eos. Transactions American Geophysical Union*. 30(2): 245-249.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.L., Moss, B. & Jeppesen, E. (1993). Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution*. 8(8): 275-278.
- Scheffer, M., Szabó, S., Gagnani, A., Van Nes, E.H., Rinaldi, S., Kautsky, N., Norberg, J., Roijackers, R.M. & Franken, R.J. (2003). Floating plant dominance as a stable state. *Proceedings of the national academy of sciences*. 100(7): 4040-4045.
- Schimel, D.S. (1995). Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology*. 1: 77-91.
- Siegenthaler, U. & Sarmiento, J.L. (1993). Atmospheric carbon dioxide and the ocean. *Nature*. 365: 119-125.
- Smith, S.V. & Mackenzie, F.T. (1987). The ocean as a net heterotrophic system: Implications from the biogeochemical cycle. *Global Biogeochemical Cycles*. 1(3): 187-198.

- Staehr, P.A., Bade, D., Van de Bogert, M.C., Koch, G.R., Williamson, C., Hanson, P., Cole, J.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, J.J., Sand-Jensen, K. & Smith, S.V. (2012). The metabolism of aquatic ecosystems: history, applications, and future challenges. *Aquatic Sciences*. 74:15–29.
- Stumm, W. & Morgan, J.J. (1996) Aquatic chemistry, chemical equilibria and rates in natural waters. *Environmental Science and Technology Series*.
- Talling, J.F. & Lamoalle, J. (1998). Ecological Dynamics of Tropical Inland Waters. Cambridge University Press (UK). 441pp.
- Teixeira de Mello, F., Meerhoff, M., Pekcan-Hekim, Z. & Jeppesen, E. (2009). Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology*. 54(6): 1202-1215.
- Teixeira-de Mello, F., Meerhoff, M., Baattrup-Pedersen, A., Maigaard, T., Kristensen, P.B., Andersen, T.K., Clemente, J.M. & Riis, T. (2012). Community structure of fish in lowland streams differ substantially between subtropical and temperate climates. *Hydrobiologia*. 684(1): 143-160.
- Tobias, C.R., Bolke, J.K. & Harvey, W. (2007). The oxygen-18 isotope approach for measuring aquatic metabolism in high-productive waters. *Limnology and Oceanography*. 52: 1439-1453.
- Tranvik, L.J. (1993). Microbial transformation of labile dissolved organic matter into humic-like matter in seawater. *FEMS Microbiology Ecology*. 12(3): 177-183.
- Trolle, D., Staehr, P.A., Davidson, T.A., Bjerring, R., Lauridsen, T.L., Søndergaard, M & Jeppesen, E. (2012). Seasonal dynamics of CO₂ flux across the surface of shallow temperate lakes. *Ecosystems*. 15: 336–347.
- Tsai, J.W., Kratz, T.K., Hanson, P.C., Wu, J.T., Chang, W.Y., Arzberger, P.W., Shihlin, B., Panglin, H.M & Chiu, C.Y. (2008). Seasonal dynamics, typhoons and the regulation of lake metabolism in a subtropical humic lake. *Freshwater Biology*. 53(10): 1929-1941.
- Uehlinger, U. (2000). Resistance and resilience of ecosystem metabolism in a flood-prone river system. *Freshwater Biology*. 45(3): 319-332.
- Ueyama, M., Iwata, H., & Harazono, Y. (2014). Autumn warming reduces the CO₂ sink of a black spruce forest in interior Alaska based on a nine-year eddy covariance measurement. *Global change biology*. 20(4): 1161-1173.
- Van de Bogert, M.C., Carpenter, S.R., Cole, J.J. & Pace, M.L. (2007). Assessing pelagic benthic metabolism using free water measurements. *Limnology and Oceanography: Methods*. 5: 145-155.
- Vidal, L. & Kruk, C. (2008). *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) extends its distribution to Latitude 34° 53'S: taxonomical and ecological features in Uruguayan eutrophic lakes. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*. 3(2): 142-151.
- Vidal-Abarca, M.R., Gómez, R. & Suárez, M.L. (2004). Los ríos de las regiones semiáridas. *Ecosistemas*. 13 (1): 16-28.
- Vitousek, P.M. (1994). Beyond global warming: Ecology and global change. *Ecology*. 75(7): 1861-1876.
- Vollenweider, R.A. (1968). Water management research. Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. *Technical Report to the Organization for Economic Cooperation and Development*. OECD, Paris.
- Wei, W., Weile, C. & Shaopeng, W. (2010). Forest soil respiration and its heterotrophic and autotrophic components: Global patterns and responses to temperature and precipitation. *Soil Biology & Biochemistry*. 42: 1236-1244.
- Williams, P.J. & del Giorgio, P.A. (2005). Respiration in aquatic ecosystems: history and background. *Respiration in aquatic ecosystems*. Oxford University Press, Oxford. 1-17.
- Woodward, G. & Hildrew, A.G. (2002). Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*. 71: 1063-1074.
- Young, R.G. & Huryn, A.D. (1999). Effects of land use on stream metabolism and organic matter turnover. *Ecological applications*. 9(4): 1359-1376.
- Young, R.G., Townsend, C.R., & Matthaei, C. (2004). Functional indicators of river ecosystem health an interim guide for use in New Zealand. *Cawthron Rep*. 870: 495-523.
- Yvon Durocher, G., Jones, J.I., Trimmer, M., Woodward, G. & Montoya, J.M. (2010). Warming alters the metabolic balance of ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 365: 2117-2126.

Yvon Durocher, G., Montoya, J. M., Woodward, G., Jones, J., & Trimmer, M. (2011). Warming increases the proportion of primary production emitted as methane from freshwater mesocosms. *Global change biology*. 17(2): 1225-1234.

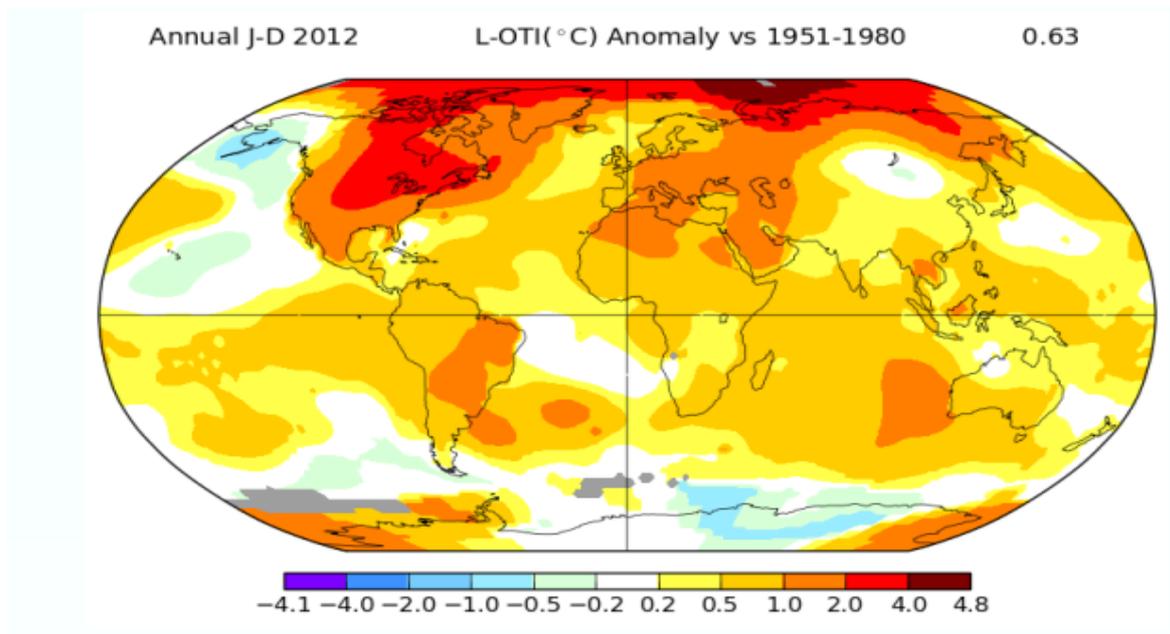
Yvon Durocher, G., Caffrey, J.M., Cescatti, A., Dossena, M., del Giorgio, P.A., Gasol, J.M., Montoya, J.M., Pumpanen, J., Staehr, P.A., Trimmer, M., Woodward, G. & Allen, A.P. (2012). Reconciling the temperature dependence of respiration across timescales and ecosystem types. *Nature*. 487: 472-476.

Zahraeifard, V. & Deng, Z. (2012). VART Model-Based Method for Estimation of Instream Dissolved Oxygen and Reaeration Coefficient. *Journal of Environmental Engineering*.138: 518-524.

Zar, J.H. (1984). Bioestatistical analysis. Department of Biological Sciences. 842 pp. Northern Illinois University, EEUU.

ANEXO 1: Condiciones climáticas durante el año 2012

Temperatura promedio anual del año 2012. Mapa de anomalías en la temperatura media del aire, respecto al período 1951-1980. Fuente <http://data.giss.nasa.gov/gistemp/maps/>



Índice de precipitación estandarizado en 2012 y valoración cualitativa del comportamiento promedio a escala mensual respecto al período 1981 – 2010. El índice evalúa déficit o exceso de precipitación a escala mensual. El comportamiento es clasificado en 7 categorías ordenadas de forma creciente, (sequía extrema (SE); sequía severa (SS); sequía leve (SL); comportamiento promedio (N); precipitaciones abundantes (PA); precipitaciones muy abundantes (PMA) y precipitaciones extremadamente abundantes (PEA)). Se muestra el índice obtenido a partir de los registros de estaciones meteorológicas ubicadas en el departamento de Florida (arroyos) y Laguna del sauce (lagos). Fuente (www.meteorologia.com.uy/ServCli/ipe).

Mes del año	Florida		Laguna del Sauce	
	índice	clasificación	índice	clasificación
2012				
Enero	-0,60	SL	-2,38	SE
Febrero	0,74	PA	0,96	PA
Marzo	0,38	N	2,94	PEA
Abril	----	---	----	---
Mayo	-0,54	SL	0,19	N
Junio	-0,19	N	1,66	PMA
Julio	-1,26	SL	1,22	PA
Agosto	1,27	PA	3,10	PEA
Setiembre	0,19	N	2,69	PEA
Octubre	2,07	PEA	1,39	PMA
Noviembre	----	---	----	---
Diciembre	1,94	PMA	1,36	PMA

ANEXO 2: Ecuaciones utilizadas para estimaciones de metabolismo neto en arroyos. Martí, E (2011)

Datos utilizados:

- Concentración de oxígeno disuelto (aguas arriba y aguas abajo del tramo analizado) en mg L^{-1} , obtenidas cada 15 minutos
- Temperatura promedio del agua, obtenida cada 15 minutos ($^{\circ}\text{C}$)
- Caudal, promedio diario (L s^{-1})
- Concentración de saturación de oxígeno en agua, calculada cada 15 minutos (mg L^{-1})
- Tiempo de viaje del agua entre una sonda y otra, promedio diario (en minutos)
- Área del tramo (m^2)
- Fotoperíodo (horas de luz)

$$kO_{2t} = kO_{2NT} (1 + (T_{12e} - T_n) \times 0,0241)$$

$$R_n = (\Delta[\text{OD}]_{t(n)} \times Q) - kO_{2t}$$

$$\text{GPP} = \Sigma(Q(\Delta[\text{OD}]_t - (\text{Déficit } [\text{OD}]_t \times kO_{2t} \times \tau)) - R_n) \times \text{Á}^{-1}$$

$$\text{RE} = (R_n \times 24) \times \text{Á}^{-1}$$

$$\text{NEP} = -\text{GPP} + \text{RE}$$

Donde: kO_{2t} es el flujo de oxígeno entre el agua y la atmósfera en el instante “t”, calculado a partir del coeficiente de reaeración (kO_{2NT}), obtenido según el método de regresión nocturna en minutos⁻¹ y corregido por la temperatura promedio ($^{\circ}\text{C}$) del tramo en el instante “t” (T_{12e}) y la temperatura promedio del tramo durante la noche (T_n).

R_n representa la respiración ecosistémica durante la noche.

$\Delta[\text{OD}]_{t(n)}$ la variación en la concentración de oxígeno disuelto entre la sonda colocada aguas arriba y la sonda aguas abajo en el instante “t” (considerando únicamente las medidas realizadas durante la noche).

Q representa el caudal en L s^{-1} .

GPP es la producción primaria bruta de cada ciclo de 24 horas, en $\text{g O}_2 \text{ m}^{-2}$.

$\Delta[\text{OD}]_t$ la diferencia de concentración en el oxígeno disuelto (mg L^{-1}) entre la sonda aguas arriba y la sonda colocada aguas abajo.

Déficit $[\text{OD}]_t$ es el promedio de la diferencia entre la concentración de saturación de oxígeno y la concentración medida de ambas sondas.

τ el tiempo de viaje promedio del agua entre una sonda y otra (minutos).

Á^{-1} el área del tramo en m^2 .

RE la respiración ecosistémica de cada ciclo de 24 horas, en $\text{g O}_2 \text{ m}^{-2}$.

NEP representa el metabolismo neto del sistema durante el ciclo diario expresado en gramos de oxígeno por unidad de superficie (m^{-2}).

ANEXO 3: Ecuaciones utilizadas para estimaciones de metabolismo neto según el método de variación en el oxígeno disuelto en lagos (Staeher et al., 2010)

Datos utilizados:

- Concentración de oxígeno disuelto (mg L^{-1}) obtenida cada 30 minutos
- Temperatura del agua, obtenida cada 30 minutos ($^{\circ}\text{C}$)
- Profundidad de la zona de mezcla, medida cada 15 días (m)
- Velocidad del viento a 2 metros sobre la superficie del agua, estimada cada 30 minutos (m s^{-1})
- Fotoperíodo

$$U_{10} = U_z \times 1,4125 z^{-0,15}$$

$$Sc = 0,0476 \times T^3 + 3,7818 \times T^2 - 120,1 \times T + 1800,6$$

$$k = ((2,07 + 0,215 \times U_{10}^{1,7})/100) \times ((Sc/600)^{-0,5})$$

$$F = k \times (O_{2 \text{ sat}} - O_{2 \text{ m}})$$

$$NEP_{\text{hr}} = \Delta O_2 - F / z_{\text{mix}}$$

$$NEP_{\text{día}} = NEP_{\text{hr-día}} \times \text{fracción de horas de luz} \times 24$$

$$R_{\text{hr}} = NEP_{\text{hr-noche}}$$

$$R_{\text{día}} = R_{\text{hr}} \times \text{fracción de horas de luz} \times 24$$

$$R_{\text{total}} = R_{\text{hr}} \times 24$$

$$GPP = - NEP_{\text{día}} + R_{\text{día}}$$

$$NEP = - GPP + R_{\text{total}}$$

Donde:

U_{10} es la velocidad del viento a 10 metros sobre la superficie del agua y U_z es la velocidad del viento, ambas en (m s^{-1}), a la altura “z” (m) (en nuestro caso $z = 2$).

Sc el número de Schmidt obtenido a partir de la temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$).

k la velocidad del pistón (m h^{-1}).

F la difusión de oxígeno entre la atmósfera y el cuerpo de agua ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) obtenido a partir de “k” y la diferencia entre la concentración de saturación de oxígeno ($O_{2 \text{ sat}}$) y la concentración de oxígeno medida por la sonda ($O_{2 \text{ m}}$), ambas concentraciones en $\text{mg de O}_2 \text{ L}^{-1}$.

NEP_{hr} representa el metabolismo de una hora por metro cúbico ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ hr}^{-1}$) obtenido a partir de la variación de la concentración de oxígeno disuelto en una hora (ΔO_2 ($\text{mgO}_2 \text{ L}^{-1}$)), la difusión de oxígeno entre la atmósfera y el cuerpo de agua (F) y la profundidad de la zona de mezcla (z_{mix} (m)). $NEP_{\text{día}}$ es el metabolismo total durante el día ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-3}$ duración del día $^{-1}$).

$NEP_{\text{hr-día}}$ es el promedio metabólico por hora, durante las horas de luz.

La fracción de horas de luz obtenida a partir de datos de fotoperíodo (horas de luz/24).

R_{hr} ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ hr}^{-1}$) respiraci3n promedio por hora, obtenida a partir del metabolismo promedio por hora en ausencia de luz (noche).

$R_{\text{día}}$ es la respiraci3n durante las horas de luz y R_{total} la respiraci3n de todo el ciclo de 24 horas, GPP la producci3n primaria bruta ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ día}^{-1}$) y NEP el metabolismo neto ($\text{gO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ día}^{-1}$).

ANEXO 4: Ecuaciones utilizadas para estimaciones de metabolismo neto según el modelo de difusión de film en lagos. (Trolle et al., 2012; Jeppesen et al., 2015)

Datos utilizados:

- Temperatura del agua, obtenida cada 30 minutos (°C)
- pH del agua, medido cada 30 minutos
- Alcalinidad total del agua, medida con una frecuencia mensual ($\mu\text{Eq L}^{-1}$)
- Conductividad específica, medida cada 30 minutos ($\mu\text{S cm}^{-1}$)
- Velocidad del viento a 2 metros sobre la superficie del agua, estimada cada 30 minutos (m s^{-1})
- Presión parcial de CO_2 en aire (μAtm), obtenido a partir de datos diarios de presión atmosférica y el promedio anual de la concentración de CO_2 en aire

Fuerza iónica y constantes

$$\text{FI} = (1,6 \times 10^{-5}) \times \text{CE}$$

$$\text{K}_H = 10^{-(a \times T^2 + b \times T + c)} \times (-d \times \text{FI}^3 + e \times \text{FI}^2 + f \times \text{FI} - g)$$

$$\text{K}_1 = 10^{-(h \times T^2 - i \times T + j)} \times (k \times \text{FI}^4 - m \times \text{FI}^3 + n \times \text{FI}^2 - p \times \text{FI} + 1)$$

donde:

FI es la fuerza iónica; CE representa la conductividad específica; K_H la constante de la ley de Henry ($\text{mol L}^{-1} \text{Atm}^{-1}$); K_1 un parámetro ($\text{mol L}^{-1} \text{Atm}^{-1}$) y "T" la Temperatura en °C.

Las letras representan los siguientes valores (constantes): a = 0,0000895; b = 0,0167664; c = 1,1082517; d = 0,1658893; e = 0,1466171; f = 0,0462547; g = 1,0002441; h = 0,0001246; i = 0,0122074; j = 6,5755104; k = 1,0863225; m = 2,1361913; n = 1,4309565 y p = 0,4377806.

El símbolo "^^" representa el operador de potencia.

Viento

$$\text{K} = ((2,07 + 0,215 (\text{V}^{1,7})) + (0,72 \times \text{V}) + (0,228 \times \text{V}^{2,2} + 0,168)) / 3$$

donde:

V es la velocidad del viento a 2 metros de altura (m s^{-1}); K (en cm h^{-1}) es estimado a partir del promedio de tres ecuaciones diferentes de un coeficiente relacionado con el kO_2 (coeficiente de intercambio de oxígeno entre el cuerpo de agua y la atmósfera).

Flujo de C sin considerar la potenciación química

$$\text{CO}_{2w} = (10^{-\text{pH}} \times 10^{-6} \times \text{Alcalinidad}) / \text{K}_1$$

$$\text{CO}_{2\text{sat}} = \text{K}_H \times (\text{pCO}_2 \times 10^{-6})$$

$$\text{CO}_{2\text{flux}} = ((\text{K} \times (\text{CO}_{2w} - \text{CO}_{2\text{sat}}))) \times 12,0107 \times 10 \times 24$$

donde:

CO_{2w} es la concentración de dióxido de carbono en agua (moles L^{-1}); $\text{CO}_{2\text{sat}}$ representa la concentración de saturación de dióxido de carbono en agua en moles L^{-1} ; $\text{CO}_{2\text{flux}}$ el flujo de C entre el agua y la atmósfera en $\text{g m}^{-2} \text{día}^{-1}$.

Cálculos del flujo de C considerando la potenciación química (aproximación utilizada en esta tesis)

$$\begin{aligned}Korr &= (0,5 \times (FI)^{0,5}) / (1+1,4 \times (FI)^{0,5}) \\pK_1 &= (3403,71 / T_k) + (0,03279 \times T_k) - 14,84 - Korr \\pK_2 &= (2902,39 / T_k) + (0,02379 \times T_k) - 10,50 - Korr \\pK_w &= (4470,99 / T_k) + (0,01706 \times T_k) - 6,09 - Korr \\OH &= 10 \wedge (pH - pK_w + 3) \\r_1 &= 10 \wedge (pK_1 - pH) \\r_2 &= 10 \wedge (pH - pK_2) \\HCO_3 &= (A_t \times 1000 - OH) / (1 + 2 \times r_2) \\CO_3 &= r_2 \times HCO_3 \\CO_2 &= r_1 \times HCO_3 \\TCO_2 &= HCO_3 + CO_3 + CO_2 \\pK_h &= 0,014 \times T + 1,12 \\K_h &= 10 \wedge (-1 \times pK_h) \\a_h &= 10 \wedge (-1 \times pH) \\K_1 &= 10 \wedge (-1 \times pK_1) \\K_2 &= 10 \wedge (-1 \times pK_2) \\D &= 5019 \times e \wedge (-19,51 / 0,0831451 / T_k) \times 10^{-5} \\XR_{CO_2} &= 1246,98 + ((-6,19 \times 10^4) / T_k - (183 \times \text{Ln}(T_k))) \\R_{CO_2} &= e \wedge (XR_{CO_2}) \\XR_{OH}K_w &= (-930,13 + 10^4 \times 3,1 / T_k + 140,9 \times \text{Ln}(T_k)) \\R_{OH}K_w &= e \wedge (XR_{OH}K_w) \\R &= R_{CO_2} + R_{OH}K_w \\T_a &= 1 + a_H^2 \times (K_1 \times K_2 + K_1 \times a_h)^{-1} \\Q &= (R \times T_a / D)^{0,5} \\Z &= D / (K / 3600) \\β &= T_a / ((T_a - 1) + (\text{TANH}(Q \times Z) / (Q \times Z))) \\CO_{2\text{pot}} &= CO_{2\text{flux}} \times β\end{aligned}$$

donde:

FI es la fuerza iónica; T_k es la temperatura del agua en °K; pH es el pH del agua; HCO_3 es la cantidad de C en agua como bicarbonato; A_t es la alcalinidad total del agua; CO_3 la cantidad de C en agua como carbonato; CO_2 la cantidad de C en agua como dióxido de C; TCO_2 la cantidad total de C en agua; T es la temperatura del agua en °C; β es la potenciación química del flujo, debido al pH del agua; TANH representa la tangente hiperbólica y $CO_{2\text{pot}}$ representa el flujo total potenciado de C entre el cuerpo de agua y la atmósfera en g C m⁻² día⁻¹ y el símbolo “^” representa el operador de potencia.

ANEXO 5: Modelos estadísticos evaluados para el análisis de metabolismo

Arroyos

Y_{ij} representa la variable de respuesta en cada caso (Y_{ij} = Metabolismo Neto (NEP), $n = 64$; Y_{ij} = Producción primaria bruta (GPP), $n = 48$; Y_{ij} = Índice de autotrofia (GPP/RE), $n = 48$)

μ es la media general de todos los grupos de datos

α_i el efecto de la estación del año “i”

β_j el efecto dado por el arroyo “j”

$\alpha_i\beta_j$ el efecto de la interacción entre la estación “i” y el sistema “j”

ε_{ij} el término de error asociado a cada una de las “unidades experimentales” (i.e. cada sistema en cada estación del año).

$i=1,2,3,4$; $j=1,2$.

Se reportan los grados de libertad (g.l.) de cada uno de los modelos y el AIC calculado como:

$AIC = -2 \log \text{Likelihood} + 2$ (# de parámetros).

El asterisco marca el AIC del modelo seleccionado. n es el número de datos (días) para el cual se ajustó el modelo.

Modelo	NEP		GPP		GPP/RE	
	g.l.	AIC	g.l.	AIC	g.l.	AIC
$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha_i\beta_j + \varepsilon_{ij}$	47	518,62*	35	130,64	35	-31,27*
$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$	50	539,55	37	136,38	37	-23,18
$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \varepsilon_{ij}$	51	568,78	38	136,30	38	-8,23
$Y_{ij} = \mu + \beta_j + \varepsilon_{ij}$	53	539,55	39	136,38	39	-23,18

Lagos

Y_{ij} representa la variable de respuesta en cada caso (Y_{ij} = Metabolismo Neto (NEP) según el método de variación en el oxígeno disuelto e Y_{ij} = Flujo de C (como CO_2) desde el lago hacia la atmósfera, según el modelo de difusión de film. Estimaciones realizadas, en ambos casos, para la zona pelágica y promedio ponderado (i.e. considerando la zona pelágica y litoral))

μ es la media general de todos los grupos de datos

α_i el efecto de la estación del año “i”

β_j el efecto dado por el lago “j”

$\alpha_i\beta_j$ el efecto de la interacción entre la estación “i” y el sistema “j”

ε_{ij} el término de error asociado a cada una de las “unidades experimentales” (i.e. cada sistema en cada estación del año).

$i=1,2,3,4$; $j=1,2$.

Se reportan los grados de libertad (g.l.) de cada uno de los modelos y el AIC calculado como:

$AIC = -2 \log \text{Likelihood} + 2$ (# de parámetros).

El asterisco marca el AIC del modelo seleccionado. n es el número de datos (días) para el cual se ajustó el modelo.

Modelo	Método de variación en el oxígeno disuelto (NEP)		
	g.l.	AIC (zona pelágica)	AIC (zona pelágica + litoral)
$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha_i\beta_j + \varepsilon_{ij}$	86	85,78*	267,50 *
$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$	91	113,08	272,67
$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \varepsilon_{ij}$	94	175,02	293,36
$Y_{ij} = \mu + \beta_j + \varepsilon_{ij}$	98	213,50	333,97

Modelo	Modelo de difusión de film (Flujo neto de C)		
	g.l.	AIC (zona pelágica)	AIC (zona pelágica + litoral)
$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha_i\beta_j + \varepsilon_{ij}$	85	207,97 *	302,88 *
$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$	90	224,75	315,33
$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \varepsilon_{ij}$	93	346,97	386,20
$Y_{ij} = \mu + \beta_j + \varepsilon_{ij}$	97	392,02	397,24

