



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS

Instituto de Ciências Biológicas



Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre

METABOLISMO DE LAGOS TROPICAIS

Efeito das alterações climáticas sazonais, morfometria dos lagos e característica de suas bacias

Laura Martins Gagliardi

Belo Horizonte – MG

Julho - 2015

Laura Martins Gagliardi

Metabolismo de lagos tropicais - *Efeito das alterações climáticas sazonais, morfometria dos lagos e característica de suas bacias*

Tese apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais como parte dos requisitos para a obtenção do grau de doutor em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

Belo Horizonte – MG

Instituto de Ciências Biológicas – UFMG

Julho - 2015

Esta tese foi realizada no Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática (LIMNEA) – Departamento de Biologia Geral – Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais.

ORIENTADOR:

Prof. Dr. José Fernandes Bezerra Neto

CO-ORIENTADOR:

Prof. Dr. Francisco Antônio Rodrigues Barbosa

APOIO FINANCEIRO E INSTITUCIONAL:

- Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) / REUNI
- Programa Ecológico de Longa Duração (PELD) / Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)
- Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG)
- Instituto Estadual de Florestas (IEF) / Parque Estadual do Rio Doce (PERD)

DEDICATÓRIA

Aos meus pais e minha filha

AGRADECIMENTOS

“Deem-me uma alavanca e um ponto de apoio e eu moverei o mundo”

(Arquimedes, 287-210 a.C)

“Se consegui enxergar mais longe, foi porque estava apoiado sobre os ombros de gigantes”

(Isaac Newton)

Eu, definitivamente, jamais, conseguiria chegar ao final de mais esta jornada se ao meu lado não existissem esses “gigantes”! Cada avanço que eu tive, no âmbito profissional ou pessoal, eu contei com o apoio e o carinho de verdadeiros irmãos. Assim, agradeço...

Aos meus orientadores, Prof. Dr. José Fernandes Bezerra Neto e Prof. Dr. Francisco Antônio Rodrigues Barbosa, pela orientação, apoio, paciência, disponibilidade e ensinamentos. Foi uma grande honra trabalhar, aprender e conviver com vocês! Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, coordenado pelo Dr. Adriano Pereira Paglia pelas oportunidades e apoio concedidos. Aos professores queridos por todo conhecimento transmitido, especialmente Marco Mello, Dodora, Cláudia, Fred, e Ricardo. Mais do que exemplos profissionais eu os considero grandes amigos!

Aos funcionários do Departamento de Biologia Geral, destacando-se Cristiane Costa e Frederico Teixeira pela disposição em ajudar-nos no que fosse preciso. Ao Elidio por ser um integrante ativo nas equipes de coleta sendo mais que um motorista, mas também uma força estratégica e “força bruta”. Agradeço também à equipe do Parque Estadual do Rio Doce, especialmente ao Claudio, Alexandra, Tião, Nana, Dora e Nabuco, dentre outros, por todo o carinho, amizade e disponibilidade.

Com muito respeito, admiração e carinho, agradeço aos Drs. Arnola Rietzler, Paulina Maia-Barbosa, Gilmar Barros, Diego Pujoni e Ricardo Pinto Coelho, pelas valorosas contribuições para a melhoria dos artigos a serem publicados e do meu crescimento profissional. Ao Dr. Peter Staehr, pela grande amizade, pelos direcionamentos precisos, pelas sugestões e críticas. Um pesquisador cuja mente e competência só se comparam à sua humildade e bondade!

À Ludmila Brighenti, mais que uma colega se tornou um exemplo profissional e pessoal. Uma irmã, uma amiga, uma confidente, uma mãe querida. Muito obrigada por ter me acompanhado em todas as etapas deste estudo, me direcionado quando pensei não haver mais saídas. Obrigada pelos momentos bons e tensos...você sempre estava lá...pronta para qualquer negócio (mesmo que seja apagar incêndios ou remar contra o vento ou se afundar na lama), sempre com um sorriso gostoso, sem julgamentos. Nossa! Que pessoa linda! Quero ser assim quando crescer!

À Lu, Lili, Patrícia e Nelson, parceiros atenciosos e muito queridos. À Gramps, Baby (Luiz Eduardo), Zé, Tate, Rayana, Thaíse, Reuber, Léo, Paloma, Alice, Kelle e Luiz Falcão, por simplesmente existirem! Vocês são verdadeiros irmãos, parceiros, amigos, meus amigos amados e queridos!!!

Aos amigos do LIMNEA, pela convivência deliciosa, pelas amizades carinhosas, pelas trocas de experiências, pelas muitas mãos estendidas, especialmente durante as coletas pesadas (literalmente)! Citar nomes seria até injusto, visto que a maioria sempre esteve disposta a auxiliar no que fosse preciso! Mas vou dedicar um super obrigado ao Diego Pujoni, por além de se enfiar na lama comigo, dedicou um pouco de sua genialidade à minha tese dando valiosas sugestões. Ao Marcelo, que com carinho e competência contribuiu nas organizações das saídas de campo e nas análises químicas

utilizadas aqui. À Rosinha que aparou minha agonia nos últimos dias. À turma do curso de campo que abrilhantaram meu caminho!

À minha família querida, em especial meu papai (Edson) e mamãe (Ângela), meus porto-seguro! Sem vocês nada disso aconteceria! Me deram todo o suporte para permanecer em Belo Horizonte nestes 4 anos, tomaram conta da minha filha amada, Maria Eduarda, com extremo zelo e estão ao meu lado incondicionalmente. À minha prima querida Mônica que abriu as portas de sua casa e do seu coração, uma segunda mãe! Aos meus tios amados Éder e Cecília (*in memória*) que me acolherem como uma verdadeira filha. Não há palavras para agradecê-los! Aqui deixo também minhas orações para minhas amadas tias, Cecília, Dircinha e Thaísa, que este ano deixaram o céu mais brilhante com a luz de seus sorrisos. Saudades!

À Deus, que permitiu que pessoas maravilhosas entrassem no meu caminho e, ao meu lado, trilhassem nessa jornada! Peço que um dia, eu tenha a oportunidade de retribuir todo carinho e apoio que recebi!

EPÍGRAFE

Como todo relacionamento tem sua trilha sonora, eu vi na letra dessa música a trilha sonora de um relacionamento de 4 anos entre eu e minha tese!

SOU DELA

(Nando Reis)

*Esperei por tanto tempo
Esse tempo agora acabou
Demorou, mas fez sentido
Fez sentido que chegou*

Eu pensei

Que fosse nunca

Mas agora já se foi

Nunca mais parece triste

Triste eu era

Agora passou

Porque eu estou com ela

Sou dela, sem ela

Não sou!

Porque eu preciso dela

Só dela, com ela

Eu vou!

Sempre olhei

A mim nos outros

Estava em toda a multidão

Sendo muito e tendo pouco

Dando muita explicação

Eu quero olhar

Pra esse mundo

Ver o mundo em seu olhar

Quero ser, te quero muito

Ficar junto e respirar[...]

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
ESTRUTURAÇÃO DA TESE	3
INTRODUÇÃO GERAL	4
ÁREA DE ESTUDO	14
OBJETIVOS	18
Objetivo geral	
Objetivos específicos	
MATERIAL E MÉTODOS	19
REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA	30
CAPÍTULO 1	
REDUCTION ON PLUVIOSITY INCREASE METABOLIC RATES IN TROPICAL CLEAR-WATER LAKES	35
CAPÍTULO 2	
VARIAÇÃO ESPAÇO TEMPORAL DO CARBONO ORGÂNICO DISSOLVIDO E SUA RELAÇÃO COM O METABOLISMO DE LAGOS TROPICAIS	72
CONSIDERAÇÕES FINAIS	111

RESUMO

Este trabalho teve como principal objetivo estudar a dinâmica das taxas metabólicas de 12 lagos do médio Rio Doce (Minas Gerais, Brasil), bem como avaliar alguns de seus fatores reguladores como o efeito das alterações climáticas e das características morfométricas destes lagos. Para isto, o estudo foi realizado em 3 períodos, um verão quente e chuvoso, um inverno seco e de temperaturas amenas (circulação dos lagos) no ano de 2012 e outro verão quente, porém com redução acentuada na precipitação, em 2013. A redução da precipitação alterou a estrutura térmica dos lagos, reduzindo a reposição do volume de água perdido nos lagos e a estabilidade das camadas de mistura, resultando em um incremento nas taxas metabólicas. As métricas ópticas de qualidade do carbono orgânico dissolvido indicam que durante períodos de baixa precipitação as moléculas de CDOM são mais lábeis e provenientes de fontes autóctones e alóctones fotodegradadas. A GPP e a R foram melhor explicadas pela inclinação espectral entre 275-295 nm, a concentração do DOC e uma relação inversa com a disponibilidade de luz, indicando que a fotoinibição é um processo marcante nestes lagos. Desta forma, a transição de um período quente e chuvoso para um período quente e seco alterou a composição do CDOM, passando de moléculas complexas de origem terrestre à moléculas lábeis de origem autotrófica ou provenientes de fotodegradação. Estas relações das taxas metabólicas e CDOM com as alterações climáticas foram influenciadas pelas taxas de drenagem dos lagos. Lagos com maiores taxas de drenagem apresentaram maiores taxas metabólicas devido à maiores concentrações de nutrientes e CDOM nos epilímnios e menores disponibilidades de luz.

Palavras Chave: Lagos, Médio Rio Doce, Brasil, metabolismo aquático, carbono orgânico dissolvido, alterações climáticas, precipitação.

ABSTRACT

This thesis aimed to study the dynamics of metabolic rates and the main drivers in 12 lakes of the middle Rio Doce (Minas Gerais, Brazil) as well as to assess the effect of climate change and morphometry. Samples were taken in 3 periods, a hot and rainy summer and a dry winter with lower temperatures (mixing period) during 2012 and another hot summer, but dry in 2013. The reduced precipitation altered the structure of lakes, reducing their volumes, and mixing layers stability, resulting in an increase in metabolic rates. These results differ from studies in temperate lakes in which the reduction in rainfall is related to increase of light availability, favoring GPP. The quality optical metrics of DOC indicated that, during drought periods, the DOC is from autochthonous and allochthonous sources, with lower molecular weight and more labile. The GPP and ecosystems respiration in lakes mixing layers were better explained by spectral slope (275-295nm), DOC concentration and light availability, indicating that photoinhibition is a striking process in these clear lakes. Indeed, the transition from a hot and rainy condition to a hot and dry one changed the composition of CDOM, from complex molecules of terrestrial origin to labile molecules from autotrophic origin. These relationships of metabolic rates and CDOM with climate change were influenced by drainage rates of the lakes. Lakes with higher drainage rates had higher metabolic rates due to higher nutrients and CDOM concentrations in epilimnion and lower light availability.

Key words: Lakes, middle Rio Doce, Brasil, aquatic metabolism, dissolved organic carbon, climate changes, precipitation.

ESTRUTURAÇÃO DA TESE

Esta tese está estruturada em dois capítulos. O primeiro trata da influência das variações climáticas sazonais e da redução da precipitação nas dinâmicas metabólicas e em seus reguladores. Este, encontra-se em inglês e no formato para submissão ao periódico *Ecosystems*.

O segundo capítulo é dedicado à compreensão da redução da precipitação e variações morfométricas dos lagos na concentração e qualidade do carbono orgânico dissolvido e sua relação com o metabolismo dos lagos. Este artigo está em preparação para submissão no periódico *Biogeosciences*.

A tese finaliza com as considerações finais, onde apontamos os principais resultados e lacunas.

INTRODUÇÃO GERAL

Metabolismo aquático e seus reguladores

Os ecossistemas aquáticos são uma parte essencial para a sociedade humana, fornecendo uma ampla variedade de serviços ecossistêmicos, que abrangem desde água e alimento até lazer (Williamson et al. 2009). Além disso, a despeito da pequena porção da superfície terrestre que ocupam (cerca de 3%), ambientes aquáticos continentais exercem um importante papel nos ciclos biogeoquímicos globais (Downing 2010). Uma vez que rios e lagos encontram-se nas porções mais baixas das bacias de drenagem, eles recebem materiais provenientes dos sistemas terrestres adjacente carreados principalmente, pelas águas das chuvas. Assim, sistemas aquáticos continentais recebem altas concentrações de matéria orgânica e nutrientes e, por isso, são tão produtivos e reconhecidos como *hots spots* para o processamento do carbono (Williamson et al. 2008; Hanson et al. 2011).

A produção primária e a respiração são os principais processos metabólicos pelos quais a matéria orgânica é, respectivamente, produzida e decomposta (Cole et al. 2000). A produção primária bruta (PPB ou GPP: Gross primary production) é definida como a assimilação de carbono inorgânico em material orgânico vegetal, com consequente liberação de oxigênio através da fotossíntese. Já a respiração total do ecossistema (R) consiste na oxidação aeróbica da matéria orgânica, com consequente liberação de CO₂ realizada por todos os organismos, além da oxidação de compostos reduzidos (p. ex., Fe²⁺ e S₂⁻; (Staeher and Sand-Jensen 2007). O balanço entre PPB e R pode ser utilizado para definir a classificação trófica de um lago. Este balanço é determinado como a produção líquida do ecossistema (PLE; ou NEP: net ecosystem production = PPB – R; Staeher *et al* 2010a). Sistemas com autotrofia líquida podem exportar material orgânico para outros ecossistemas ou podem ainda acumular material

orgânico. Sistemas com heterotrofia líquida, em contraste, requerem a importação de material orgânico de fora ou a degradação líquida de material orgânico acumulado dentro dos limites do sistema (Prairie 2008). Em uma escala global, o balanço entre a PPB e a R é útil para a compreensão da ciclagem global do carbono e na definição do papel dos ecossistemas como fonte ou sumidouro do carbono atmosférico (Hanson et al. 2008).

As taxas metabólicas dos lagos podem diferir tanto espacialmente (inter e intra lagos) quanto temporalmente (de dias a anos). Estas variações são reguladas pelas variações nas condições ambientais (temperatura, pluviosidade, vento, características das bacias, morfometria dos lagos e cobertura vegetal), na disponibilidade de recursos para os processos biológicos (luz, nutrientes e matéria orgânica) e na composição trófica das suas comunidades (Marotta 2006; Sand-Jensen and Staehr 2007). Lagos mais transparentes e com maior concentração de nutrientes tendem a apresentar maiores valores de PPB resultando num metabolismo autotrófico, acumulando ou exportando matéria orgânica para sistemas adjacentes. Por outro lado, sistemas com grandes entradas de matéria orgânica alóctone e conseqüentemente maior atenuação de luz favorecem a R e são considerados heterotróficos líquidos (Raymond et al. 2000; Prairie 2008).

Estudos anteriores mostraram que em escalas de tempo curtas (horas ou dias) a produtividade e a respiração dos lagos são fortemente regulados por movimentos de água internos, afetados pelo vento, temperatura e disponibilidade de luz (Staehr *et al* 2010; Sadro *et al* 2011a). Em escalas de tempo maiores (meses a anos) a ciclagem do carbono nos lagos é muito sensível às mudanças no clima e alterações nas suas bacias de drenagem afetando as entradas de matéria orgânica e nutrientes (Hanson et al. 2003; Staehr et al. 2012a).

Os meta-parâmetros, como a morfometria dos lagos (área superficial e profundidade), as propriedades da bacia (geologia, área e uso do solo) e a hidrologia, têm forte influência na temperatura, circulação e transparência dos lagos, na concentração de nutrientes, carbono orgânico dissolvido e clorofila (Fee et al. 1996; Håkanson 2005; Hanson et al. 2007). Desta forma, vários estudos têm demonstrado o efeito destes meta-parâmetros no metabolismo dos lagos (Staeher et al. 2012a) e como o deflorestamento e a agricultura favorecem a eutrofização destes sistemas (Sand-Jensen and Staeher 2007; Tranvik et al. 2009).

Os lagos também estão sob forte influência das alterações climáticas. De acordo com o último relatório do *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC 2014), as mudanças climáticas globais incluem o incremento na temperatura e taxas de radiação (UV, PAR e infravermelho). Este relatório também aponta alterações profundas nos regimes de precipitação, marcados por eventos de chuvas intensas e/ou períodos prolongados de secas. Estes efeitos já são vivenciados por todo o mundo, perceptíveis nos ecossistemas, alterando suas funções e afetando alguns dos serviços essenciais à manutenção da sociedade humana (Fig. 1; Williamson *et al* 2009). Marengo *et al* (2010), ao testar três modelos para melhor projetar as alterações climáticas no Brasil, indicam um incremento nas temperaturas em todo o país, especialmente nas noites de inverno. Seus resultados também indicam longos períodos sem precipitação na região sudeste brasileiro. Como consequência, os lagos podem mostrar redução dos seus volumes e na profundidade de suas camadas de mistura (Fee et al. 1996), aumento na transparência da água e redução nas concentrações de nutrientes e matéria orgânica (Fee et al. 1996; Roland et al. 2012), alterando a capacidade dos sistemas em mineralizar e estocar carbono terrestre e afetando diretamente as taxas metabólicas (Jeppesen et al. 2007; Roland et al. 2012). Logo, o metabolismo dos lagos é uma importante métrica dos

distúrbios naturais e antrópicos, uma vez que agrega as condições físicas, químicas e biológicas destes sistemas (Williamson et al. 2008).

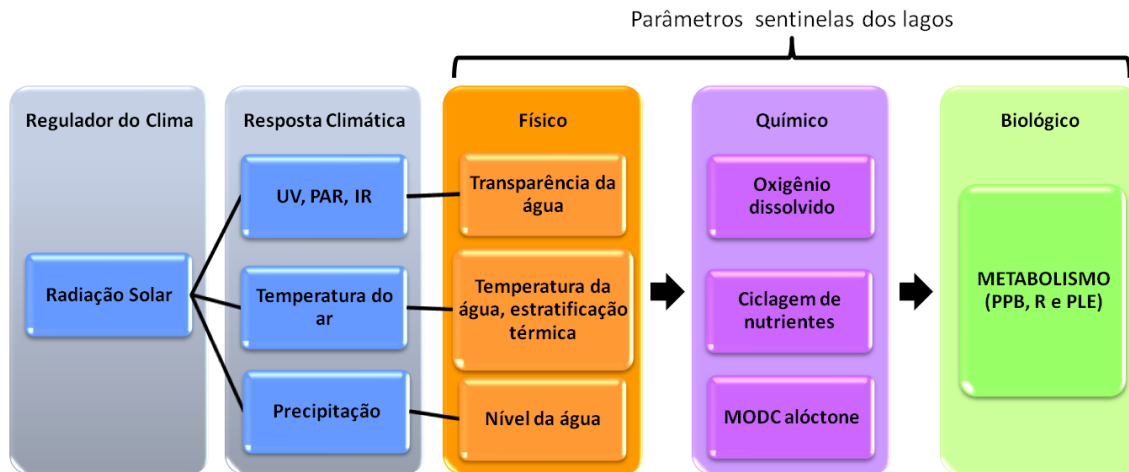


Figura 1 – Diagrama de fluxo mostrando os principais reguladores climáticos, as respostas climáticas e alguns efeitos nas propriedades químicas, físicas e biológicas que tornam os lagos sentinelas viáveis das alterações climáticas globais. Fonte: modificado de Williamson *et. al.* (2009).

Carbono orgânico dissolvido e suas propriedades ópticas

A matéria orgânica dissolvida (MOD ou DOM: *dissolved organic matter*) é destacada como um dos principais reguladores da estrutura e funcionamento dos ecossistemas aquáticos continentais (Williamson et al. 1999; Hanson et al. 2003). A porção desta MOD, também chamada de carbono orgânico dissolvido (COD ou DOC: *dissolved organic carbon*), que absorve luz ultravioleta e na faixa do visível é referida como matéria orgânica dissolvida colorida (MODC ou CDOM: *coloured dissolved organic matter*). A MODC afeta o metabolismo do lago influenciando não apenas a R, mas afeta também a disponibilidade de luz na coluna de água (Zhang et al. 2007), a extensão da camada de mistura (Caplanne and Laurion 2008) e a disponibilidade de nutrientes (Williamson et al. 1999) no epilímnio dos lagos.

A MODC dos lagos deriva de dois tipos de fontes: alóctone e autóctone. A principal fonte de MODC alóctone são as substâncias húmicas provenientes dos sistemas terrestres adjacentes trazidos pelo escoamento da água das chuvas. Esta apresenta uma estrutura mais complexa (anéis aromáticos) e com maior peso molecular, sendo compostas por ácidos húmicos e fúlvicos e responsáveis pela coloração da água (Williamson *et al* 1999). A MODC autóctone, caracterizada por ser mais lábil e menos colorida, é produzida, predominantemente, pela decomposição do fitoplâncton e da vegetação aquática submersa (Williamson *et al.* 1999; Helms *et al.* 2008).

Vários processos físicos, químicos e biológicos podem produzir ou afetar a concentração de MOD na coluna de água, incluindo a ressuspensão do sedimento (Downing *et al.* 2008), perda por degradação fotoquímica (Fichot and Benner 2012) e metabolismo da comunidade planctônica (Zhang *et al.* 2009). Além disso, fatores morfométricos (fator de envolvimento), hidrológicos (escoamento de chuvas e mistura dos lagos), físico-químicos (fotodegradação) ou biológicos (fotossíntese e respiração) podem influenciar a concentração e a qualidade da matéria orgânica dissolvida (Hanson *et al.* 2003; Zhang *et al.* 2010, 2011b; a). Halbedel *et al.* (2013) relataram que rios com entorno desflorestado apresentaram MODC mais lábil devido aos processos de fotodegradação e produção autóctone quando comparados a rios margeados por vegetação nativa. Williamson *et. al.* (2014) reportam que a transição de um clima chuvoso com baixas temperaturas para um clima quente e seco degrada as moléculas de MODC por fotodegradação e favorece a produção autóctone.

Estudos voltados à compreensão da MODC e seu papel nos processos físicos e biogeoquímicos de diversos sistemas aquáticos (Helms *et al.* 2008; Williamson *et al.* 2008; Halbedel *et al.* 2013; Hestir *et al.* 2015) têm utilizado as propriedades óticas destas moléculas como ferramentas para avaliar sua composição (concentração e estado

diagênico; Helms *et al.* 2008). O espectro de absorção da radiação UV-visível da MODC aumenta exponencialmente com a diminuição dos comprimentos de onda permitindo determinar sua concentração, composição e estrutura.

Weishaar *et al.* (2003) mostraram que a absorção de radiação ultravioleta (UV) a 254 nm, quando normalizado para a concentração do carbono orgânico dissolvido (COD), está fortemente correlacionada com a aromaticidade da MOD. Este parâmetro é denominado absorbância UV específica ($SUVA_{254nm}$). Outro parâmetro utilizado para a caracterização da estrutura e composição da MODC é a inclinação espectral (S), onde mudanças na inclinação de determinados intervalos de comprimento de onda na curva de absorção fornecem mais informações sobre a composição e estrutura da MODC do que apenas os valores dos coeficientes. Estes autores apontam que quanto maior a inclinação da curva de absorção entre os comprimentos de onda 250 e 295nm, as moléculas de MODC presentes na água são menores, provavelmente provenientes dos processos de fotodegradação. Já a inclinação espectral entre os comprimentos de onda 350-400nm são maiores quando há degradação microbiana (Helms *et al.* 2008). Neste sentido, Helms *et al.* (2008) sugeriram que a razão de S entre duas faixas estreitas de comprimento de onda 275-295 nm e 350-400 nm (razão da inclinação espectral – S_r) poderia ser utilizada como um indicador do peso molecular, da origem e do fotobranqueamento das moléculas de MODC.

Em adição à utilização do S e do S_r , De Haan and De Boer (1987) utilizaram a taxa de absorção de 250nm/365nm, um parâmetro chamado de valor M, para acompanhar as mudanças no tamanho relativo das moléculas de MOD. Conforme aumenta de tamanho molecular, o valor M diminui em função de uma maior absorção de luz por moléculas de MODC com alto peso molecular em comprimentos de onda mais longos. Por fim, Williamson *et al.* (2014) utilizaram a razão entre duas métricas

óticas da qualidade do MODC, a absorvância COD-específica a 320nm (a_{320} (m^2 (g C) $^{-1}$)) e a inclinação espectral $S_{275-295}$. Este terceiro índice, o *Climate Forcing* (CF), é descrito por estes autores como uma métrica robusta dos efeitos das alterações climáticas e usos do solo sobre a MOD, pois diferencia os mecanismos que afetam ao mesmo tempo suas fontes e transformações nos sistemas.

Histórico e técnicas do estudo de metabolismo aquático

Odum (1956) introduziu o conceito de metabolismo em sistemas aquáticos e realizou as primeiras mensurações da produção primária e da respiração de todo o ecossistema através das mudanças diárias nas concentrações de OD. Desde então esforços tremendos eram requeridos para se obter uma estimativa metabólica para apenas um único dia. Para lagos, o método mais comum é baseado nas mensurações da variabilidade espacial e temporal de O₂ dissolvido na água. O método apoia-se sobre o fato de que mudanças nas concentrações de oxigênio refletem o balanço biológico entre a fotossíntese dos produtores primários e a respiração do ecossistema, além das trocas físicas de oxigênio na interface ar – água (Hanson et al. 2003).

Duas abordagens têm sido utilizadas para se estimar o metabolismo de lagos: 1) as incubações em garrafas, que medem as mudanças dos componentes metabólicos em um sistema fechado e, 2) os métodos de “água livre”, que mensuram as mudanças nos gases em um sistema aberto. Incubações em garrafas estimam a produção primária pela mensuração das mudanças do oxigênio dissolvido (Carignan *et al* 2000) ou a absorção de carbono (del Giorgio and Peters 1994) que ocorre em uma amostra de volume conhecido. Métodos de água livre estimam PPB e R pela mensuração *in situ* das mudanças nas concentrações dos gases dissolvidos. Logo, o método de incubação é utilizado em estudos relacionados à produção líquida fitoplanctônica, enquanto o

método de “água livre” é encontrado em estudos relacionados ao balanço metabólico do ecossistema aquático (Staeher et al. 2010, 2012b).

Em 1996, o advento de equipamentos de preço acessível que mensuram gases dissolvidos na água continuamente e de maneira confiável, tais como O₂ e CO₂, fizeram que o método de água livre fosse mais utilizado. Tais equipamentos permitem que pesquisadores adquiram uma série longa de dados de alta frequência para as estimativas da produção líquida do ecossistema de maneira rápida e eficiente, aumentando a compreensão da dinâmica temporal destes parâmetros (López-Archilla et al. 2004). Nas últimas duas décadas o desenvolvimento destes sistemas autônomos com sensores e *data loggers* integrados tem levado a um aumento no número de artigos científicos relacionados ao metabolismo (Staeher et al. 2012b). De fato, uma busca rápida na plataforma Google Scholar com as palavras “*limnology*” + “*ecosystems*” + “*metabolism*” mostra um expressivo aumento no número de artigos no período de 2001-2015 (16.800 resultados encontrados) quando comparado ao período anterior 1991-2000 (6.800 resultados encontrados, Fig. 2).

Nas últimas décadas, o metabolismo dos lagos tem sido utilizado para avaliar os ecossistemas como fontes ou drenos de carbono e o impacto destes sistemas no balanço global do carbono (Cole et al. 2007) além dos processos que sustentam as teias alimentares (Sadro et al. 2011b; Brothers et al. 2013). Estudos recentes têm dado enfoque nas dinâmicas metabólicas e de seus reguladores nos sistemas aquáticos e nas respostas do metabolismo às alterações climáticas globais e ambientais. Entretanto, a maior parte da bibliografia publicada é direcionada aos sistemas temperados (80%), deixando uma lacuna relacionada aos sistemas tropicais (Staeher et al. 2012b). Quando realizamos as buscas no Google Scholar por publicações sobre metabolismo, agora filtradas para ambientes tropicais e depois brasileiros, os resultados caem para menos da

metade (Fig. 2). Essa lacuna pode prejudicar a compreensão sobre o processamento do carbono global. Embora os lagos tropicais abranjam apenas 10% dos lagos do mundo, os processos metabólicos são mais intensos possuindo um forte impacto no balanço global do carbono (Lewis 2010)

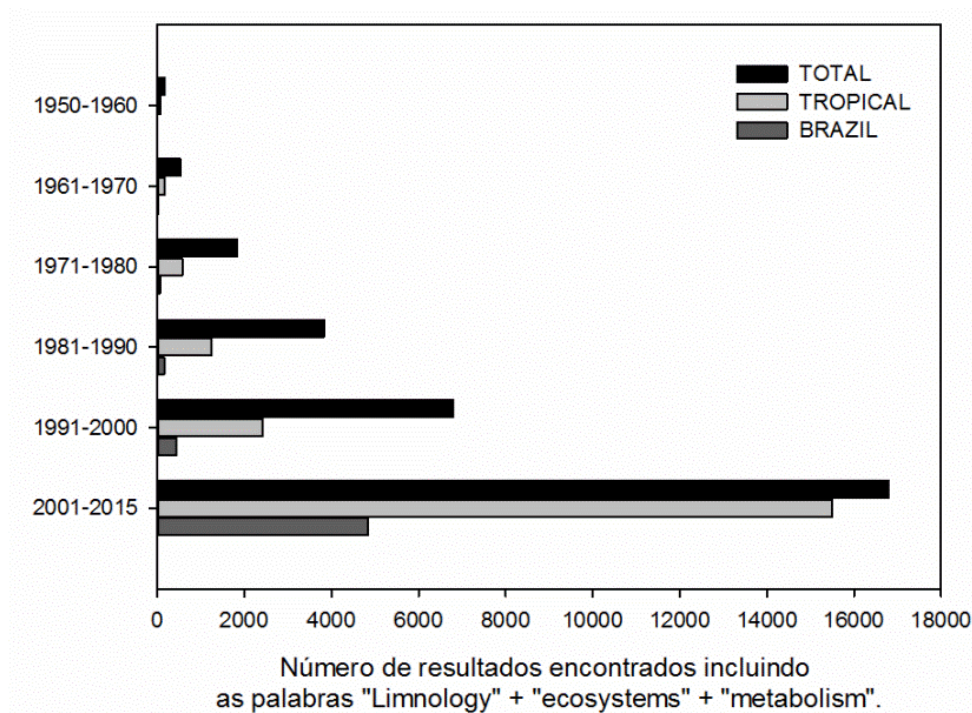


Figura 2 –Número de resultados que o “Google scholar” encontra pela busca das palavras “limnology”+“metabolism”+“ecosystems” (barras pretas – TOTAL). As barras cinza claro e escuro indicam o número de resultados quando as palavras “tropical” e depois “Brazil” são, respectivamente, adicionadas à busca.

Neste contexto, o presente trabalho foca em algumas questões emergentes à compreensão do metabolismo em lagos tropicais: 1) Quais os principais reguladores destes lagos? 2) Qual a resposta destes sistemas às alterações climáticas? 3)Qual a relação entre a composição da matéria orgânica dissolvida com o funcionamento dos lagos e como esta relação responde às alterações climáticas? Para responder a estes questionamentos o trabalho foi realizado em 12 lagos do sistema lacustre do Médio Rio Doce (MG, Brasil).

Três hipóteses gerais foram testadas. A primeira é que as taxas metabólicas nas camadas de mistura destes lagos do sudeste brasileiro serão maiores nos períodos com menor precipitação, especialmente as taxas de respiração devido a um aumento na transparência da água e na profundidade da camada de mistura. Com uma menor precipitação os lagos recebem um menor incremento de matéria orgânica e nutrientes alóctones, tornando-se mais transparentes e aprofundando as camadas de mistura (Landkildehus et al. 2014). O aprofundamento das camadas de mistura diminui a estabilidade da coluna de água dos lagos permitindo um incremento de nutrientes e matéria orgânica das camadas inferiores favorecendo a PPB e a R (Fee et al. 1996; Roland et al. 2012; Brighenti et al. 2015).

A segunda hipótese é que a influência da MODC nas taxas metabólicas nas camadas de mistura dos lagos é dependente da estrutura e fonte desta matéria orgânica, a qual difere entre períodos chuvosos e secos. Climas quentes e chuvosos favorecem a entrada de DOC alóctone nos lagos, reduzindo as camadas de mistura e aumentando a estabilidade da coluna de água, favorecendo os processos de R e restringindo a GPP. Em contrapartida, climas secos são caracterizados por menores entradas alóctones, aumento na disponibilidade de luz e conseqüente aumento das camadas de mistura dos lagos (Roland et al. 2012).

Por fim, a terceira hipótese é que os parâmetros morfométricos dos lagos (área superficial, área da bacia, fator de envolvimento, uso do solo das bacias) influenciam no efeito das diferenças climáticas sobre os parâmetros físicos, químicos e biológicos nas camadas de mistura dos lagos.

ÁREA DE ESTUDO

A bacia hidrográfica do médio Rio Doce possui uma área de 83.400 km², sendo que 86% desta bacia encontra-se localizada no estado de Minas Gerais e o restante no estado Espírito Santo (14%), Brasil (www.cbhdoce.org.br/). A porção mineira faz parte da Depressão Interplanáltica do Vale do Médio Rio Doce e representa uma área de depressão de 200 km de comprimento e 50 km de largura. A morfologia é caracterizada por planícies montanhosas com altitudes entre 200 e 500 m. Marcada por vales e lagos barrados no período Quaternário, esta área é reconhecida pelo complexo lacustre, formado por aproximadamente 200 lagos com formas dendríticas resultantes do preenchimento de antigos tributários (Fig. 3; Mello *et al* 1999).

Em Minas Gerais encontramos o mais expressivo remanescente contínuo de Mata Atlântica, com uma área de 36.000 ha, preservadas por uma unidade de conservação, o Parque Estadual do Rio Doce (PERD: 19°29'24"- 19°48'18"S / 42°28'18"-42°38'30"O). Aproximadamente 50 lagos estão inseridos dentro do PERD, o qual foi incluído em 2010 entre os sítios Ramsar e reconhecido como Área Úmida de Importância Internacional (Barros *et al.* 2013). Por outro lado, este complexo lacustre está inserido na região metropolitana do Vale do Aço causando conflitos entre interesses econômicos, ambientais e sociais. O entorno do PERD é marcado pela existência de extensas plantações de *Eucalyptus spp*, e áreas de pastagens e ocupação urbana. Desta forma, esta região torna-se prioritária para o desenvolvimento de estudos e práticas de conservação, especialmente nos sistemas aquáticos (Barbosa *et al.* 2014).

Com um clima tropical semi-úmido, a região possui uma sazonalidade marcada por verões chuvosos e quentes e invernos secos com temperaturas amenas. A precipitação máxima ocorre em Dezembro (350mm) e a mínima em Julho/Agosto

(10mm; Maia-Barbosa *et al* 2010). As temperaturas médias anuais ficam em torno de 25°C variando entre 15 e 30°C (www.inmet.gov.br).

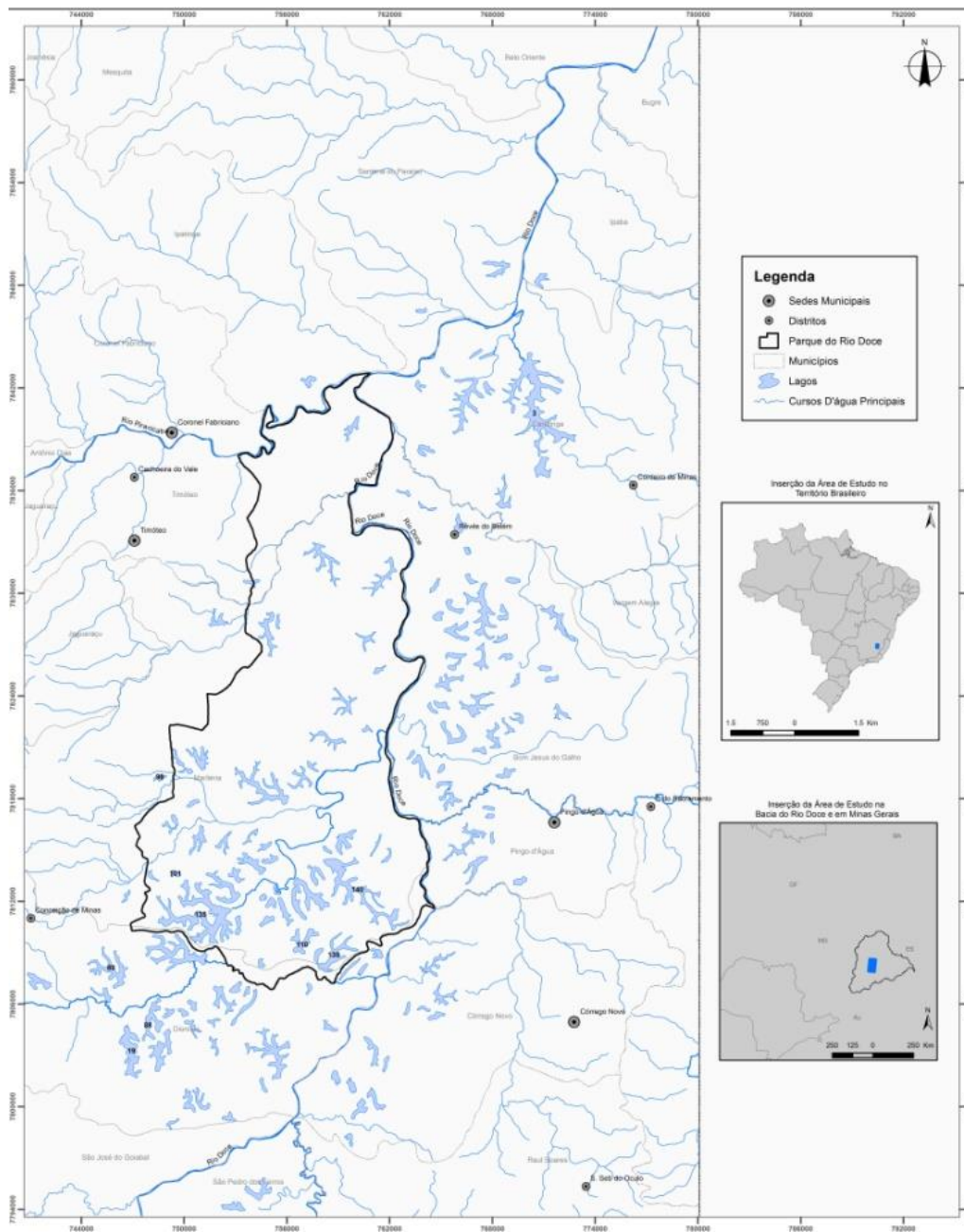


Figura 3 – Mapa da área de maior concentração de lagos no vale do Médio Rio Doce. Note as formas dendríticas dos lagos. Observamos também os limites do PERD, os principais afluentes e os limites dos municípios do entorno.

O presente trabalho foi realizado em 12 lagos deste complexo lacustre, selecionados com o intuito de incluir as diferenças morfométricas e usos dos solos a fim de criar um gradiente contínuo da área dos lagos e porcentagem da área da bacia

composta por vegetação nativa. Sendo assim, seis destes lagos se encontram dentro da unidade de conservação e seus entornos são formados por Mata Atlântica. Todos os seis lagos, Dom Helvécio, Carioca, Gambazinho, Santa Helena (Águas Claras), Anibal e Lagoa dos Patos, já foram objetos de estudos limnológicos anteriormente.

Os 6 lagos restantes se encontram no entorno do PERD, sob influência das pressões antrópicas. Os lagos Jacaré e Aguapé possuem clubes de pesca; a lagoa Verde possui cultivo de tilápia em tanques rede; a lagoa Silvana, localizada próxima à porção norte do PERD, possui um clube náutico fornecendo recreação, navegação e pesca aos associados. Todos estes lagos têm seu entorno ocupado por plantações de *Eucalyptus spp*, enquanto a lagoa Grande e a lagoa Benerrico possuem o entorno formado por pastagens. Estudos anteriores mostraram que alguns destes lagos podem ser caracterizados como oligo-mesotróficos e monomíticos quentes, circulando durante 4 meses por ano (Maio/Agosto; Barros 2010). O limite do Parque Estadual do Rio Doce e a localização dos 12 lagos são mostrados na Figura 4 e as coordenadas dos pontos de coleta em cada lago e suas respectivas áreas estão descritas na Tabela 1.

Tabela 1 – Localizações Geográficas, área superficial e profundidade máxima das lagoas em estudo.

LAGOA	COORDENADAS (UTM)	ÁREA (Km ²)	Prof. Máx. (m)	Entorno
Anibal	0759753 E / 7812698 S	2.80	9.14	Preservado
Aguapé	0746940 E / 7803515 S	1.48	10.00	Modificado
Benerrico	0748361 E / 7819207 S	0.08	7.86	Modificado
Carioca	0749570 E / 7813623 S	0.13	11.80	Preservado
Dom Helvécio	0752364 E / 7810799 S	5.27	39.20	Preservado
Gambazinho	0753614 E / 7810470 S	0.09	10.30	Preservado
Grande	0739689 E / 7779706 S	1.68	11.35	Modificado
Jacaré	0746306 E / 7807680 S	1.22	9.38	Modificado
Patos	0758706 E / 7808630 S	1.09	10.38	Preservado
Sta Helena	0756777 E / 7809267 S	0.86	9.74	Preservado
Silvana	0770640 E / 7839986 S	4.38	14.29	Modificado
Verde	0747881 E / 7804849 S	0.78	23.25	Modificado

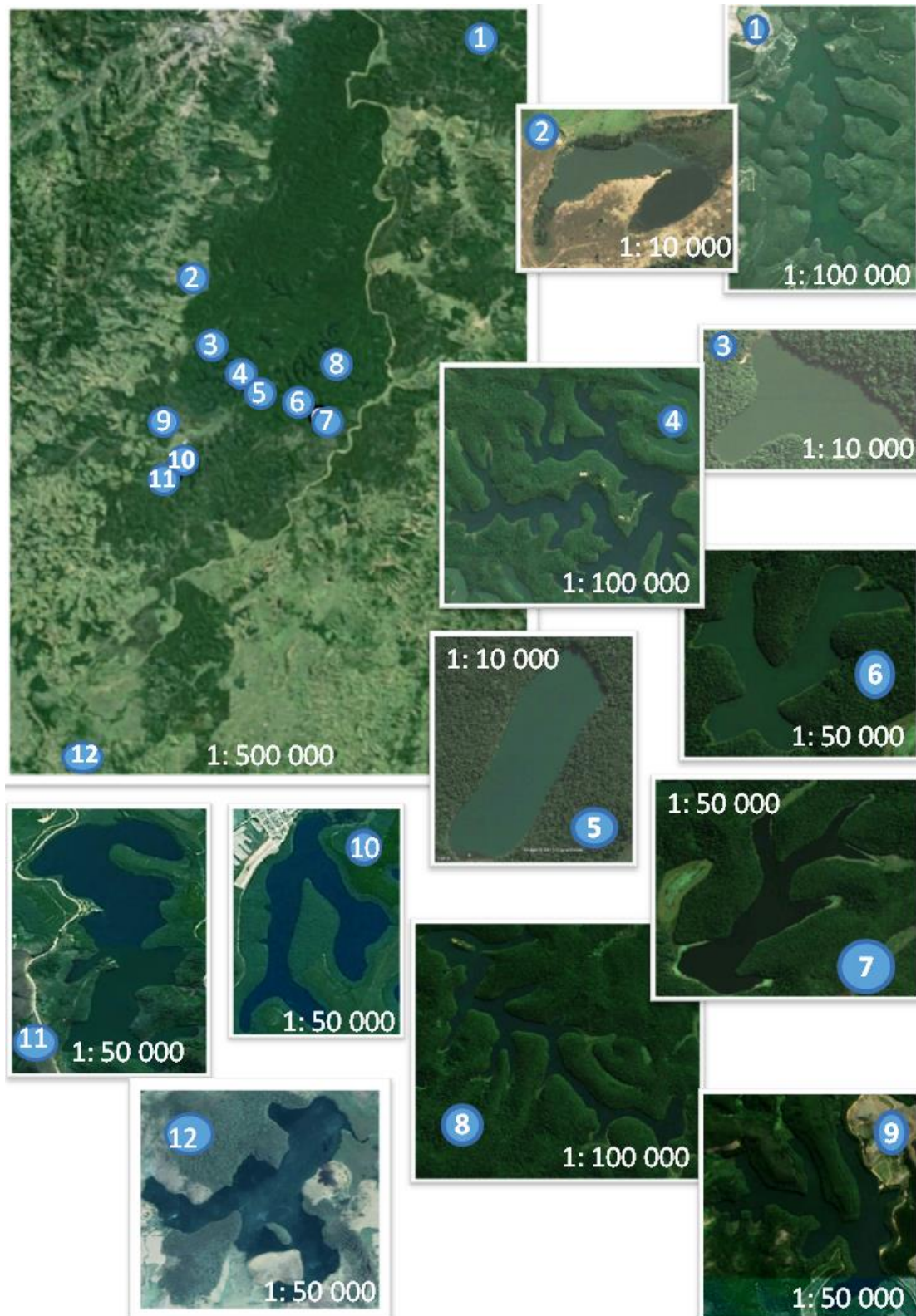


Figura 4 – Área de estudo (A) Limites do Parque Estadual do Rio Doce; (B) Foto indicando a localização das Lagoas trabalhadas; (1) Lagoa Silvana, (2) Lagoa Benerrico, (3) Lagoa Carioca, (4) Lagoa Dom Helvécio, (5) Lagoa Gambazinho, (6) Lagoa Santa Helena, (7) Lagos dos Patos, (8) Lagoa Anibal, (9) Lagoa Jacaré, (10) Lagoa Verde, (11) Lagoa Aguapé e (12) Lagoa Grande. Fonte: Google Maps.

OBJETIVOS***Objetivo Geral***

Estudar a dinâmica das taxas metabólicas nas camadas de mistura da região pelágica dos lagos do médio Rio Doce, bem como os fatores reguladores dos processos de PPB e R. O estudo foca nos efeitos das alterações climáticas e morfometria sobre a dinâmica destes parâmetros químicos, físicos e biológicos.

Objetivos Específicos

- Investigar as dinâmicas metabólicas sazonais nas camadas de mistura de 12 lagos do médio Rio Doce.
- Analisar a influência de fatores limnológicos e morfométricos nos processos de produção primária bruta, respiração ecossistêmica e seus efeitos na produtividade primária líquida do ecossistema na camada de mistura dos lagos.
- Verificar os efeitos da redução na precipitação sobre a composição do carbono orgânico dissolvido e sua relação com as taxas metabólicas

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta dos dados

Os parâmetros morfométricos dos lagos e as características de suas bacias e cobertura do solo foram estimados usando imagens de satélite Landsat – 5 processadas no *software* Arc Gis 9.3. A partir destes dados nós calculamos a área superficial dos lagos (LA; Km²), a área das bacias de drenagem (DA), o fator de envolvimento (DR = DA/LA), a porcentagem de cobertura dos solos compostas por vegetação nativa (%NF) e a porcentagem da bacia com alterações antropogênicas (culturas de Eucalipto, pastagens e áreas urbanas).

As amostragens foram realizadas na porção mais central dos lagos, na região pelágica em três períodos: um período de chuva (Fevereiro e Março) e um período de seca (Julho e Agosto) de 2012 e um período de chuva (Fevereiro e Março) de 2013. Dados climatológicos (temperatura e precipitação acumulada) foram obtidos a partir de uma estação meteorológica localizada a menos de 2 km do Lago DH e disponibilizados no site do (<http://sinda.crn2.inpe.br/PCD/>).

Implantação das Sondas de Medição Contínua

Para as mensurações contínuas para o cálculo das taxas metabólicas montou-se duas bóias equipadas com sensores de alta frequência. Estas bóias coletavam dados de concentração de oxigênio dissolvido (DO) a 0.5m de profundidade (D-Opto Logger da Zebra-Tech LTD), velocidade do vento (WE550 da Global Water), pressão barométrica, irradiância na superfície (E_0 – WE300, Global Water[®]) e perfis de luz subaquática e temperatura (HOBO Temperature/Light Data Logger 64K – UA-002-64). Cinco sensores de radiação subaquática foram dispostos na subsuperfície e a 1.5, 2.5, 3.5 e 5m de profundidade. Os dados foram coletados a cada 15 minutos por um período de 6 – 10

dias. Sendo assim, as duas boias foram dispostas nas lagoas em um sistema de rodízio, no qual, após o período de coleta dos dados (6-10 dias) as bóias eram retiradas e os sensores limpos e recalibrados para montagem em outras duas lagoas (Fig. 5). Desta forma, a coleta dos dados das 12 lagoas durou cerca de 2 meses para cada período.

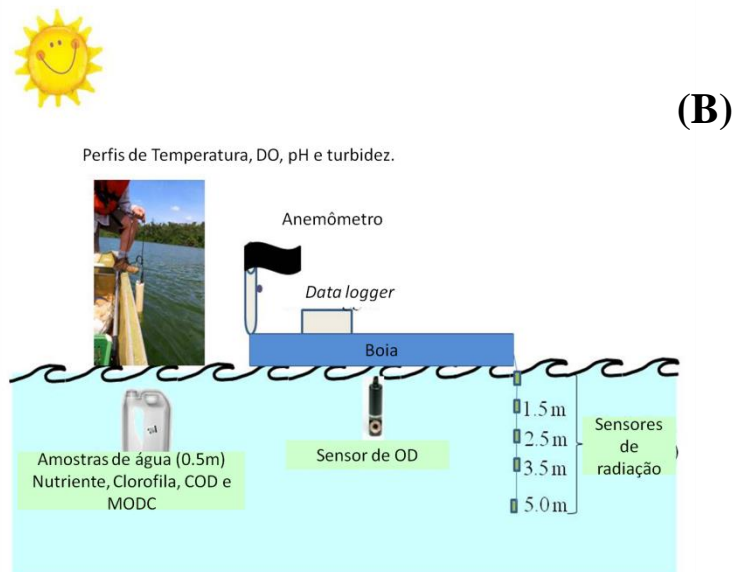
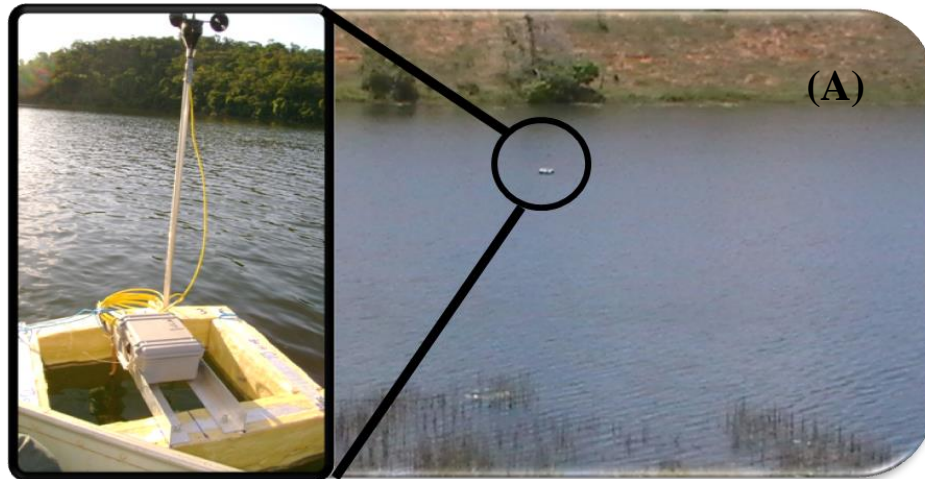


Figura 5 – (A) Bóia disposta na região pelágica da lagoa Benerrico. No detalhe vemos a boia montada em funcionamento destacando o sensor de vento (os demais sensores estão dispostos abaixo da água); (B) Esquema demonstrando a disposição dos sensores nos lagos.

Coleta e análise dos parâmetros limnológicos

Em cada lagoa, no dia de implantação e de retirada das boias, foram feitos os perfis de OD, temperatura, turbidez, pH e condutividade elétrica com a sonda

multiparamétrica Hydrolab. Também mediu-se a profundidade de desaparecimento do disco de Secchi e a profundidade máxima do ponto amostrado. Amostras de água da subsuperfície (0,5m) foram coletadas também nos dias de implantação e retirada das boias para análises de clorofila-a (Chl-a), fósforo total (PT ou TP: *total phosphorous*), nitrogênio total (NT ou TN: *total nitrogen*), sólidos totais em suspensão (STS ou TSS: *total suspended solids*), carbono orgânico dissolvido (COD ou DOC: *dissolved organic carbon*) e matéria orgânica colorida dissolvida (MODC ou CDOM: *coloured dissolved organic matter*). As amostras de água foram levadas para o laboratório, onde foram feitas medidas de alcalinidade e pH em até duas horas após a coleta.

Para as análises de nutrientes totais (NT e PT), separou-se uma alíquota não filtrada. Outra alíquota da amostra foi filtrada (filtro GF/C) e o filtro foi armazenado em papel alumínio em um pote com sílica em freezer para análise de clorofila-a corrigida para feofitina, estimada através do método de extração em acetona 90% adaptado de APHA (2005). As concentrações de fósforo total foram estimadas de acordo com Mackereth *et al* (1979) e as de nitrogênio total foram estimadas pelo equipamento TOC-5000A (Shimadzu).

Para a mensuração dos sólidos totais suspensos (STS), foi utilizado o método gravimétrico. Neste método, filtros AP40 são previamente secos em estufa a 100°C e pesados. Após a filtração da amostra, o filtro é novamente seco em estufa a 100°C e a concentração de STS é obtida pela diferença entre o peso inicial e o peso após a filtração.

Carbono Orgânico Dissolvido (COD) e Matéria Orgânica Dissolvida Colorida (MODC): Concentração e Índices de qualidade

Amostras para análise de COD e MODC foram filtradas em filtros de 0.22 μm (Whatman GF/F, fibra de vidro) imediatamente após a coleta e armazenadas em frascos de vidro âmbar a 4°C. As concentrações de COD foram obtidas pelo método de oxidação a altas temperaturas utilizando o equipamento TOC-5000A (Shimadzu).

A concentração da MODC e os índices de qualidade desta foram calculados partindo-se das leituras de absorvância da amostra filtrada no espectrofotômetro nos comprimentos de onda de 250 a 700 nm, seguindo-se a metodologia de Helms *et al* (2008). Assumiu-se que as absorvâncias a 700 nm possuíam valores igual a 0. Assim, erros nas leituras espectrofotométricas oriundos de variações na temperatura, dispersão e efeitos refrativos são corrigidos subtraindo-se as absorvâncias a 700 nm das absorvâncias dos demais comprimentos de onda. Posteriormente as unidades de absorvância foram transformadas em coeficientes de absorção:

$$a = 2.303 * A/L$$

onde, a = coeficiente de absorção (m^{-1}); A = absorvância e L = passo ótico da cubeta.

A concentração de MODC foi determinada pelo coeficiente de absorvância no comprimento de onda 272 nm como sugerido por Bracchini *et al* (2004) e a 350nm como sugerido por (Bricaud et al. 1981).

De acordo com (Helms et al. 2008), podemos fazer uma análise semi-qualitativa (fonte, tamanho e aromaticidade) da MODC através de alguns índices óticos:

- *SUVA (absorvidade específica do carbono dissolvido)*: é um indicador da aromaticidade da matéria orgânica dissolvida e é obtida dividindo-se o coeficiente de absorção a 254 nm (m^{-1}) pela concentração do COD (mg L^{-1}). Quanto maior o valor de SUVA, maior a aromaticidade das moléculas de MODC, característico de substâncias húmicas (MOD alóctone).

- *S (spectral slope ou inclinação espectral)* originalmente é obtido a partir da equação

$$a_{\lambda} = a_{\lambda_{\text{ref}}} e^{-S(\lambda - \lambda_{\text{ref}})}$$

onde, a é o coeficiente de absorvidade (m^{-1}), λ é o comprimento de onda (nm) e λ_{ref} é o comprimento de onda de referência (nm). Este índice é relativamente novo e ainda não há padronizações sobre a amplitude do intervalo de comprimento de onda a ser utilizado ou sobre os modelos das regressões podendo ser linear ou não-linear. Porém, Helms *et al.* (2008) indicam o uso de intervalos mais curtos de comprimentos de ondas no cálculo da inclinação espectral destacando-se o intervalo 275-295nm ($S_{275-295}$) e o intervalo 350-400nm ($S_{350-400}$). Estes foram calculados utilizando-se regressão linear dos coeficientes de absorbância log-transformados.

- S_R (*razão espectral*): é a razão entre o S de comprimentos de ondas mais curtos (275-295) e comprimentos de ondas mais longos (350-400). Valores maiores de S_R indicam que as moléculas de MODC são menores e mais lábeis provenientes de processos de fotodegradação. Por outro lado, valores menores S_R indicam que as moléculas de MODC são maiores e degradação pela ação dos decompositores.

- M (*peso molecular*): tamanho molecular das substâncias húmicas da MODC é a razão entre o coeficiente de absorção a 250nm e 365 nm.

- CF (*climate forcing index*): este índice foi proposto por Williamson *et al.* 2014 como um indicador do efeito das alterações climáticas sobre a qualidade da CDOM. Este índice ($\text{nm m}^2 (\text{g C})^{-1}$) foi calculado a partir da razão entre a_{320} e o $S_{275-295\text{nm}}$, sendo o índice a_{320} calculado como a razão entre o coeficiente de absorção a (320nm) e a concentração do COD.

Profundidade da camada de mistura e disponibilidade de luz

O Kd (PAR) foi obtido por uma regressão linear dos dados logaritimizadas (\log_N) de radiação subaquática das sondas HOBO que se encontravam a 0.5, 1.5, 2.5, 3.5 e 5m.

Os perfis verticais de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) foram utilizados para calcular a profundidade da camada de mistura (Z_{mix} , m) utilizando-se o software Lake Analyzer (Read et al. 2011).

As profundidades que recebiam 10% de luz foram estimadas a partir da profundidade de Secchi e a profundidade da Zona Eufótica (Z_{eu}) foi estimada como a razão de $4,6/K_d$.

A disponibilidade média diária de Luz, E_{mean} ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), foi estimada segundo (Staehr and Sand-Jensen 2007). Utilizando os dados de irradiância superficial diária (E_0 ; $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), a profundidade da camada de mistura (Z_{mix} ; m) e os valores de atenuação da luz (K_d ; m^{-1}), com uma constante β igual a 0.1 referente à reflexão e difusão superficial da luz. Assim:

$$E_{\text{mean}} = E_0(1 - \beta)(1 - e^{-K_d * Z_{\text{mix}}}) / (K_d * Z_{\text{mix}})$$

Cálculo do Metabolismo

As taxas metabólicas (PLE, PPB e R) foram estimadas seguindo Staehr *et. al.* (2010a). As variações do oxigênio dissolvido (DO) foram descritas utilizando a equação adaptada por Odum (1956) para cada 1 hora:

$$\text{DO}_{t+1} = \text{DO}_t + \text{PPB} - \text{R} + \text{F} \quad (1)$$

Onde DO_{t+1} e DO_t são as concentrações de ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) nos tempos $t + 1$ e t ; PPB é a produção primária bruta (equação 6); R é a respiração do ecossistema (equação 5); F é o fluxo de O_2 entre as superfícies dos lagos e a atmosfera (equação 3). É importante dizer que os valores das concentrações do DO medidas a 0.5 m de profundidade só

mostram as variações nas camadas de mistura e não foram extrapoladas para o lago inteiro (Staeher et al. 2010).

A produção líquida do ecossistema (PLE_{hr}) para cada hora foi calculada como:

$$PLE_{hr} = \Delta DO - F/Z_{mix} \quad (2)$$

Onde ΔDO é a mudança na concentração do oxigênio em cada intervalo de 1 hora ($mmol O_2 m^{-3} h^{-1}$), F é a troca de gás com a atmosfera ($mmol O_2 m^{-3} h^{-1}$) e Z_{mix} é a profundidade da camada de mistura.

A troca de gás entre a superfície dos lagos e a atmosfera foram calculados como:

$$F = k (DO_{sat} - DO) \quad (3)$$

onde DO é a concentração de oxigênio dissolvido mensurado, DO_{sat} é a concentração do oxigênio na água quando em equilíbrio com a atmosfera e k é o coeficiente de trocas gasosas a uma dada temperatura. Este coeficiente foi computado a partir do número de Schmidt (Sc) e a velocidade pistão deste gás correspondente ao número de Schmidt 600 (k_{600}):

$$k (m h^{-1}) = k_{600}(m h^{-1}) \times ([Sc/600]^{-0.5}) \quad (4)$$

O número de Schmidt foi calculado de acordo com Wanninkhof (1992) para cada intervalo de tempo:

$$Sc = 0.0476 T^3 + 3.7818 T^2 - 120.1 T + 1800.6 \quad (5)$$

onde T é a temperatura da água.

O k_{600} foi estimado como uma função da velocidade do vento a 10m acima da superfície dos lagos (Cole and Caraco 1998):

$$k_{600} (m h^{-1}) = (2.07 + 0.215 U_{10}^{1.7})/100 \quad (6)$$

A velocidade do vento medida a 1m da superfície dos lagos foi então transformada para 10 m usando a relação dada por Smith (1985):

$$\dots\dots\dots U_{10} (m s^{-1}) = U_z \times \alpha \quad (7)$$

onde U_{10} é a velocidade do vento a 10m estimada a partir de U_z velocidade do vento a 1m e, $e = 1.4125 \times z^{-0.15}$.

Uma vez que os processos fotossintéticos não ocorrem a noite, assumimos que as taxas de respiração média durante a noite são iguais ao PLE noturno. Neste contexto, durante os períodos noturnos, mudanças nas concentrações de DO são consideradas provenientes da R e do F (Equação 8).

$$R_{\text{night}} = \Delta\text{DO} - F \quad (8)$$

De acordo com a literatura (Cole et al. 2000; Hanson et al. 2003; Staehr and Sand-Jensen 2007; Staehr et al. 2010) assumiu-se que as taxas diurnas de R são iguais as taxas noturnas para cada intervalo de tempo. Então, as taxas R_{daytime} foram calculadas como o produto da taxa média R_{night} por hora noturna (R_{hr}) multiplicado pelo número de horas cujo PAR foi $> 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Por fim, as taxas diárias da R foram determinadas como:

$$R_{\text{daily}} = R_{\text{hr}} \times 24\text{h} \quad (5)$$

A PLE diurna foi calculada a partir da média da PLE_{hr} durante o dia multiplicada pelo número de horas com radiação PAR $> 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A PPB foi determinada como:

$$\text{PPB} = \text{PLE}_{\text{daytime}} + R_{\text{daytime}} \quad (6)$$

A PLE diária foi finalmente calculada como a diferença entre PPB e R. A respiração diurna provavelmente excede a respiração noturna o que pode levar a uma subestimativa nas taxas de PPB e R, mas não teriam efeitos na PLE (Cole et al. 2000). Para facilitar a visualização dos resultados nós apresentamos os valores de PPB positivos e de R negativos. PPB, R e PLE são apresentados como taxas volumétricas médias diárias ($\text{mmol O}_2 \text{m}^{-3} \text{d}^{-1}$; (Staehr et al. 2010, 2012a).

A tabela 2 indica um resumo dos parâmetros mensurados, suas siglas e o método utilizado para a determinação de seus valores.

Tabela 2 – Parâmetros Metabólicos e físico-químicos utilizados no estudo discriminando suas siglas, unidades de medidas, tipo de variável para as análises estatísticas e descrição.

Parâmetro	Unidade de medida	Descrição
R	$\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$	Respiração do ecossistema. Calculado pelo modelo modificado de Odum (1956) seguindo-se Staehr et. al. (2010). Para análises estatísticas os valores estão positivos
PPB ou GPP	$\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$	Produção Primária Bruta. Odum (1956) seguindo-se Staehr et. al. (2010).
PLE ou NEP	$\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$	Produção Líquida do Ecossistema. Odum (1956) seguindo-se Staehr et. al. (2010). Valores somados a 100 para transformar valores negativos em positivos.
PPB/R ou GPP/R	$\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$	Razão entre PPB e R.
Temperatura do ar	$^{\circ}\text{C}$	Medida em campo.
Z_{mix}	M	Profundidade da camada de mistura. Calculado com base nas diferenças de temperatura da coluna d'água utilizando-se o Lake Analyzer.
Z_{eu}	M	Profundidade da Zona Eufótica. Calculada como $4.6/K_d$.
K_d	m^{-1}	Coefficiente de Atenuação da Luz calculado a partir da inclinação da reta na

		regressão entre as profundidades e perfis de radiação.
Secchi	M	Profundidade de visualização do Disco de Secchi (10% de luz). Medido em campo.
E_{mean}	$\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Disponibilidade de luz na camada de mistura. Calculado de acordo com Staehr and Sand-Jensen (2007).
Clorofila- <i>a</i> (Chl- <i>a</i>)	$\mu\text{g l}^{-1}$	Concentração de clorofila- <i>a</i> de acordo com APHA (2005).
NT ou TN	$\mu\text{g l}^{-1}$	Concentração de nitrogênio total em amostra de água não filtrada feita no TOC Analyzer.
PT ou TP	$\mu\text{g l}^{-1}$	Concentração de fósforo total seguindo a metodologia de Mackereth et al. (1978)
STS	mg l^{-1}	Concentração de Sólidos Suspensos Totais seguindo-se a metodologia de Lamberti (1996).
COD ou DOC	mg l^{-1}	Concentração de Carbono Orgânico Dissolvido analisado no TOC Analyzer.
MODC ou CDOM	m^1	Concentração de Matéria Orgânica Dissolvida Colorida determinada como o coeficiente de absorção a 272 nm seguindo-se Bracchini et al. (2004).
$S_{275-295}$	nm^1	Indicador de fotodegradação da Matéria Orgânica. Inclinação espectral entre as faixas 275 a 295nm.
$S_{350-400}$	nm^1	Indicador de degradação microbiana da Matéria Orgânica. Inclinação espectral entre as faixas 350 a 400nm.
Sr		Razão entre as inclinações espectrais S_{275-}

295 e S ₃₅₀₋₄₀₀ .		
SUVA	mg l ⁻¹ m ⁻¹	Indicador de aromaticidade da matéria orgânica dissolvida.
a*320	m ² (g C) ⁻¹	Indicador de carbono alóctone (Williamson et. al. 2014)
CF	m ² (g C) ⁻¹	Indicador da qualidade da Matéria Orgânica Dissolvida Colorida influenciado pelas alterações climáticas (Williamson et. al., 2014)
M		Peso molecular da Matéria orgânica dissolvida.

Análise de Dados

Os dados foram analisados pelo teste paramétrico *test-t (two-way)* uma vez que apresentaram distribuição normal e homogeneidade da variância. As análises de correlação de Pearson, de regressão linear simples e múltiplas e de modelos lineares generalizados (GLM) foram executadas usando o pacote básico de estatística do *software R* (R Development Core Team 2009). Em todas as análises admitiu-se um nível de significância de 5%. Maiores detalhes das análises são descritas em cada capítulo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APHA. 2005. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater, 21st ed. American Public Health Association.
- Barbosa, F. A. R., P. Maia-Barbosa, D. G. F. Pujoni, and L. T. Oporto. 2014. The Missing Piece in the Conservation Puzzle: Cohesion Among Environmental, Economic and Social Dimensions, p. 215–227. *In* A. Bhaduri, J. Bogardi, J. Leentvaar, and S. Marx [eds.], *The Global Water System in the Anthropocene - Challenges for Science and Governance*. Springer International Publishing.
- Barros, C. F. de A. 2010. Diversidade e ecologia do fitoplâncton em 18 lagoas naturais do médio Rio Doce. Universidade Federal de Minas Gerais.
- Barros, C. F. de A., A. M. M. Santos, and F. A. R. Barbosa. 2013. Phytoplankton diversity in the middle Rio Doce lake system of southeastern Brazil. *Acta Bot. Brasilica* **27**: 327–346.
- Bracchini, L., A. Cózar, A. M. Dattilo, M. Falcucci, R. Gonzales, S. Loiselle, and V. Hull. 2004. Analysis of extinction in ultraviolet and visible spectra of water bodies of the Paraguay and Brazil wetlands. *Chemosphere* **57**: 1245–55.
- Bricaud, A., A. Morel, and L. Prieur. 1981. Absorption by dissolved organic matter of the sea (yellow substance) in the UV and visible domains. *Limnol. Oceanogr.* **26**: 43–53.
- Brighenti, L. S., P. A. Staehr, L. M. Gagliardi, L. P. M. Brandão, E. C. Elias, N. A. S. T. de Mello, F. A. R. Barbosa, and J. F. Bezerra-Neto. 2015. Seasonal Changes in Metabolic Rates of Two Tropical Lakes in the Atlantic Forest of Brazil. *Ecosystems* **18**: 589–604.
- Brothers, S. M., S. Hilt, S. Meyer, and J. Köhler. 2013. Plant community structure determines primary productivity in shallow, eutrophic lakes. *Freshw. Biol.* 1–13.
- Caplanne, S., and I. Laurion. 2008. Effect of chromophoric dissolved organic matter on epilimnetic stratification in lakes. *Aquat. Sci.* **70**: 123–133.
- Carignan, R., D. Planas, and C. Vis. 2000. Planktonic production and respiration in oligotrophic Shield lakes. *Limnol. Oceanogr.* **45**: 189–199.
- Cole, J. I., and N. F. Caraco. 1998. Atmospheric exchange of carbon dioxide in a low-wind oligotrophic the addition of SF₆, lake measured by. *Limnol. Oceanogr.* **43**: 647–656.
- Cole, J. J. J., M. L. Pace, S. R. Carpenter, and J. F. Kitchell. 2000. Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnol. Oceanogr.* **45**: 1718–1730.
- Cole, J. J., Y. T. Prairie, N. F. Caraco, W. H. McDowell, L. J. Tranvik, R. G. Striegl, C. M. Duarte, P. L. Kortelainen, J. A. Downing, J. J. Middelburg, and J. M. Melack.

2007. Plumbing the Global Carbon Cycle: Integrating Inland Waters into the Terrestrial Carbon Budget. *Ecosystems* **10**: 172–185.
- Downing, B. D., B. A. Bergamaschi, D. G. Evans, and E. Boss. 2008. Assessing contribution of DOC from sediments to a drinking-water reservoir using optical profiling. *Lake Reserv. Manag.* **24**: 381–391.
- Downing, J. A. 2010. Emerging global role of small lakes and ponds: little things mean a lot. *Limnetica* **29**: 9–24.
- Fee, E. J., R. E. Hecky, S. E. M. Kasian, and D. R. Cruikshank. 1996. Effects of lake size, water clarity, and climatic variability on mixing depths in Canadian Shield lakes. *Limnol. Oceanogr.* **41**: 912–920.
- Fichot, C. G., and R. Benner. 2012. The spectral slope coefficient of chromophoric dissolved organic matter (S₂₇₅₋₂₉₅) as a tracer of terrigenous dissolved organic carbon in river-influenced ocean margins. *Limnol. Oceanogr.* **57**: 1453–1466.
- Del Giorgio, P. A., and R. H. Peters. 1994. Patterns in Planktonic P : R Ratios in Lakes : Influence of Lake Trophy and Dissolved Organic Carbon Patterns in planktonic P : R ratios in lakes : Influence of lake trophy and dissolved organic carbon. *Limnol. Oceanogr.* **39**: 772–787.
- De Haan, H., and T. De Boer. 1987. Applicability of light absorbance and fluorescence as measures of concentration and molecular size of dissolved organic carbon in humic Lake Tjeukemeer. *Water Res.* **21**: 731–734.
- Håkanson, L. 2005. The importance of lake morphometry and catchment characteristics in limnology – ranking based on statistical analyses. *Hydrobiologia* **541**: 117–137.
- Halbedel, S., O. Büttner, and M. Weitere. 2013. Linkage between the temporal and spatial variability of dissolved organic matter and whole-stream metabolism. *Biogeosciences* **10**: 5555–5569.
- Hanson, P. C., D. L. Bade, S. R. Carpenter, and T. K. Kratz. 2003. Lake metabolism : Relationships with dissolved organic carbon and phosphorus. *Limnol. Oceanogr.* **48**: 1112–1119.
- Hanson, P. C., S. R. Carpenter, J. A. Cardille, M. T. Coe, and L. A. Winslow. 2007. Small lakes dominate a random sample of regional lake characteristics. *Freshw. Biol.* **52**: 814–822.
- Hanson, P. C., S. R. Carpenter, N. Kimura, C. Wu, S. P. Cornelius, and T. K. Kratz. 2008. Evaluation of metabolism models for free-water dissolved oxygen methods in lakes. *Limnol. Oceanogr. Methods* **6**: 454–465.
- Hanson, P. C., D. P. Hamilton, E. H. Stanley, N. Preston, O. C. Langman, and E. L. Kara. 2011. Fate of Allochthonous Dissolved Organic Carbon in Lakes: A Quantitative Approach T. Evens [ed.]. *PLoS One* **6**: e21884.

- Helms, J. R., A. Stubbins, J. D. Ritchie, E. C. Minor, D. J. Kieber, and K. Mopper. 2008. Absorption spectral slopes and slope ratios as indicators of molecular weight, source, and photobleaching of chromophoric dissolved organic matter. *Limnol. Oceanogr.* **53**: 955–969.
- Hestir, E. L., V. Brando, G. Campbell, A. Dekker, and T. Malthus. 2015. The relationship between dissolved organic matter absorption and dissolved organic carbon in reservoirs along a temperate to tropical gradient. *Remote Sens. Environ.* **156**: 395–402.
- IPCC. 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)].
- Jeppesen, E., B. Kronvang, M. Meerhoff, M. Søndergaard, K. M. Hansen, H. E. Andersen, T. L. Lauridsen, L. Liboriussen, M. Beklioglu, A. Ozen, and J. E. Olesen. 2007. Climate change effects on runoff, catchment phosphorus loading and lake ecological state, and potential adaptations. *J. Environ. Qual.* **38**: 1930–41.
- Lamberti, G. A. 1996. Role of periphyton in benthic food webs, p. 753. *In* J.R. Stevenson, M.L. Bothwell, and R.L. Lowe [eds.], *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystem*. Academic Press.
- Landkildehus, F., M. Søndergaard, M. Beklioglu, R. Adrian, D. G. Angeler, J. Hejzlar, E. Papastergiadou, P. Zingel, A. I. Çakiroğlu, U. Scharfenberger, S. Drakare, T. Nöges, M. Šorf, K. Stefanidis, N. Tavşanoğlu, C. Trigal, A. Mahdy, C. Papadaki, L. Tuvikene, S. E. Larsen, M. Kernan, and E. Jeppesen. 2014. Climate change effects on shallow lakes: design and preliminary results of a cross-European climate gradient mesocosm experiment. *Est. J. Ecol.* **63**: 71–89.
- Lewis, W. 2010. Biogeochemistry of tropical lakes. *Verhandlungen des Int. Verein Limnol.* **30**: 1595–1603.
- López-Archilla, A. I., S. Mollá, M. C. Coletto, M. C. Guerrero, and C. Montes. 2004. Ecosystem metabolism in a mediterranean shallow lake (Laguna de Santa Olalla, Doñana National Park, SW Spain). *Wetlands* **24**: 848–858.
- Mackereth, F. J. H., J. Heron, and J. F. Talling. 1979. *Water Analysis: Some Revised Methods for Limnologists*.
- Maia-Barbosa, P. M., L. G. Barbosa, S. L. Brito, F. Garcia, C. F. de A. Barros, M. B. G. Souza, N. Mello, A. S. Guimarães, and F. A. R. Barbosa. 2010. Limnological changes in Dom Helvécio Lake (South-East Brazil): natural and anthropogenic causes. *Brazilian J. Biol.* **70**: 795–802.
- Marengo, J. A., T. Ambrizzi, R. P. da Rocha, L. M. Alves, S. V. Cuadra, M. C. Valverde, R. R. Torres, D. C. Santos, and S. E. T. Ferraz. 2010. Future change of climate in South America in the late twenty-first century: intercomparison of scenarios from three regional climate models. *Clim. Dyn.* **35**: 1073–1097.

- Marotta, H. 2006. Os fatores reguladores do metabolismo aquático e sua influência sobre o fluxo de dióxido de carbono entre os lagos e a atmosfera. *Oecologia Bras.* **10**: 177–185.
- Mello, C. L., C. M. S. Metelo, K. Suguio, and H. C. Kohler. 1999. Quaternary sedimentation, neotectonics and the evolution of the Doce River Middle Valley lake system (Southeastern Brazil). *Rev. do Inst. Geológico* **20**: 29–36.
- Odum, H. T. 1956. Primary production in flowing waters. *Limnol. Oceanogr.* **1**: 102–117.
- Prairie, Y. T. 2008. Carbocentric limnology: looking back, looking forward. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **65**: 543–548.
- R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing., R Foundation for Statistical Computing.
- Raymond, P. A., J. E. Bauer, and J. J. Cole. 2000. Atmospheric CO₂ evasion, dissolved inorganic carbon production, and net heterotrophy in the York River estuary. *Limnol. Oceanogr.* **45**: 1707–1717.
- Read, J. S., D. P. Hamilton, I. D. Jones, K. Muraoka, L. A. Winslow, R. Kroiss, C. H. Wu, and E. Gaiser. 2011. Derivation of lake mixing and stratification indices from high-resolution lake buoy data. *Environ. Model. Softw.* **26**: 1325–1336.
- Roland, F., V. L. M. Huszar, V. F. Farjalla, A. Enrich-Prast, A. M. Amado, and J. P. H. B. Ometto. 2012. Climate change in Brazil: perspective on the biogeochemistry of inland waters. *Brazilian J. Biol.* **72**: 709–722.
- Sadro, S., J. M. Melack, and S. MacIntyre. 2011a. Spatial and Temporal Variability in the Ecosystem Metabolism of a High-elevation Lake: Integrating Benthic and Pelagic Habitats. *Ecosystems* **14**: 1123–1140.
- Sadro, S., C. E. Nelson, and J. M. Melack. 2011b. Linking diel patterns in community respiration to bacterioplankton in an oligotrophic high-elevation lake. *Limnol. Oceanogr.* **56**: 540–550.
- Sand-Jensen, K., and P. A. Staehr. 2007. Scaling of Pelagic Metabolism to Size, Trophic and Forest Cover in Small Danish Lakes. *Ecosystems* **10**: 128–142.
- Staehr, P. A., L. Bastrup-Spohr, K. Sand-Jensen, and C. Stedmon. 2012a. Lake metabolism scales with lake morphometry and catchment conditions. *Aquat. Sci.* **74**: 155–169.
- Staehr, P. A., D. Bade, M. C. Van de Bogert, G. R. Koch, C. Williamson, P. Hanson, J. J. Cole, and T. Kratz. 2010. Lake metabolism and the diel oxygen technique : State of the science. *Limnol. Oceanogr. Methods* **8**: 628–644.
- Staehr, P. A., and K. Sand-Jensen. 2007. Temporal dynamics and regulation of lake metabolism. *Limnol. Oceanogr.* **52**: 108–120.

- Staehr, P. A., J. M. Testa, W. M. Kemp, J. J. Cole, K. Sand-Jensen, and S. V. Smith. 2012b. The metabolism of aquatic ecosystems: history, applications, and future challenges. *Aquat. Sci.* **74**: 15–29.
- Tranvik, L. J., J. A. Downing, J. B. Cotner, S. A. Loiselle, R. G. Striegl, T. J. Ballatore, P. Dillon, K. Finlay, K. Fortino, and L. B. Knoll. 2009. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnol. Oceanogr.* **54**: 2298–2314.
- Wanninkhof, R. 1992. Relationship between wind speed and gas exchange over the ocean. *J. Geophys. Res.* **97**: 7373–7382.
- Weishaar, J. L., G. R. Aiken, B. A. Bergamaschi, M. S. Fram, R. Fujii, and K. Mopper. 2003. Evaluation of Specific Ultraviolet Absorbance as an Indicator of the Chemical Composition and Reactivity of Dissolved Organic Carbon. *Environ. Sci. Technol.* **37**: 4702–4708.
- Williamson, C. E., W. Dodds, T. K. Kratz, and M. A. Palmer. 2008. Lakes and streams as sentinels of environmental change in terrestrial and atmospheric processes. *Front. Ecol. Environ.* **6**: 247–254.
- Williamson, C. E., D. P. Morris, M. L. Pace, and O. G. Olson. 1999. Resurrection of a more integrated paradigm. *Limnol. Oceanogr.* **44**: 795–803.
- Williamson, C. E., J. E. Saros, W. F. Vincent, and J. P. Smol. 2009. Lakes and reservoirs as sentinels, integrators, and regulators of climate change. *Limnol. Oceanogr.* **54**: 2273–2282.
- Zhang, Y. L., M. L. Liu, X. Wang, G. W. Zhu, and W. M. Chen. 2009. Bio- optical properties and estimation of the optically active substances in Lake Tianmuhu in summer. *Int. J. Remote Sens.* **30**: 2837–2857.
- Zhang, Y., Y. Yin, L. Feng, G. Zhu, Z. Shi, X. Liu, and Y. Zhang. 2011a. Characterizing chromophoric dissolved organic matter in Lake Tianmuhu and its catchment basin using excitation-emission matrix fluorescence and parallel factor analysis. *Water Res.* **45**: 5110–22.
- Zhang, Y., Y. Yin, X. Liu, Z. Shi, L. Feng, M. Liu, G. Zhu, Z. Gong, and B. Qin. 2011b. Spatial-seasonal dynamics of chromophoric dissolved organic matter in Lake Taihu, a large eutrophic, shallow lake in China. *Org. Geochem.* **42**: 510–519.
- Zhang, Y., B. Zhang, R. Ma, S. Feng, and C. Le. 2007. Optically active substances and their contributions to the underwater light climate in Lake Taihu, a large shallow lake in China. *Fundam. Appl. Limnol. / Arch. für Hydrobiol.* **170**: 11–19.
- Zhang, Y., E. Zhang, and Y. Yin. 2010. Characteristics and sources of chromophoric dissolved organic matter in lakes of the Yungui Plateau, China, differing in trophic state and altitude. *Limnol. Oceanogr.* **55**: 2645–2659.

CAPÍTULO 1

No formato para submissão à Ecosystems

Reduction on pluviosity increases metabolic rates in tropical clear-water lakes

Running head: Metabolic responses of Tropical lakes to changes in precipitation.

Laura Martins Gagliardi^{1*}, Ludmila Silva Brighenti¹ (*ludmilasb@gmail.com*), Peter Anton Stæhr² (*pst@bios.au.dk*), Luciana Pena Melo Brandão¹ (*lucianapmb@hotmail.com*), Francisco Antonio Rodrigues Barbosa¹ (*barbosa@icb.ufmg.br*), José Fernandes Bezerra-Neto¹ (*joseneto@icb.ufmg.br*)

*Corresponding author: *gagliardibio@gmail.com*, phone number +55 31 3409 3056

1- Laboratório de Limnologia e Ecotoxicologia Aquática - Limnea, ICB, Universidade Federal de Minas Gerais, Av. Antonio Carlos, 6627, Pampulha, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil.

2- Aarhus University, Department of Bioscience, Frederiksborgvej, 399, DK-4000 Roskilde, Denmark.

Author Contribution: Gagliardi contributed to the study design, performed the research, analyzed the data, contributed models used in the analysis, and wrote the MS. Brighenti contributed to performing to the research, data analysis and writing the MS. Staehr contributed to the data analysis and writing the MS. Brandão contributed performing to the research, data analysis and edited the manuscript. Barbosa and Bezerra-Neto conceived the study, contributed to the methods, and writing the MS.

Abstract:

We investigated the effects of reduced precipitation during the rainy season on the internal chemical, biological and physical drivers of primary production and respiration in 12 tropical lakes differing in morphometry and catchment properties. These lakes are located in middle Rio Doce Basin, Minas Gerais (Brazil). A reduction in precipitation by 80% during the warm rainy seasons in 2013 compared to the same season in previous year (2012), caused a reduction in lakes volume (shown by a retraction of lakes margin of approximately 3 meters), a deepening of the upper mixed layers of between 1-2 meters, 2 fold lower concentrations of chlorophyll-a, reduction on light availability by 50% and 2 fold higher concentration of total phosphorous. Reduced rains were furthermore associated with 38% higher rates of gross primary production (GPP), likely stimulated by higher nutrient concentrations and reduced levels of photo-inhibition. GPP during the rainy seasons were similar to levels normally occurring in the more productive dry season, causing the rainy season to be less heterotrophic than usual. These effects of reduced precipitation were strongest in small lakes, especially those with a large catchment area. Our results suggest that climate change in tropical areas, will significantly reduce lake volume in smaller lakes causing a higher internal release of nutrients, more turbid waters and higher GPP and R of the upper mixed layers.

Key words: primary production; respiration; lake metabolism; tropical lakes; drought; climate changes; lake size; photo-inhibition, southeast Brazil.

INTRODUCTION

Lakes are an important part of the biosphere despite of their small fraction on earth's surface (approximately 3%, Downing 2010). These systems provide a wide range of essential ecosystem services ranging from basic human survival needs (e.g. drinking water and food) to economic and well-being aspects (e.g. crops irrigation, fishing and recreation; Williamson and others 2014). In addition, they play a major role in the global carbon cycle being extremely active sites for transport, transformation, and storage of considerable amounts of carbon received from the terrestrial environment (Cole and others 2007). Studies of carbon cycling are commonly referred to as studies of lake metabolism and involve analysis of the conditions that control variability in gross primary production (GPP - gross fixation of inorganic C by photosynthesis) and community respiration (R - degradation of organic carbon to CO₂ by all organisms of the ecosystem) over different spatial and temporal scales (Staeher and Sand-Jensen 2007).

The highly variable environmental conditions (i.e. temperature, rainfall, wind, characteristics of basins, morphometry of lakes and vegetation) affect the availability of resources for biological processes (i.e. light, nutrients and organic matter) and trophic composition of their communities (Marotta 2006; Sand-Jensen and Staeher 2007). Previous studies showed that over shorter time scales (hourly to daily), lake productivity and respiration are strongly regulated by internal water movements, which are affected by wind, and temperature conditions, and by light availability (Staeher and Closter 2007; Staeher and others 2010a; Sadro and others 2011). At longer time scales (months to years), carbon cycling in lakes are very sensitive to changes in climate and their catchment affecting inputs of organic matter and nutrients (Hanson and others 2003; Staeher and others 2012a).

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation

Tropical lakes are usually highly productive (the metabolic processes are 2-3 fold higher than temperate lakes) compared to temperate lakes and are generally found to be hot spots not only for biodiversity but also for the exchange of greenhouse gasses (Lewis 1996, 2010). Despite their importance, tropical lakes remain poorly studied, rendering a potential bias in our understanding on the importance of environmental drivers of seasonal changes in carbon cycling in these lakes and their sensitivity to changes in land use and climate change (Staehr and others 2012c). Although scarce, studies on diel variation in thermal structure and dissolved oxygen in tropical environments have been done since the 1950s in African lakes (Talling 1957; Ganf and Horne 1975) as well as South American lakes (Barbosa and Tundisi 1980, 1989). Previous studies indicate that the epilimnion of these lakes are net heterotrophic on an annual scale (Marotta and others 2010), with variability in GPP and R related to seasonal changes in nutrients controlled mainly by changes in mixing layer depth and water column stability (Brighenti and others 2015). However, inputs of allochthonous organic matter and nutrients during precipitation runoff are also important (Carpenter and others 2001; Biddanda and Cotner 2002; Marotta 2006; Sadro and Melack 2012).

Tropical lakes ecosystems are expected to be highly sensitive to climate changes (O'Reilly and others 2003; Adrian and others 2009; Jeppesen and others 2014), causing profound modifications on lakes physical (i.e. volume, area, stratification) and chemical (i.e. dissolved oxygen concentration and input of organic matter and nutrients) features, in community structure (Jeppesen and others 2014) with ultimate effects on regional carbon cycling (Williamson and others 2009). According to the last report of the Intergovernmental Panel of Climate Change (IPCC 2014) global climate change include an increase in global temperature (0.78°C for 2003-2012) and radiation rates (UV, PAR and infrared), and changes in precipitation regimes characterized by intense rainfall

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation events and/or prolonged dry periods depending on the regions. Marengo and others (2009) predicted an increase in temperature and changes in the frequency of precipitation with an increase in the number of storms in the summer and longer periods of drought for southeast region in Brazil. While we have not observed more floods (Marengo and others 2010; Roland and others 2012), we have observed significant reductions in precipitation during normally rainy season. Given that lakes are known to be strong sentinels of climate changes, we could expect profound changes in lakes metabolic process due to ongoing climate changes (Williamson and others 2009).

In this study, we deployed a series of high frequency automated stations over weekly periods during dry and wet seasons in 12 lakes in the Middle Rio Doce Basin in Minas Gerais, Brazil. This study aimed to (1) investigate the importance of meteorological and lakes/drainage basin morphometry regulators of short term (day-to-day) changes in GPP, R and net ecosystem production ($NEP = GPP - R$); and to (2) evaluate the effect of changes in rainfall on water chemistry and physical conditions, and its implications in the magnitude and variability of GPP, R and NEP across a range of lakes representative for the Rio Doce lake system.

Specifically we tested two hypotheses. The first one is that metabolic rates in the upper mixed layers will be higher in periods with lower precipitation, especially R rates due to the increase in water transparency and deepening of the mixed layer depth. With less rainfall, lakes receive less allochthonous organic matter and nutrients becoming more transparent causing a deepening their mixed layer (Landkildehus and others 2014). However, another possible situation, is this mixed layer deepening combined with a reduction on lake volume, due to higher evaporation, and on water column stability (Macintyre and others 2009) would increase the connectivity between upper and deeper layers/sediments (Fee and others 1996; Roland and others 2012) reducing light

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation availability. In this case GPP and R could be favored by higher internal loading, which is considered a major source of nutrients and organic carbon to the euphotic zone in deep tropical lakes (Downing and others 1999; O'Reilly and others 2003; Barros and others 2006). On the other hand, GPP will likely be reduced by photo-inhibition caused by higher light availability, especially during stratified periods (Barbosa and Tundisi 1980; Brighenti and others 2015).

The second hypothesis is that effects of reduced precipitation on metabolic rates will be less pronounced on larger, deep and forested lakes compared to smaller, shallow and deforested lakes. Larger and deep lakes tend to be more transparent, with deeper upper mixed layer and less sensitive to external input of nutrients and dissolved organic carbon (DOC) owing to higher water volumes (Fee and others 1996; Staehr and others 2012a). Due to their high volume:area ratios these lakes has lower reduction in their column depths during a prolonged drought period, and consequently lower nutrient internal loading (Sand-Jensen and Staehr 2007). Lakes which catchments has higher proportion of forest cover tend to receive lower allochthonous nutrients and higher organic matter concentrations favoring respiration process rather than production (Sobek and others 2006; Sand-Jensen and Staehr 2007; Hagerthey and others 2010).

METHODS

Study Area

This study was performed in 12 lakes located in the basin of the Middle Rio Doce where we find the largest remaining Atlantic Forest in Minas Gerais state, Brazil, preserved within the limits of the Rio Doce State Park (PERD; Maia-Barbosa and others 2010). The preserved area covers 36,000 ha, 5% of the original forest area in the region, surrounded by *Eucalyptus spp.* and human occupation (Barros 2010). Six of the studied lakes are located inside the preserved area (DH-Dom Helvécio, CAR – Carioca, ANB –

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation

Anibal, STH – Santa Helena, PAT – Patos and GAMB – Gambazinho) while the others are located outside the park (AGU – Aguapé, VER – Verde, JAC – Jacaré, SIL – Silvana, GRA – Grande, BEN – Benerrico lakes). The selection of the lakes was based on the inclusion of morphometric differences and land uses in order to create a continuous gradient of lakes area and percentage of native forest. Table 1 (supplementary material) shows the geographic coordinates, morphometric, catchment, characteristics of each lake, as well as their variability in physical, chemical and biological properties.

The region usually has two well-defined seasons. The dry season (May – September) has the lowest temperatures (19°C) and precipitation (10mm in July-August), while the rain season (October – April) is marked by higher temperatures (25°C) and precipitation (1100 mm in average) being December the month with maximum precipitation (350mm; Instituto Nacional de Meteorologia, www.inmet.com.br).

Environmental Variables

Air temperature, irradiance and accumulated rainfall recorded at every 3 hour, were obtained from a meteorological station located inside the PERD and nearby cities (<http://sinda.crn2.inpe.br/PCD/>). Meta-parameters (lakes area and catchment morphometric parameters) were estimated using Landsat 5 satellite images processed with Arc Gis 9.3 software. From this material we calculated the lakes surface area (Km²), drainage area (Km²), lakes area/drainage area ratios (LA/ADA), percentage of native forest cover (% NF), percentage of anthropogenic changes cover (% alterations).

High-frequency data were sampled at every 15 min by instruments deployed at the central deep region of each lake during 6 days of each season, rainy (summer) and

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation dry (winter) season on 2012 and rainy (summer) season on 2013. The buoys were equipped with 1 dissolved oxygen (DO) and temperature sensor at 0.5m depth (D-Opto Logger da Zebra-Tech Ltda.), 1 wind speed sensor at 1m above the surface (WE550, Global Water ®) and 4 underwater light and temperature sensors at 0, 0.5, 1.5, 2.5 and 3.5m depth (HOBO Temperature/Light Data Logger 64K - UA-002-64). After each deployment the sensors were cleaned and recalibrated for deployment in the next lake.

The diffuse light attenuation coefficient (K_d) was determined as the linear slope between depth and the logarithmic light intensity for every time interval. The daily values were averages of measurements between 10 and 14 hours each day. The slopes of the regressions with $R^2 < 0.8$ were excluded from the analysis. The mean daily light available for photosynthetic organisms at the upper mixed layer (E_{mean} ; mol photons $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$) was estimated according to Staehr and Sand-Jensen (2007). The depth of the photic zone (Z_{eu} , m) was estimated as the ratio of $4.6 / K_d$. Vertical profiles of temperature ($^{\circ}\text{C}$) were made using a Multiprobe (Hydrolab DS5) in the first and last days of the buoys deployments at each lake. These data were used to calculate the depth of the mixed layer (Z_{mix} , m) using the software Lake Analyzer (Read and others 2011).

Water samples were taken on the first and last day of buoy deployment from the upper mixed layer (0.5m). Chlorophyll-a (Chl-a; $\mu\text{g l}^{-1}$) was estimated by extraction in 90% acetone, according to APHA (2005). The total suspended solids (TSS; mg l^{-1}) were measured by the gravimetric method (AP40 filter). Samples for dissolved organic carbon (DOC; mg l^{-1}) and colored dissolved carbon (CDOM; m^{-1}) were filtered (0.22 μm , Whatman GF/F glass-fiber) and stored in the dark at 4°C . Total nitrogen (TN; $\mu\text{g l}^{-1}$), from unfiltered samples, and DOC were determined with a TOC analyzer (Shimadzu TOC-5000A). The CDOM concentrations were determined as absorbance coefficient at

272 nm (Bracchini and others 2004). Total phosphorus (TP; $\mu\text{g l}^{-1}$) were determined following Mackereth and others (1979) also from unfiltered samples.

Metabolic rates

The metabolic parameters (NEP, GPP and R) were estimated following Staehr and others (2010a). DO fluctuations were described using the following equation adapted from Odum (1956) for every 1 hour:

$$\text{DO}_{t+1} = \text{DO}_t + \text{GPP} - \text{R} + \text{F} \quad (1)$$

Where DO_{t+1} and DO_t are the DO concentrations ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) at times $t + 1$ and t ; GPP is gross primary production (equation 6); R is the ecosystem respiration (equation 5); F is the flux of O_2 between the lakes surface and the atmosphere (equation 3). It is important to say that the DO values concentration measured at 0.5 m depth hold only for the upper mixed layer and were not extrapolated to the entire lake.

The NEP_{hr} were calculated as

$$\text{NEP}_{\text{hr}} = \Delta\text{DO} - \text{F}/\text{Z}_{\text{mix}} \quad (2)$$

where ΔDO is the change in oxygen concentration in these intervals of 1 hour ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$), F is gas exchange with the atmosphere ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) and Z_{mix} is the mixing depth.

The exchange with the atmosphere was calculated as

$$\text{F} = k (\text{DO}_{\text{sat}} - \text{DO}) \quad (3)$$

where DO is the measured concentration in the water, DO_{sat} is the concentration of water oxygen in equilibrium with the atmospheric concentration and k is the gas change coefficient at a given temperature. The coefficient k was computed from the Schmidt number (Sc) and the gas piston velocity corresponding to Schmidt number of 600 (k_{600}). The Schmidt number was calculated according to Wanninkhof (1992) for each time step

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation and the k_{600} was estimated as a function of wind speed 10 m above water surface (Cole and Caraco 1998). The wind speed measured at 1 m from the surface of lakes was transformed to 10 m using the relationship given by Smith (1985).

As there is no photosynthetic processes occurring at night, it was assumed that the average respiration rates (R) during night is equal to the night NEP (1 h after sunset to one hour before sunrise). In this context during darkness, changes in DO concentration are assumed to be due to R and F (equation 4).

$$R_{\text{night}} = \Delta\text{DO} - F \quad (4)$$

According to the literature (Cole and others 2000; Hanson and others 2003; Staehr and Sand-Jensen 2007; Staehr and others 2010a) we assumed that R of daytime rates is equal to R of the night time for each time step. Thus, R_{daytime} rates were calculated as the product of the average R_{night} rate per hour overnight (R_{hr}) multiplied by number of hours which PAR was $> 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Daily R was determined as

$$R_{\text{daily}} = R_{\text{hr}} \times 24\text{h} \quad (5)$$

Daytime NEP was calculate as mean hourly NEP during daylight multiplied by the number of hours which PAR was $> 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The GPP was determined as:

$$\text{GPP} = \text{NEP}_{\text{daytime}} + R_{\text{daytime}} \quad (6)$$

Daily NEP was finally calculated as $\text{NEP} = \text{GPP} - R$ (R with positive values). R_{daytime} is likely to exceed the night time R which can underestimate the GPP and R values, but would have no effect on NEP (Cole and others 2000). To facilitate visualization on results we presented the GPP rates as positive values and R rates as negative values. GPP, R and NEP were shown as volumetric rates per day ($\text{mmol O}_2 \text{m}^{-3} \text{d}^{-1}$). The areal rates ($\text{mmol O}_2 \text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$) were estimated multiplying the volumetric rates by Z_{mix} in the rainy seasons. For dry period, when the lakes are full mixing, the volumetric rates were multiplied by total column depth. Areal rates represent the

average metabolic rates per square meter of the entire lake improving comparisons of different lakes in different seasons (Staeher and others 2010a, 2012a).

Statistical analysis

The relationship between metabolic rates and environmental variables were made using Pearson correlation analysis. Differences among seasons were assessed by parametric t-test (two-sided) once data showed normal distribution. Empirical models of the variation in metabolic rates (volumetric GPP, R and NEP) and physical, chemical and biological parameters as a function of lake and catchment variables were selected by stepwise regression analysis. The models with lower Akaike Information Criteria (AIC) numbers and their parameters, which contributed significantly ($p < 0.05$) were included in the final linear regression models performed in R (R Development Core Team 2009).

RESULTS:

Climatic variables

Climate data provided by Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE, Brazil) showed that the rainy period usually goes through September to May and has a mean precipitation of 1186 mm and mean temperature of 23.5°C. Low precipitation (181mm in average) and lower temperatures (19.2 ° C in average) mark the other 3 months. However, during the years 2012 and 2013 the precipitation was substantially reduced ($p < 0.001$; Fig. 1).

The rainy season from October 2011 to April 2012 had an average rainfall of 154 mm with maximum rainfall occurring in January 2012 (353 mm), much lower than previous years. In 2013, the rainy season was marked by the lowest precipitation in the

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation

last 7 years (51mm until the end of sampling campaign). In this study, we considered 2012 rainy season as a regular year (a pre-drought period) and from this point we will refer to 2013 rainy season as “rainy-dry period” to facilitate comprehension.

There was no significant difference in wind speed or mean air temperature among the years. The maximum temperature during the rainy-dry period (2013) was however higher (31.1°C) compared to the same period of previous years (sep/2010-may/2011 = 30.6°C and sep/2011-may/2012 = 29.2°C).

Effects of precipitation on environmental variables and metabolic rates

All lakes showed two clear periods. One with full mixing of the water column during the 2012 dry season, in which Z_{mix} were equal to the total depth of the sampling points (Table 1, supplementary material; Fig 2A). The other period, occurred during 2012 and 2013 rainy seasons, when lakes were stratified, but under different precipitation regimes. The best GPP predictors were LA/ADA, K_d and Chl-a and R predictors were LA/ADA, Chl-a and CDOM.

During full mixing period (dry season 2012) significantly higher concentrations of TN and Chl-a were observed when considering all the sampled lakes, while TSS was similar among seasons (Fig. 2, Table 2). On the other hand, mean light availability (E_{mean}) was significantly lower compared to rainy periods (Fig. 2A; Table 2). Mean GPP and R in the dry 2012 season and the 2013 rainy-dry season were significantly higher than during the regular rainy season sampled in 2012 (Table 2, Fig 3). While the GPP and R rates were of the same magnitude and showed similar responses to precipitation, the metabolic balance (NEP) was not significantly different from zero, for any of the seasons. Metabolic rates had a positive relationship with Chl-a concentrations (Table 4), which showed a positive correlation with TP concentrations (Table 3).

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation

The most significant differences in light availability and Chl-a were observed between the 2012 rainy and 2013 rainy-dry (Fig 2A and C, Table 2). We observed that mean Z_{mix} reached higher values during the 2013 rainy-dry season compared to the rainy season of 2012 (Fig. 2A), with higher TP concentration compared to the rainy period of 2012. Mean TSS concentration on mixed layers were higher during the 2012 rainy compared to the less rainy 2013 season (Table 1 and 2).

Although epilimnetic NEP had no significant correlation with seasons (Fig. 3, Table 3), GPP and R rates respond significantly to precipitation variability (Fig. 3, Table 2). Once areal metabolic rates (volumetric rates multiplied by Z_{mix}) were less related to others abiotic and biotic variables than volumetric rates, we focus our analyses on volumetric ones (Table 3). GPP and R rates in the upper mixed layers were, also, strongly correlated with each other (Fig. 4; $r > 0.70$, $p < 0.001$).

Reductions on precipitation favored upper mixed layer metabolic rates (Fig. 3), especially GPP (Table 2). GPP and R rates were positive related to Chl-a concentration (Table 3; Fig. 4E and F) in 2012 rainy and dry seasons. Although, during rainy-dry period in 2013 GPP and R showed a negative response to Chl-a concentrations, probably due lower Chl-a concentrations in this season (Figs. 2C, 4E and F). GPP and Chl-a were favored in lakes with higher nitrogen concentration (Table 3), during both stratified periods. R rates were related to CDOM concentrations in both stratified periods and with DOC during lower precipitation (Tables 3 and 4). GPP rates also showed negative correlation with light availability (Table 3) and a positive relationship with CDOM, especially during 2012 stratified period (Table 4), which is positive correlated to K_d (Table 3; 2012 rainy season: $r = 0.66$, $p < 0.01$; 2012 dry season: $r = 0.59$, $p < 0.05$).

Catchment properties effects on metabolic and environmental variables

The 12 lakes varied in surface area (0.09 - 4.36 Km²), maximum depth (7.86 – 39.20 m), catchment area (0.54 – 63.80 Km²) and forest cover in the catchment (1.36 – 82.49%). Lake trophic vary from oligo to mesotrophic according to the levels of TP (8 – 55 µg l⁻¹), Chl-a (1.27 – 11.69 µg l⁻¹), DOC (1.86 – 9.61 mg l⁻¹) and transparency ($K_d = 0.43 - 1.30 \text{ m}^{-1}$). Among the analyzed meta-parameters, the ratio between lake area/basin area (LA/ADA) was the best explicative parameter and showed negative relationship with the most of the chemical, physical and biological variables (Table 3 and Fig. 2; E_{mean} , $R^2 = 0.81$, $df = 28$, $p < 0.001$; Chl-a, $R^2 = 0.60$, $df = 30$, $p < 0.001$; TN, $R^2 = 0.36$, $df = 30$, $p < 0.01$; DOC, $R^2 = 0.31$, $df = 32$, $p < 0.0001$; CDOM 272 nm, $R^2 = 0.29$, $df = 32$, $p < 0.001$). Larger lakes had deeper Z_{mix} (Z_{mix} , $R^2 = 0.86$, $df = 25$, $p < 0.001$) and higher E_{mean} during stratified periods ($R^2 = 0.82$, $df = 28$, $p < 0.001$). TP concentrations showed no significant difference with any meta-parameter ($p > 0.05$; Fig. 2D; $R^2 = 0.23$, $df = 30$, $p > 0.05$).

NEP also had no significant relationship with LA/ADA ratio, but GPP and R rates were lower in higher LA/ADA ratios (Fig. 4A e B; GPP_{vol} $R^2 = 0.50$, $df = 28$, $p < 0.01$; R_{vol} $R^2 = 0.54$, $df = 28$, $p < 0.001$) during stratified periods (2012 rainy season: GPP_{vol} $t \text{ test} = -1.61$, $df = 28$, $p < 0.01$; R_{vol} $t \text{ test} = -2.09$, $df = 28$, $p < 0.001$; 2013 rainy-dry season: GPP_{vol} $t \text{ test} = -2.67$, $df = 28$, $p < 0.01$; R_{vol} $t \text{ test} = -2.09$, $df = 28$, $p < 0.001$). During the full mixed period metabolic rates showed lower negative relationship with LA/ADA ratio (GPP_{vol} $t \text{ test} = -0.94$, $df = 28$, $p < 0.01$; R_{vol} $t \text{ test} = -0.64$, $df = 28$, $p < 0.001$).

DISCUSSION

Our results revealed broad-scale scaling patterns of lakes epilimnion metabolism and limnological properties to climate and to the ratio lakes area/drainages area ratios (LA/ADA). With the increase of lake area in relation to its drainage area, lakes are more clear and had lower nutrient and organic matter input from surrounding. Thus, larger lakes had clearer waters and deepest mixed layers, contained less nutrient and DOC, reducing metabolic rates, especially GPP (Fig 2 and 4A and B).

However, weather conditions strongly influenced water column dynamics and nutrient, organic matter and light availability in the upper mixed layers (Fig 2). Higher temperatures and precipitation during summer results in a shallower mixed layer. The organic matter input raises heat absorption increasing lake stability (Read and others 2011). Higher water column stability reduces nutrients and organic carbon in upper mixed layers, and consequently autotrophic biomass, GPP and associated R rates (Read and others 2011; Brighenti and others 2015). In other hand, higher precipitations, increase the allochthonous inputs of nutrients and organic matter reducing light availability, especially in smallest lakes, favoring GPP and, more strongly, R rates. Variations on column stability and mixing layer depth affecting nutrients and organic matter availability in the epilimnion has already been shown in others aquatic systems (Biddanda and Cotner 2002; Diehl and others 2002; Staehr and others 2010b). Mixing events provide inorganic nutrients to primary producers in the surface euphotic zone rising DO production (Diehl and others 2002) and organic substrates to heterotrophic consume, reducing DO and light availability (Cole and others 2000).

During full mixing period, the studied lakes showed higher total nitrogen, phosphorus and total suspended solids concentrations, favoring autotrophic biomass (Chl-a) raising GPP and R rates. Conversely, during stratified periods with regular

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation pluviosity regime, upper mixed layers depth are lower and water column more stable reducing exchanges between superficial and deepest layers/sediments. In this case, lakes upper mixed layer were poor in nutrients and organic matter, thus reducing algal biomass and metabolic rates (Charlton and Lean 1987; Diehl and others 2002). These results agree with O'Reilly and others (2003) findings for an African tropical lake, which primary production were lower in periods with higher temperatures and shallower epilimnion (higher water column stability) decreasing nutrient availability. Barbosa and Tundisi (1980), Petrucio and Barbosa (2004), Brighenti and others (2015) also reported larger primary production related with nutrient circulation during dry season on Middle Rio Doce lakes.

Reduced upper mixed depth leads to higher light availability (E_{mean}), what normally stimulate pelagic photosynthesis (Staehr and others 2010b, 2012b). However, our results show a negative relation between light availability (positive relation with light attenuation) and Chl-a concentrations and GPP rates (Fig.4, Table 2), suggesting that autotrophic organisms in surface waters are photo-inhibited. Primary production in aquatic systems is largely limited by nutrients and light (Fahnenstiel and others 2000). In oligotrophic and clear lakes photoinhibition can be an important factor in metabolic dynamics of the upper layers; (Hader and others 1998; Maynard and others 2012), especially in periods of stratification when nutrients and organic matter are stored in the hypolimnion.

During stratified periods the lack of nutrients on upper mixed layers can cause the phytoplankton photosynthetic apparatus more susceptible to photo-inhibition due tolerance reduction of photosystem II to UVB stress (Bouchard and others 2008). Barbosa and Tundisi (1980) and Brighenti and others (2015) also reported photo-inhibition in surface waters of Carioca and Dom Helvécio lakes. These authors pointed

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation out that primary production on these lakes occurs on more nutrient-rich metalimnion during stratified periods, when euphotic depth is higher than mixed layer depth (Coloso and others 2008). Petrucio and others (2006) showed that seven lakes in the Middle Rio Doce area had highest carbon fixation rates occurring at depths corresponding to 10 and 1% of incident light. In this case, our single sonde measurements probably underestimated primary production rates in the lakes epilimnion, once lakes euphotic zones were deeper than upper mixed layers depth (Table 1, supplementary material; (Sadro and others 2011; Obrador and others 2014).

But, what happen when precipitation declines and lakes go through a long drought period?

Effect of reduced pluviocity on the dynamics of lakes epilimnetic metabolism

The intensity and frequency of rainfall coupled with catchment characteristics, define the intensity of runoff and allocthonous elements into lakes (Webster and others 2000; Biddanda and Cotner 2002). Thus, reduction on pluviocity in tropical lakes could rise water column stability and reduce upper mixed layer depth and allocthonous elements inputs, resulting in higher light availability and lower nutrients, organic carbon concentrations and metabolic rates, as reported by Brighenti and others (2015) and O'Reilly and others (2003). However, as the present study, López-Archilla and others (2004) also found metabolic rates increasing during reduction on water volume in a Spain shallow lake favoring GPP process rather than R. The explanation given by these authors is that high temperatures coupled with reduced rainfall reduce allocthonous material input and lakes volume. This reduction on volume weakens water column stability, deepening the upper mixed layer, thus allowing internal loading of nutrients

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation (TP) and organic matter (DOC). These material inputs in lakes epilimnion reduces light availability favoring R and, more strongly, GPP rates (Fig. 4A).

According to Vincent (2009), reduction on rainfall and highest temperatures, especially on tropical lakes, raise evaporation rates reducing total water volume and raise water retention times in the lakes. Moreover, temperature differences between epilimnion and hypolimnion in tropical lakes are too small ($\sim 2^{\circ}\text{C}$) resulting in episodic upper mixed layer deepening (Lewis 2010). Although we have no direct measures of changes in lakes volume we observed a reduction of 1 – 1.5 m on total water column depth in the lakes sampling points. Fee and others (1996) also reported a deepening of 1 – 2m in upper mixed layer of 21 lakes in Canada, especially in smallest and clear lakes (surface area below 5.0 Km²), during a period with higher temperatures and lower precipitations. The reductions on total water volumes make the lakes also more susceptible to wind action and consequently deepening upper mixed layers (Fee and others 1996; Williamson and others 2014).

Many studies reported that drought periods result in clearer and more stable water column, due to lower input of organic material and nutrients and higher temperatures (Fee and others 1996; Webster and others 2000; Roland and others 2012; Williamson and others 2014). In the other hand, same authors reported that the reduction on lakes volume could reduce these temperature differences between surface and deeper layers, deepening upper mixed layer and favoring nutrients and DOC internal loading (Charlton and Lean 1987; Tranvik and others 2009; Landkildehus and others 2014) reducing light availability (Jeppesen and others 2014). Vincent (2009) reported that lakes with anoxic bottom water conditions and nutrient release from the sediments, a prolonged residence time caused by reduced precipitation and inflows could result in increased phosphorus internal loading.

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation

GPP rates were favored in situations where light availability was lower. According to Brandão and others (*personal communication*) Chl-a and TSS are responsible for 74% in light attenuation and CDOM show greater contribution during rainy periods. Besides organic carbon measurements had no significant differences among seasons, mean CDOM concentration was higher in the period with higher pluviosity, while mean DOC concentrations were higher during lowest precipitation period. In some cases, increased drought has been associated with increased DOC inputs to lakes through the exposure of previously waterlogged peat to oxygen, thereby triggering microbial degradation and mobilization of DOC (Freeman and others 2001). Tranvik and others (2009) also reported that increasing of nutrients concentrations might increase the autochthonous DOC production. In contrast, other investigators indicate that drier climates yield lower concentrations of DOC in lakes because of increased water retention times in lakes and, hence, require more time for degradation processes to occur (Schindler and others 1997).

The CDOM values had no significant relationship with DOC for any season studied, indicating that organic matter in upper mixed layers has different sources, allochthonous and autochthonous, especially during dry seasons (Zhang and others 2011b). However, more information about organic carbon dynamics, their quality, source and photobleaching process on tropical lakes are required to explain the lack of significant differences among seasons.

Effects of reduced pluviosity on metabolism of lakes with different sizes

Our results showed that larger lakes with higher total depth and relative smaller drainage basin presented deeper and clearest upper mixed layers. These results in a reduction on nutrients, organic matter and chlorophyll-a concentrations and

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation consequently lower metabolic rates. Similar results were reported by many authors (Håkanson 2005; Sand-Jensen and Staehr 2007; Staehr and others 2012a). In the other hand, Fee and others (1996) showed that lake size and depth were a poor predictor of lake trophic state and primary production due to greater turbulence and nutrient regeneration within upper mixed layers.

Clearly, smaller lakes show amplified responses due reduction on pluviosity, once larger and deeper lakes are less vulnerable to evaporation rates and maintaining column stability (Vincent 2009). This stability summed with high temperatures and lower precipitation could increase water residence time in the lake and increase chemical stratification reducing nutrients and organic matters inputs from deeper layers (Vincent 2009; Staehr and others 2012b). However, most studies in drought effects on metabolic rates are targeted at shallow lakes leaving a gap on deep lakes.

CONCLUSIONS

Our first hypothesis was partially confirmed. Reduction on pluviosity changed tropical lakes dynamics reducing their volumes, deepening their upper mixed layer and increasing nutrients and DOC concentration due to internal loading. The resuspension of organic matter reduced light availability and consequently photoinhibition favoring metabolic rates, especially primary producers and reducing net heterotrophy. These effects were lower in larger lakes, confirming our second hypothesis. These findings contrast with some other papers that indicate an increase in rainfall for this region and an increase of net heterotrophy in upper mixed layers due higher temperatures.

As the lowest point in the landscape, lakes receive inputs from the surrounding terrestrial catchment and alterations in seasonal temperature and precipitation patterns may play a central role in both the ecology of aquatic and terrestrial communities and ecosystems, and in global biogeochemical cycles (Williamson and others 2014).

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation

Tropical clear water lakes need a special attention once they are more sensitive to climate variability (Read and Rose 2013). Besides this study comprise regional lakes dynamics and their responses to one different rainy season, our results should be considered to perform tropical metabolism comprehension and future predictions about the effects of climate change.

Thus, to better understand metabolic dynamic on tropical lakes and its response to climatic changes, future studies should include (1) the quality and source of organic carbon in upper mixed layers once it favor GPP as well as R; (2) the effects of others anthropogenic impacts on lakes with different morphometry and catchments properties; (3) continuous monitoring of these parameters, what is essential for better understanding its dynamics in tropical lakes in response to global climate variations.

ACKNOWLEDGMENTS

We appreciate the logistical support of the Post-graduation program (ECMVS, UFMG), laboratory colleagues (LIMNEA) and the team of Rio Doce State Park (IEF) and neighboring communities. We thank to the National Space Research Institute for providing the meteorological data. We thank Msc. Ciro Lófti Vaz for morphometric analyses at ArcGiz. We also thank all collaborators in field work and Marcelo Costa and Patricia Ferreira in laboratory analysis. This work was supported by Fapemig (APQ-02623-10) and Ecological Research Long Term / CNPq (No. 403698 / 2012-0).

REFERENCES:

- Adrian R, O'Reilly CM, Zagarese H, Baines SB, Hessen DO, Kelller W, Livingstone DM, Sommaruga R, Straile D, Van Donk E, Weyhenmeyer GA, Winder M. 2009. Lakes as sentinels of climate change. *Limnology and Oceanography* 54:2283–97.
- APHA. 2005. *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. 21st ed. Washington: American Public Health Association
- Barbosa FAR, Tundisi JG. 1980. Primary production of phytoplankton and environmental characteristics of a shallow quaternary lake at eastern Brasil. *Archiv für Hydrobiologie* 99:139–61.
- Barbosa FAR, Tundisi JG. 1989. Diel variations in a shallow tropical Brazil lake. The influence os temperature variation on the distribution of dissolved oxygen and nutrients. *Archiv für Hydrobiologie* 116:333–49.
- Barros CF de A, Souza M, Barbosa FAR. 2006. Seasonal mechanisms driving phytoplankton size structure in a tropical deep lake (Dom Helvécio Lake, South-East Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia* 18:55–66.
- Barros CF de A. 2010. Diversidade e ecologia do fitoplâncton em 18 lagoas naturais do médio Rio Doce.
- Biddanda BA, Cotner JB. 2002. Love Handles in Aquatic Ecosystems: The Role of Dissolved Organic Carbon Drawdown, Resuspended Sediments, and Terrigenous Inputs in the Carbon Balance of Lake Michigan. *Ecosystems* 5:431–45. <http://link.springer.com/10.1007/s10021-002-0163-z>. Last accessed 28/11/2014
- Bouchard JN, Longhi ML, Roy S, Campbell DA, Ferreyra G. 2008. Interaction of nitrogen status and UVB sensitivity in a temperate phytoplankton assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 359:67–76. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0022098108001317>
- Bracchini L, Cózar A, Dattilo AM, Falcucci M, Gonzales R, Loiselle S, Hull V. 2004. Analysis of extinction in ultraviolet and visible spectra of water bodies of the Paraguay and Brazil wetlands. *Chemosphere* 57:1245–55.
- Brighenti LS, Staehr PA, Gagliardi LM, Brandão LPM, Elias EC, de Mello NAST, Barbosa FAR, Bezerra-Neto JF. 2015. Seasonal Changes in Metabolic Rates of Two Tropical Lakes in the Atlantic Forest of Brazil. *Ecosystems* 18:589–604. <http://link.springer.com/10.1007/s10021-015-9851-3>
- Caplanne S, Laurion I. 2008. Effect of chromophoric dissolved organic matter on epilimnetic stratification in lakes. *Aquatic Sciences* 70:123–33. <http://link.springer.com/10.1007/s00027-007-7006-0>. Last accessed 27/06/2013

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation

- Carpenter SR, Cole JJ, Hodgson JR, Kitchell JE, Pace ML, Bade D, Cottingham KL, Essington TE, Houser JN, Schindler DE. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: Whole-lake experiments. *Ecological Monographs* 71:163–86.
- Charlton MN, Lean DRS. 1987. Sedimentation, Resuspension, and Oxygen Depletion in Lake Erie (1979). *Journal of Great Lakes Research* 13:709–23. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0380133087716852>
- Cole JJ, Caraco NF. 1998. Atmospheric exchange of carbon dioxide in a low-wind oligotrophic the addition of SF₆, lake measured by. *Limnology and Oceanography* 43:647–56.
- Cole JJ, Prairie YT, Caraco NF, McDowell WH, Tranvik LJ, Striegl RG, Duarte CM, Kortelainen PL, Downing JA, Middelburg JJ, Melack JM. 2007. Plumbing the Global Carbon Cycle: Integrating Inland Waters into the Terrestrial Carbon Budget. *Ecosystems* 10:172–85. <http://link.springer.com/10.1007/s10021-006-9013-8>. Last accessed 21/05/2013
- Cole JJJ, Pace ML, Carpenter SR, Kitchell JF. 2000. Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnology and Oceanography* 45:1718–30. http://72.48.224.78/lo/toc/vol_45/issue_8/1718.pdf. Last accessed 03/10/2013
- Coloso JJ, Cole JJ, Hanson PC, Pace ML. 2008. Depth-integrated, continuous estimates of metabolism in a clear-water lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65:712–22. <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/f08-006>
- Diehl S, Berger S, Ptacnik R, Wild A. 2002. Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: field experiments. *Ecology* 83:399–411. [http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0386:PLANIA\]2.0.CO;2](http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658(2002)083[0386:PLANIA]2.0.CO;2). Last accessed 16/12/2013
- Dodds WK, Cole JJ. 2007. Expanding the concept of trophic state in aquatic ecosystems: It's not just the autotrophs. *Aquatic Sciences* 69:427–39. <http://link.springer.com/10.1007/s00027-007-0922-1>. Last accessed 31/10/2014
- Downing BD, Bergamaschi BA, Evans DG, Boss E. 2008. Assessing contribution of DOC from sediments to a drinking-water reservoir using optical profiling. *Lake and Reservoir Management* 24:381–91.
- Downing JA, Mcclain M, Twilley R, Melack JM, Elser J, Rabalais NN, Lewis WM, Turner RE, Corredor J, Soto D, Yanez-Arancibia A, Kopaska JA, Howarth RW. 1999. The impact of accelerating land-use change on the N-Cycle of tropical aquatic ecosystems: Current conditions and projected changes. *Biogeochemistry* 46:109–48. <http://link.springer.com/10.1007/BF01007576>
- Downing JA. 2010. Emerging global role of small lakes and ponds: little things mean a lot. *Limnetica* 29:9–24.

- Fahnenstiel GL, Stone RA, McCormick MJ, Schelske CL, Lohrenz SE. 2000. Spring isothermal mixing in the Great Lakes: evidence of nutrient limitation and nutrient-light interactions in a suboptimal light environment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:1901–10. <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/f00-144>
- Fee EJ, Hecky RE, Kasian SEM, Cruikshank DR. 1996. Effects of lake size, water clarity, and climatic variability on mixing depths in Canadian Shield lakes. *Limnology and Oceanography* 41:912–20.
- Fichot CG, Benner R. 2012. The spectral slope coefficient of chromophoric dissolved organic matter (S₂₇₅₋₂₉₅) as a tracer of terrigenous dissolved organic carbon in river-influenced ocean margins. *Limnology and Oceanography* 57:1453–66. http://www.aslo.org/lo/toc/vol_57/issue_5/1453.html. Last accessed 23/05/2014
- Freeman C, Evans CD, Monteith DT, Reynolds B, Fenner N. 2001. Export of organic carbon from peat soils. *Nature* 412:785–785. <http://www.nature.com/doi/abs/10.1038/35090628>
- Ganf GG, Horne AJ. 1975. Diurnal stratification, photosynthesis and nitrogen fixation in a shallow, equatorial lake (Lake George, Uganda). *Freshwater Biology* 5:13–39.
- Giorgio PA, Peters RH. 1994. Patterns in planktonic P : R ratios in lakes : Influence of lake trophy and dissolved organic carbon. 39:772–87.
- Hader DP, Kumar HD, Smith RC, Worrest RC. 1998. Effects on aquatic ecosystems. *J Photochemical & photobiological B* 46:53–68.
- Hagerthey SE, Cole JJ, Kilbane D. 2010. Aquatic metabolism in the Everglades: Dominance of water column heterotrophy. *Limnology and Oceanography* 55:653–66. http://www.aslo.org/lo/toc/vol_55/issue_2/0653.html
- Håkanson L. 2005. The importance of lake morphometry and catchment characteristics in limnology – ranking based on statistical analyses. *Hydrobiologia* 541:117–37. <http://link.springer.com/10.1007/s10750-004-5032-7>
- Halbedel S, Büttner O, Weitere M. 2013. Linkage between the temporal and spatial variability of dissolved organic matter and whole-stream metabolism. *Biogeosciences* 10:5555–69.
- Hanson PC, Bade DL, Carpenter SR, Kratz TK. 2003. Lake metabolism : Relationships with dissolved organic carbon and phosphorus. *Limnology and Oceanography* 48:1112–9.
- Helms JR, Stubbins A, Ritchie JD, Minor EC, Kieber DJ, Mopper K. 2008. Absorption spectral slopes and slope ratios as indicators of molecular weight, source, and photobleaching of chromophoric dissolved organic matter. *Limnology and Oceanography* 53:955–69. http://www.aslo.org/lo/toc/vol_53/issue_3/0955.html

- Hestir EL, Brando V, Campbell G, Dekker A, Malthus T. 2015. The relationship between dissolved organic matter absorption and dissolved organic carbon in reservoirs along a temperate to tropical gradient. *Remote Sensing of Environment* 156:395–402. <http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2014.09.022>
- IPCC. 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. Geneva, Switzerland
- Jeppesen E, Meerhoff M, Davidson TA, Trolle D, Søndergaard M, Lauridsen TL, Beklioglu M, Brucet S, Volta P, González-Bergonzoni I, Nielsen A. 2014. Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a multi-faceted approach, with special focus on shallow lakes. *Journal of Limnology* 73:88–111. <http://www.jlimnol.it/index.php/jlimnol/article/view/jlimnol.2014.844>. Last accessed 10/11/2014
- Landkildehus F, Søndergaard M, Beklioglu M, Adrian R, Angeler DG, Hejzlar J, Papastergiadou E, Zingel P, Çakiroğlu AI, Scharfenberger U, Drakare S, Nöges T, Šorf M, Stefanidis K, Tavşanoğlu N, Trigal C, Mahdy A, Papadaki C, Tuvikene L, Larsen SE, Kernan M, Jeppesen E. 2014. Climate change effects on shallow lakes: design and preliminary results of a cross-European climate gradient mesocosm experiment. *Estonian Journal of Ecology* 63:71–89. http://www.kirj.ee/?id=24236&tpl=1061&c_tpl=1064. Last accessed 21/10/2014
- Lewis W. 2010. Biogeochemistry of tropical lakes. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 30:1595–603.
- Lewis WM. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. In: Schiemer F, Boland KT, editors. *Perspectives in Tropical Limnology*. Amsterdam: SPB Academic Publishing. pp 43–64.
- López-Archilla AI, Mollá S, Coletto MC, Guerrero MC, Montes C. 2004. Ecosystem metabolism in a mediterranean shallow lake (Laguna de Santa Olalla, Doñana National Park, SW Spain). *Wetlands* 24:848–58.
- Macintyre S, Fram JP, Kushner PJ, Bettez ND, Brien WJO, Hobbie JE, Kling GW. 2009. Climate-related variations in mixing dynamics in an Alaskan arctic lake. *Limnology and Oceanography* 54:2401–17.
- Mackereth FJH, Heron J, Talling JF. 1979. *Water Analysis: Some Revised Methods for Limnologists*. Ambleside: Freshwater Biological Association 36. <http://doi.wiley.com/10.1002/iroh.19790640404>
- Maia-Barbosa PM, Barbosa LG, Brito SL, Garcia F, Barros CF de A, Souza MBG, Mello N, Guimarães AS, Barbosa FAR. 2010. Limnological changes in Dom Helvécio Lake (South-East Brazil): natural and anthropogenic causes. *Brazilian Journal of Biology* 70:795–802. http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S1519-69842010000400010&script=sci_arttext. Last accessed 22/08/2013

- Marengo JA, Ambrizzi T, da Rocha RP, Alves LM, Cuadra S V., Valverde MC, Torres RR, Santos DC, Ferraz SET. 2010. Future change of climate in South America in the late twenty-first century: intercomparison of scenarios from three regional climate models. *Climate Dynamics* 35:1073–97. <http://link.springer.com/10.1007/s00382-009-0721-6>. Last accessed 17/08/2014
- Marotta H, Duarte CM, Pinho L, Enrich-Prast A. 2010. Rainfall leads to increased pCO₂ in Brazilian coastal lakes. *Biogeosciences* 7:1607–14. <http://www.biogeosciences.net/7/1607/2010/>
- Marotta H. 2006. Os fatores reguladores do metabolismo aquático e sua influência sobre o fluxo de dióxido de carbono entre os lagos e a atmosfera. *Oecologia Brasiliensis* 10:177–85.
- Maynard JJ, Dahlgren RA, O’Geen AT. 2012. Quantifying spatial variability and biogeochemical controls of ecosystem metabolism in a eutrophic flow-through wetland. *Ecological Engineering* 47:221–36. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.06.032>
- O’Reilly CM, Alin SR, Plisnier P-D, Cohen AS, McKee BA. 2003. Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa. *Nature* 424:766–8.
- Obrador B, Staehr PA, Christensen JPC. 2014. Vertical patterns of metabolism in three contrasting stratified lakes. *Limnology and Oceanography* 59:1228–40. http://www.aslo.org/lo/toc/vol_59/issue_4/1228.html. Last accessed 26/06/2014
- Odum HT. 1956. Primary production in flowing waters. *Limnology and Oceanography* 1:102–17. <http://doi.wiley.com/10.4319/lo.1956.1.2.0102>
- Petrucio MM, Barbosa FAR, Furtado ALS. 2006. Bacterioplankton and phytoplankton production in seven lakes in the Middle Rio Doce basin, south-east Brazil. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 36:192–203. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0075951106000351>
- Petrucio MM, Barbosa FAR. 2004. Diel variations of phytoplankton and bacterioplankton production rates in four tropical lakes in the middle Rio Doce basin (southeastern Brazil). *Hydrobiologia* 513:71–6. <http://link.springer.com/10.1023/B:hydr.0000018167.43745.33>
- Pujoni DGF. 2015. Padrões Espaço-Temporais da comunidade planctônica do complexo lacustre do Médio Rio Doce.
- R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing <http://www.r-project.org/>
- Read JS, Hamilton DP, Jones ID, Muraoka K, Winslow LA, Kroiss R, Wu CH, Gaiser E. 2011. Derivation of lake mixing and stratification indices from high-resolution lake buoy data. *Environmental Modelling & Software* 26:1325–36.

<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S136481521100123X>. Last accessed 05/03/2013

Read JS, Rose KC. 2013. Physical responses of small temperate lakes to variation in dissolved organic carbon concentrations. *Limnology and Oceanography* 58:921–31.

Roland F, Huszar VLM, Farjalla VF, Enrich-Prast A, Amado AM, Ometto JPHB. 2012. Climate change in Brazil: perspective on the biogeochemistry of inland waters. *Brazilian Journal of Biology* 72:709–22. http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S1519-69842012000400009&script=sci_arttext. Last accessed 02/11/2014

Sadro S, Melack JM, MacIntyre S. 2011. Spatial and Temporal Variability in the Ecosystem Metabolism of a High-elevation Lake: Integrating Benthic and Pelagic Habitats. *Ecosystems* 14:1123–40. <http://link.springer.com/10.1007/s10021-011-9471-5>. Last accessed 27/09/2013

Sadro S, Melack JM. 2012. The Effect of an Extreme Rain Event on the Biogeochemistry and Ecosystem Metabolism of an Oligotrophic High-Elevation Lake. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 44:222–31. <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1657/1938-4246-44.2.222>

Sager JC, McFarlane C. 1997. Radiation. In: Langhans RW, Tibbitts TW, editors. *Plant Growth Chamber Handbook*. 1st ed. Iowa Agriculture and Home Economics Experiment Station Special. pp 1–30.

Sand-Jensen K, Staehr PA. 2007. Scaling of Pelagic Metabolism to Size, Trophy and Forest Cover in Small Danish Lakes. *Ecosystems* 10:128–42. <http://www.springerlink.com/index/10.1007/s10021-006-9001-z>. Last accessed 02/11/2012

Schindler DE, Carpenter SR, Cole JJ, Kitchell JF, Pace ML. 1997. Influence of food web structure on carbon exchange between lakes and the atmosphere. *Science* 277:248–51. <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.277.5323.248>

Smith S V. 1985. Physical, chemical and biological characteristics of CO₂ gas flux across the air-water interface. *Plant, Cell and Environment* 8:387–98. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.1985.tb01674.x>

Sobek S, Söderbäck B, Karlsson S, Andersson E, Brunberg AK. 2006. A Carbon Budget of a Small Humic Lake: An Example of the Importance of Lakes for Organic Matter Cycling in Boreal Catchments. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 35:469–75. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17334054>

Staehr PA, Bastrup-Spohr L, Sand-Jensen K, Stedmon C. 2012a. Lake metabolism scales with lake morphometry and catchment conditions. *Aquatic Sciences* 74:155–69. <http://www.springerlink.com/index/10.1007/s00027-011-0207-6>. Last accessed 23/03/2012

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation

- Staeher PA, Bade D, Van de Bogert MC, Koch GR, Williamson C, Hanson P, Cole JJ, Kratz T. 2010a. Lake metabolism and the diel oxygen technique: State of the science. *Limnology and Oceanography: Methods* 8:628–44.
- Staeher PA, Christensen JPA, Batt R, Read J. 2012b. Ecosystem metabolism in a stratified lake. *Limnology and Oceanography* 57:1317–30. http://www.aslo.org/lo/toc/vol_57/issue_5/1317.html. Last accessed 16/08/2012
- Staeher PA, Closter RM. 2007. Measurement of whole system metabolism using automatic profiling sensors. :2007.
- Staeher PA, Sand-Jensen K, Raun AL, Nilsson B, Kidmose J. 2010b. Drivers of metabolism and net heterotrophy in contrasting lakes. *Limnology and Oceanography* 55:817–30.
- Staeher PA, Sand-Jensen K. 2007. Temporal dynamics and regulation of lake metabolism. *Limnology and Oceanography* 52:108–20. http://www.aslo.org/lo/toc/vol_52/issue_1/0108.html
- Staeher PA, Testa JM, Kemp WM, Cole JJ, Sand-Jensen K, Smith S V. 2012c. The metabolism of aquatic ecosystems: history, applications, and future challenges. *Aquatic Sciences* 74:15–29. <http://link.springer.com/10.1007/s00027-011-0199-2>. Last accessed 23/09/2013
- Talling JF. 1957. Diurnal Changes of Stratification and Photosynthesis in some Tropical African Waters. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 147:57–83. <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.1957.0036>
- Tranvik LJ, Downing JA, Cotner JB, Loiselle SA, Striegl RG, Ballatore TJ, Dillon P, Finlay K, Fortino K, Knoll LB. 2009. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnology and Oceanography* 54:2298–314. http://doi.wiley.com/10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2298
- Vincent WF. 2009. Effects of Climate Change on Lakes. In: Likens GE, editor. *Encyclopedia of Inland Waters*. Elsevier. pp 55–60.
- Wanninkhof R. 1992. Relationship between wind speed and gas exchange over the ocean. *Journal of Geophysical Research* 97:7373–82. <http://doi.wiley.com/10.4319/lom.2014.12.351>
- Webster KE, Soranno PA, Baines SB, Kratz TK, Bowser CJ, Dillon PJ, Campbell P, FeE. . EJ, Hecky RE. 2000. Structuring features of lake districts: landscape controls on lake chemical responses to drought. *Freshwater Biology* 43:499–515. <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2427.2000.00571.x>
- Williamson CE, Brentrup JA, Zhang J, Renwick WH, Hargreaves BR, Knoll LB, Overholt EP, Rose KC. 2014. Lakes as sensors in the landscape: Optical metrics as scalable sentinel responses to climate change. *Limnology and Oceanography* 59:840–50. http://www.aslo.org/lo/toc/vol_59/issue_3/0840.html. Last accessed 14/10/2014

- Williamson CE, Dodds W, Kratz TK, Palmer MA. 2008. Lakes and streams as sentinels of environmental change in terrestrial and atmospheric processes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:247–54. <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/070140>. Last accessed 17/12/2013
- Williamson CE, Morris DP, Pace ML, Olson OG. 1999. Resurrection of a more integrated paradigm. *Limnology and Oceanography* 44:795–803.
- Williamson CE, Saros JE, Vincent WF, Smol JP. 2009. Lakes and reservoirs as sentinels, integrators, and regulators of climate change. *Limnology and Oceanography* 54:2273–82. http://www.aslo.org/lo/toc/vol_54/issue_6_part_2/2273.html
- Zhang Y, Feng L, Li J, Luo L, Yin Y, Liu M, Li Y. 2010a. Seasonal-spatial variation and remote sensing of phytoplankton absorption in Lake Taihu, a large eutrophic and shallow lake in China. *Journal of Plankton Research* 32:1023–37. <http://www.plankt.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1093/plankt/fbq039>. Last accessed 07/06/2014
- Zhang Y, Yin Y, Liu X, Shi Z, Feng L, Liu M, Zhu G, Gong Z, Qin B. 2011. Spatial-seasonal dynamics of chromophoric dissolved organic matter in Lake Taihu, a large eutrophic, shallow lake in China. *Organic Geochemistry* 42:510–9. <http://dx.doi.org/10.1016/j.orggeochem.2011.03.007>. Last accessed 05/06/2014
- Zhang Y, Zhang B, Ma R, Feng S, Le C. 2007. Optically active substances and their contributions to the underwater light climate in Lake Taihu, a large shallow lake in China. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* 170:11–9. <http://openurl.ingenta.com/content/xref?genre=article&issn=1863-135&volume=170&issue=1&spage=11>. Last accessed 10/06/2014
- Zhang Y, Zhang E, Yin Y. 2010b. Characteristics and sources of chromophoric dissolved organic matter in lakes of the Yungui Plateau, China, differing in trophic state and altitude. *Limnology and Oceanography* 55:2645–59. <http://people.gucas.ac.cn/upload/UserFiles/File/20140526132312932492.pdf>
- Zhang YL, Liu ML, Wang X, Zhu GW, Chen WM. 2009. Bio-optical properties and estimation of the optically active substances in Lake Tianmuhu in summer. *International Journal of Remote Sensing* 30:2837–57. <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/01431160802558592>. Last accessed 10/06/2014

Table 1 – Lakes morphometric and catchment properties and seasonal variation of biotic and abiotic variables (mean values, n=2) in the pelagic region for each studied period.

	Aguapé	Anibal	Benerrico	Carioca	Dom Helvécio	Gambazinho	Grande	Jacaré	Patos	Silvana	Stanta Helena	Verde	
Lakes (UTM)	(23K 0746940 E/ 7803515 S)	(23K 0759753 E/ 7812698 S)	(23K 0748361 E/ 7819207 S)	(23K 0749570 E/ 7813623 S)	(23K 0752364 E/ 7810799 S)	(23K 0753614 E/ 7810470 S)	(23K 0739689 E/ 7779706 S)	(23K 0746306 E/ 7807680 S)	(23K 0758706 E/ 7808630 S)	(23 K 0770640 E/ 7839986 S)	(23K 0756777 E/ 7809267 S)	(23K 0747881 E/ 7804849 S)	
Surface Area (Km ²)	1.40	2.41	0.12	0.11	4.36	0.09	1.68	1.06	0.96	3.84	0.78	0.69	
Maximun Depth (m)	9.14	10.00	7.86	11.80	39.20	10.30	11.35	9.38	10.38	9.74	14.29	23.25	
% NF	36.14	80.48	1.36	79.79	69.40	82.49	7.43	71.43	78.04	34.10	75.33	37.92	
Drainage Area (Km ²)	18.67	16.23	0.76	0.72	16.52	0.54	27.81	9.19	6.52	3.52	63.80	2.82	
<i>T_w</i>	2012 Rainy	29.52	30.45	28.73	29.58	29.71	29.56	NA	29.55	30.23	29.39	30.95	29.88
	2012 Dry	23.34	24.69	22.66	22.59	23.76	23.43	23.26	23.49	23.52	23.88	24.32	23.97
	2013 Rainy-dry	29.28	NA	28.05	31.48	29.94	29.94	28.91	29.41	30.33	30.20	31.02	29.88
<i>Z_{mix}</i> (m)	2012 Rainy	4.53	6.52	4.19	3.75	5.73	5.65	NA	4.74	3.44	3.81	4.75	6.59
	2012 Dry	9.00	9.00	7.00	10.00	27.00	10.00	7.50	10.00	10.50	8.50	13.50	13.00
	2013 Rainy-dry	4.50	NA	5.66	4.37	8.27	6.46	3.48	6.96	7.00	5.17	7.76	7.91
<i>Z_{eu}</i> (m)	2012 Rainy	3.84	6.65	2.45	4.29	11.76	7.69	NA	5.13	4.84	5.08	7.20	6.57
	2012 Dry	4.10	6.42	5.04	4.67	4.84	6.35	4.34	6.25	5.12	5.31	7.23	4.85
	2013 Rainy-dry	3.46	NA	4.45	5.55	8.23	6.26	3.32	5.16	6.15	4.76	10.75	7.21
<i>K_d</i> (m ⁻¹)	2012 Rainy	1.20	0.70	2.13	1.07	0.40	0.60	NA	0.90	0.95	0.91	0.64	0.71
	2012 Dry	1.12	0.73	1.01	1.01	1.00	0.76	1.12	0.75	0.84	0.95	0.61	0.83
	2013 Rainy-dry	1.30	NA	1.03	0.85	0.56	0.75	1.50	0.91	0.75	0.96	0.43	0.64
<i>Chl-a</i> (µg l ⁻¹)	2012 Rainy	7.32	4.65	2.96	4.22	1.41	2.53	NA	4.93	4.22	5.77	5.07	3.80
	2012 Dry	9.01	5.91	3.94	10.98	6.20	5.21	4.79	4.22	4.37	11.69	5.91	0.51
	2013 Rainy-dry	3.94	NA	2.11	3.10	1.83	1.41	0.99	0.85	0.85	1.27	0.85	0.56
<i>TN</i> (µg l ⁻¹)	2012 Rainy	422.10	351.10	81.20	257.85	359.60	193.70	NA	442.65	325.55	343.95	201.15	234.80
	2012 Dry	435.10	487.90	317.30	576.90	409.90	276.05	213.65	394.80	399.90	472.30	302.35	296.85
	2013 Rainy-dry	503.40	NA	98.00	301.55	262.05	244.75	307.95	359.00	268.60	342.40	166.35	209.25
<i>TP</i> (µg l ⁻¹)	2012 Rainy	10.00	13.86	11.43	10.13	36.60	1.71	NA	3.36	3.22	39.64	19.84	21.98
	2012 Dry	40.32	31.93	21.80	14.59	7.24	25.41	27.03	31.63	26.10	32.24	23.26	8.56
	2013 Rainy-dry	28.56	NA	55.21	17.89	17.19	16.11	23.23	23.35	21.61	128.32	41.58	22.26
<i>DOC</i> (mg l ⁻¹)	2012 Rainy	6.46	6.51	1.95	5.43	5.06	3.50	NA	4.87	5.44	4.83	6.31	4.63
	2012 Dry	7.03	6.28	2.17	4.82	4.60	4.02	6.20	5.85	4.41	4.82	2.43	3.38
	2013 Rainy-dry	9.61	NA	1.86	4.90	3.61	5.90	7.05	7.72	5.15	7.23	3.28	2.83
<i>CDOM</i>	2012 Rainy	18.25	12.68	7.26	15.89	5.31	5.56	NA	13.07	23.49	20.83	6.75	7.90
<i>272nm</i> (m ⁻¹)	2012 Dry	15.75	9.82	5.86	7.55	6.03	5.78	13.59	11.80	22.97	16.81	6.25	7.21
	2013 Rainy-dry	15.41	NA	7.47	13.37	9.36	7.10	11.85	18.10	14.93	5.95	13.99	5.19

Water samples were collected at 0.5m depth twice in each studied season

%NF = percentage of native forest on drainage basin; *T_w* = surface water temperature; *Z_{mix}* = upper mixed layer depth; *Z_{eu}* = euphotic zone depth; *K_d* = light attenuation; *Chl-a* = chlorophyll-a concentration; *TN* = total nitrogen concentration; *TP* = Total phosphorus concentration; *DOC* = dissolved organic carbon; *CDOM* = coloured dissolved organic matter at 272 nm.

Table 2 – Seasonal variations of lakes mean values of metabolic and limnological parameters analyzed with linear regressions. Mean values \pm SE (*t test* results).

	2012 Rainy Season (Stratification period)	2012 Dry Season (Mixing period)	2013 Rainy-dry Season (Stratification period)	<i>R</i> ²	df	<i>p</i>
Metabolic Rates						
GPP (mmol O ₂ m ⁻³ d ⁻¹)	21.01 \pm 2.00 (<i>t test</i> = -2.38)	28.02 \pm 3.19 (<i>t test</i> = 7.76)	33.42 \pm 3.35 (<i>t test</i> = 1.91)	0.07	212	< 0.001***
R (mmol O ₂ m ⁻³ d ⁻¹)	22.74 \pm 2.76 (<i>t test</i> = -2.30)	34.24 \pm 3.93 (<i>t test</i> = 6.88)	30.43 \pm 3.93 (<i>t test</i> = 8.25)	0.07	212	< 0.001***
NEP (mmol O ₂ m ⁻³ d ⁻¹)	-1.73 \pm 1.27 (<i>t test</i> = 0.55)	-2.41 \pm 1.73 (<i>t test</i> = -2.07)	-0.82 \pm 1.81 (<i>t test</i> = 0.94)	< 0.01	212	> 0.05
Limnological parameters						
Z _{mix} (m)	4.88 \pm 1.47 (<i>t test</i> = -4.02)	10.64 \pm 1.02 (<i>t test</i> = 10.64)	6.14 \pm 1.47 (<i>t test</i> = -3.21)	0.37	31	< 0.001***
Z _{eu} (m)	5.95 \pm 0.84 (<i>t test</i> = 0.67)	5.93 \pm 0.58 (<i>t test</i> = 9.29)	5.93 \pm 0.84 (<i>t test</i> = 0.64)	0.01	31	> 0.05
K _d (m ⁻¹)	0.93 \pm 0.14 (<i>t test</i> = 0.04)	0.92 \pm 0.09 (<i>t test</i> = 9.66)	0.88 \pm 0.14 (<i>t test</i> = -0.30)	< 0.01	31	> 0.05
E _{mean} (mol photons m ⁻² d ⁻¹)	10.03 \pm 0.85 (<i>t test</i> = 8.23)	3.03 \pm 0.59 (<i>t test</i> = 5.13)	5.60 \pm 0.85 (<i>t test</i> = 3.03)	0.69	31	< 0.001***
Chl-a (μg l ⁻¹)	4.26 \pm 0.76 (<i>t test</i> = -2.69)	6.40 \pm 0.45 (<i>t test</i> = 9.07)	1.62 \pm 0.76 (<i>t test</i> = -6.33)	0.53	31	< 0.001***
TN (μg l ⁻¹)	275.84 \pm 44.75 (<i>t test</i> = -2.37)	381.92 \pm 30.95 (<i>t test</i> = 12.34)	278.48 \pm 44.75 (<i>t test</i> = -2.31)	0.20	31	< 0.05
TP (μg l ⁻¹)	15.62 \pm 8.72 (<i>t test</i> = -0.98)	24.17 \pm 6.03 (<i>t test</i> = 4.01)	35.94 \pm 8.72 (<i>t test</i> = 1.35)	0.14	31	> 0.05
DOC (mg l ⁻¹)	4.99 \pm 0.75 (<i>t test</i> = 0.44)	4.66 \pm 0.51 (<i>t test</i> = 8.99)	5.38 \pm 0.75 (<i>t test</i> = 0.95)	0.03	31	< 0.05
CDOM (m ¹)	12.45 \pm 2.03 (<i>t test</i> = 0.58)	11.13 \pm 1.59 (<i>t test</i> = 6.49)	10.79 \pm 2.03 (<i>t test</i> = -0.15)	0.02	31	< 0.05
TSS (mg l ⁻¹)	4.90 \pm 1.48 (<i>t test</i> = -0.39)	5.66 \pm 1.02 (<i>t test</i> = 5.13)	2.89 \pm 1.48 (<i>t test</i> = -1.59)	0.01	31	< 0.05

Table 3 - Spearman correlation analysis of relationship among metabolic volumetric, areal rates, abiotic and biotic variables for each season.

	GPP _{vol}	NEP _{vol}	R _{areal}	GPP _{areal}	NEP _{areal}	LA/ADA	Z _{mix}	Kd	E _{mean}	Chl-a	TN	TP	DOC	CDOM
2012 Rainy														
R _{vol}	0.87***	-0.42	0.86***	0.66*	-0.42	-0.90***	-0.36	0.65*	-0.81***	0.62*	0.74**	-0.12	0.15	0.72*
GPP _{vol}		-0.03	0.78***	0.84***	-0.03	-0.72*	-0.26	0.66*	-0.81***	0.64*	0.59*	0.21	-0.04	0.61*
NEP _{vol}			-0.46	0.01	1.00***	0.35	-0.06	-0.14	0.40	-0.09	-0.50	0.69*	-0.40	-0.17
R _{areal}				0.79**	-0.46	-0.66*	0.10	0.37	-0.82***	0.50	0.66**	-0.01	0.09	0.44
GPP _{areal}					0.01	-0.40	0.24	0.25	-0.65*	0.54	0.48	0.45	0.03	0.24
NEP _{areal}						0.35	-0.06	-0.14	0.40	-0.09	-0.50	0.69*	-0.40	-0.17
LA/ADA							0.59*	-0.58	0.56	-0.74**	-0.79**	0.25	-0.26	-0.85***
Z _{mix}								-0.71**	0.12	-0.30	-0.16	0.31	-0.02	-0.68***
Kd									-0.67*	0.35	0.26	-0.23	-0.04	0.66*
E _{mean}										-0.36	-0.41	0.14	0.14	-0.34
Chl-a											0.76**	0.07	0.54	0.63*
TN												-0.20	0.53	0.72*
2013 Rainy-dry														
R _{vol}	0.98***	-0.60*	0.91***	0.94***	-0.49	-0.85***	-0.70	0.77**	-0.56*	0.18	0.67*	0.18	0.66*	0.65*
GPP _{vol}		-0.47	0.86***	0.92***	-0.35	-0.82***	-0.74	0.80**	-0.56*	0.29	0.71*	0.11	0.66*	0.59*
NEP _{vol}			-0.72*	-0.57	0.96***	0.51	0.32	-0.43	0.37	-0.06	-0.16	-0.51	-0.21	-0.59
R _{areal}				0.96***	-0.66*	-0.71*	-0.46	0.62*	-0.44	0.01	0.46	0.29	0.45	0.67*
GPP _{areal}					-0.48	-0.74**	-0.54	0.72*	-0.50	0.11	0.53	0.17	0.51	0.59*
LA/ADA							0.79**	-0.84***	0.29	-0.14	-0.76**	-0.43	-0.76**	-0.33
Z _{mix}								-0.85***	0.49	-0.52	-0.50	-0.24	-0.48	-0.05
Kd									-0.57*	0.42	0.57	0.42	0.53	0.16
E _{mean}										-0.13	-0.28	-0.20	-0.31	-0.59*
TSS											0.50	0.14	0.59*	-0.30
TN												0.10	0.93***	0.47
2012 Dry														
R _{vol}	0.70*	-0.36	0.94***	0.71**	-0.36	-0.11	-0.16	0.57*	-0.44	0.64*	0.51	-0.04	0.36	0.20
GPP _{vol}		0.13	0.66*	0.94***	0.15	-0.23	-0.20	0.40	0.00	0.45	0.27	-0.11	0.19	0.31
NEP _{vol}			-0.45	-0.01	0.97***	-0.33	-0.23	-0.31	0.60*	-0.28	-0.27	0.26	-0.34	0.17
R _{areal}				0.77**	-0.50	0.03	0.08	0.43	-0.63*	0.61*	0.48	-0.17	0.31	0.26
GPP _{areal}					-0.02	-0.01	0.04	0.29	-0.25	0.41	0.22	-0.32	0.05	0.25
NEP _{areal}						-0.36	-0.37	-0.19	0.73**	-0.28	-0.31	0.27	-0.29	0.11
LA/ADA							0.72**	-0.45	-0.56*	-0.10	-0.16	-0.83***	-0.68*	-0.73***
Z _{mix}								-0.68*	-0.71***	-0.03	-0.12	-0.66*	-0.46	-0.27
Kd										0.20	-0.07	0.33	0.28	0.59*
Chl-a											-0.07	0.61*	0.19	0.55*
TP														0.69*

The analysis is based on data from all 12 lakes for each studied season. Significant correlations are shown in bold.

*p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001

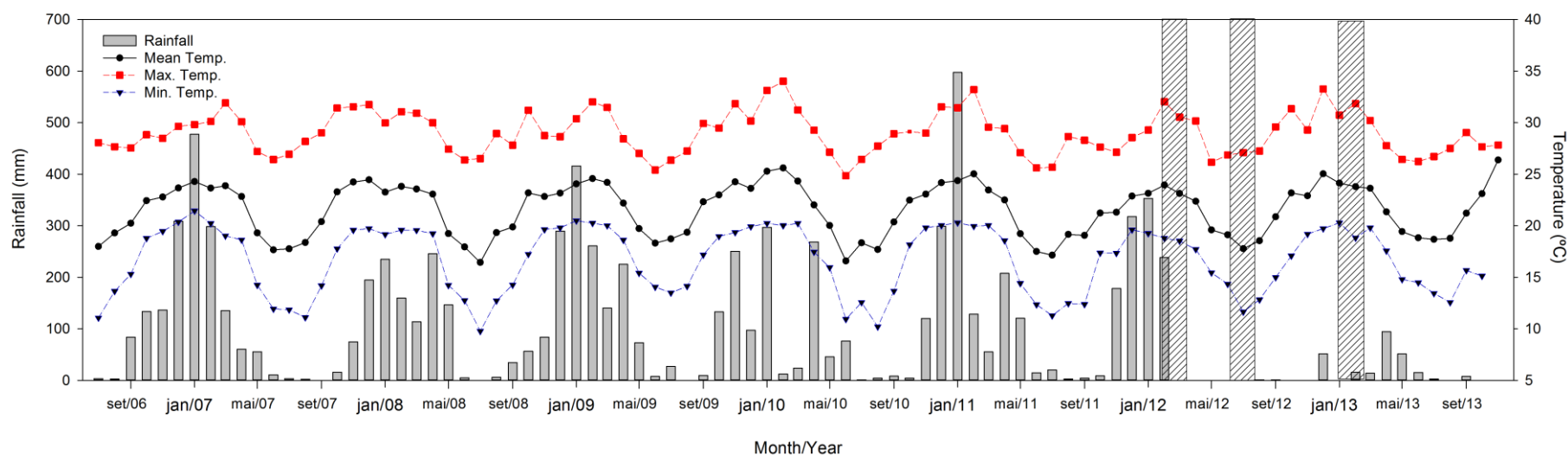
Abbreviations for environmental variables are presented in table 1 (supplementary material) and in the text, plus: GPP = Gross primary production; R = Community respiration; NEP = Net ecosystem production; vol = volumetric rates; areal = areal rates; LA/ADA = Lakes area Drainage area ratio

Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation

Table 4 – Multiple linear regression models selected via Stepwise of volumetric ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) rates of GPP, R and NEP and physical, chemical and biological parameters as explicative variables for each studied season. Only parameters presented in the model with lower AIC value and with significant ($p < 0.05$) relation with metabolic rates were considered.

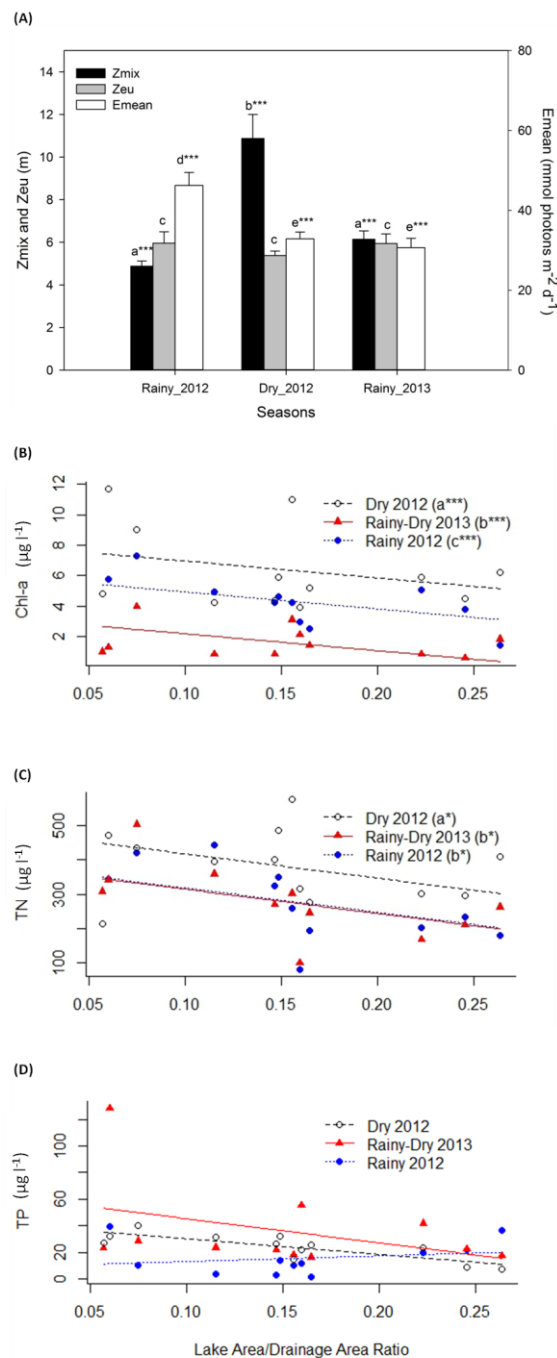
Season	Dependent variable	Parameter	<i>t value</i>	R ²	<i>p</i>	
Rainy 2012	GPP _{vol}	LA/ADA	-3.64	0.94	< 0.05	
		Chl-a	3.64		< 0.05	
		Intercepto	2.76		< 0.05	
	R _{vol}	Chl-a	2.36	0.62	< 0.05	
		CDOM 272 nm	0.55		< 0.05	
		Intercepto	-1.05		< 0.05	
	NEP _{vol}	TP	2.54	0.42	< 0.05	
		Intercepto	-2.4		< 0.05	
	Dry 2012	GPP _{vol}	LA/ADA:TP	-2.59	0.87	< 0.05
Chl-a			2.37	< 0.05		
Intercepto			2.08	< 0.05		
R _{vol}		Kd	2.48	0.64	< 0.05	
		Chl-a	2.21		< 0.05	
		Intercepto	-1.52		< 0.05	
Rainy-dry 2013		GPP _{vol}	Kd	3.92	0.63	< 0.05
			Intercepto	-0.56		< 0.05
		R _{vol}	Kd	4.53	0.83	< 0.01
	CDOM 272nm		2.93	< 0.05		
	Intercepto		-2.29	< 0.05		

Figure 1 – Historical pluviosity at middle Rio Doce Basin region. Climate data used in this study were acquired from climatological stations in PERD and provided by INPE (<http://sinda.crn2.inpe.br/PCD/>). Bars indicate monthly accumulated pluviosity (mm) and lines indicated mean (black lines), maximum (red lines) and minimum (blue lines) air temperature (°C) from July/2006 to Nov/2013. Hachet bars indicate sampled study periods.



Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation

Figure 2 – (A) t-tests of upper mixed layer depth (Z_{mix}), euphotic zone (Z_{eu}) and light availability (E_{mean}) among seasons. (B), (C) and (D) Linear regressions showing significant relationships of abiotic and biotic variables with Lake area/drainage area ratio ($p < 0.05$) in each studied season. Significant differences of these variables among seasons are show in respective figure legends where different letters indicate significant difference (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$)



Tropical lakes metabolism response to changes in precipitation

Figure 3 – (A) Mean daily volumetric metabolic rates (GPP, R and NEP) and SE bars in 2012 rainy and dry season and 2013 rainy-dry season. Letters and asterisks indicate statistical difference among seasons (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). (B) Mean volumetric rates significant relationship among GPP and R ($p < 0.001$) for each season studied.

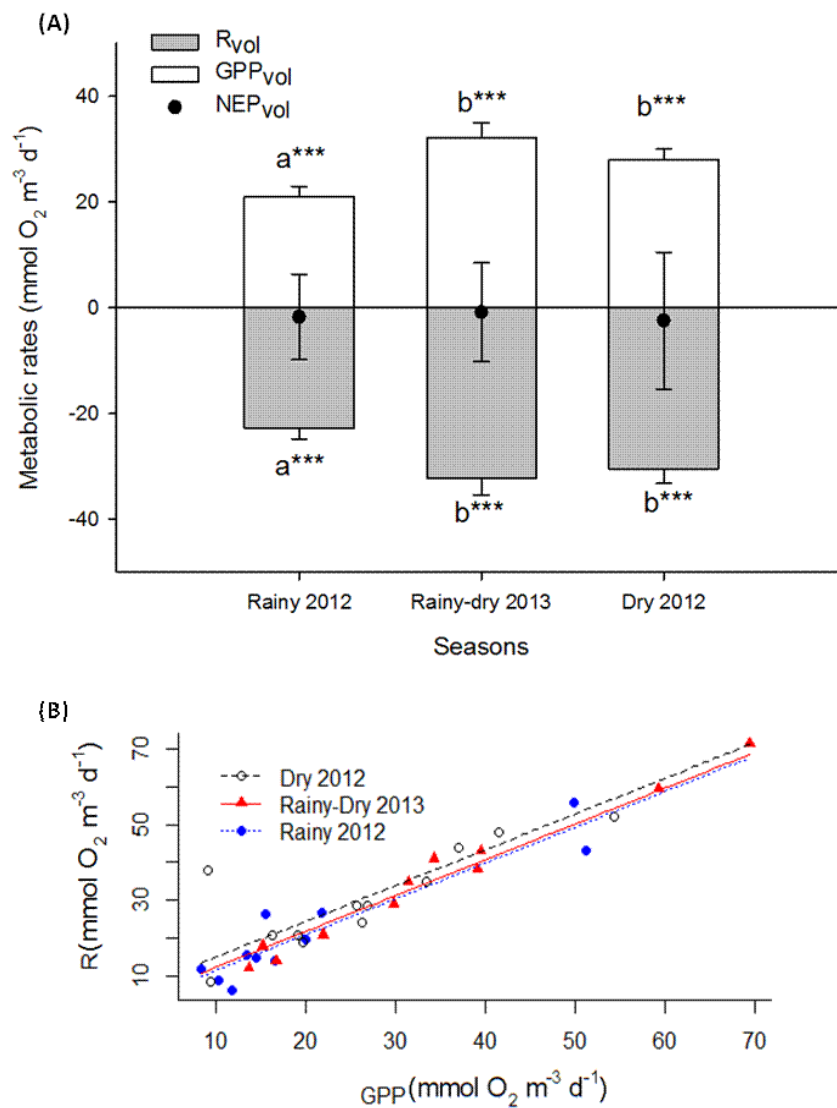
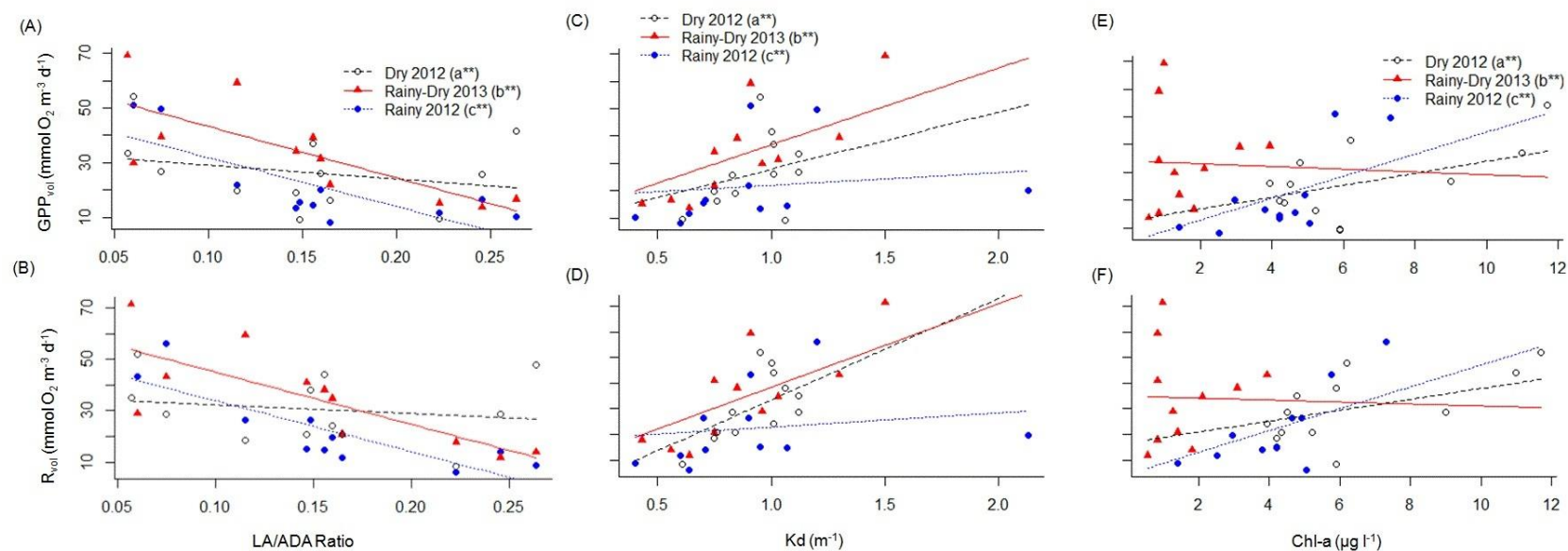


Figure 4 – Linear regressions of metabolic rates (GPP and R) with lake area/drainage área ratio (A and B, $p < 0.05$), light attenuation (C and D; $p < 0.05$) and chlorophyll-a (E and F; $p < 0.05$). Significant differences of these variables among seasons are show in respective figure legends where different letters indicate significant difference (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$)



CAPÍTULO 2

Relação entre a variabilidade espacial e climática da composição do carbono orgânico dissolvido no epilânio de lagos tropicais e o metabolismo aquático.

Periódico sugerido: Biogeosciences

Running head: Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolic rates.

Laura Martins Gagliardi^{1*}, Luciana Pena Melo Brandão¹ (lucianapmb@hotmail.com),
Ludmila Silva Brighenti¹ (ludmilasb@gmail.com), Peter Anton Stæhr² (pst@bios.au.dk),
Francisco Antonio Rodrigues Barbosa¹ (barbosa@icb.ufmg.br), José Fernandes Bezerra-
Neto¹ (joseneto@icb.ufmg.br)

*Corresponding author: gagliardibio@gmail.com, phone number +55 31 3409 3056

1- Limnea, ICB, Universidade Federal de Minas Gerais, Av. Antonio Carlos, 6627, Pampulha, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil.

2- Aarhus University, Department of Bioscience, Frederiksborgvej, 399, DK-4000 Roskilde, Denmark.

RESUMO

O presente estudo avaliou os efeitos de alterações da precipitação na composição da MODC no epilânio de lagos tropicais e como as taxas metabólicas são relacionadas a estas alterações. Para tal, as amostragens foram realizadas em 10 lagos localizados na bacia do Médio Rio Doce (MG, Brasil) distintos nas suas características morfométricas e das suas bacias de drenagem. Medidas de alta frequência de oxigênio dissolvido, temperatura e luz e de parâmetros físico-químico e biológicos foram coletados em 3 períodos climáticos distintos: 1 verão com precipitação anual regular (Jan e Fev. de 2012), um inverno sem precipitação (período que a coluna de água dos lagos tropicais circulam – Jul e Ago. de 2012) e um verão cuja precipitação mostrou-se reduzida em mais de 50% (Fev. e Mar. de 2013). A partir da leitura do espectro de absorção de luz nas amostras de água estimaram-se índices óticos determinando a composição da MODC. As camadas de mistura de lagos com maiores fatores de envolvimento apresentaram maiores concentrações de MODC caracterizado como alóctone (maiores valores de CF e SUVA), nutrientes, menor disponibilidade de luz e maiores taxas metabólicas. O aumento de $S_{275-295}$ e de M com a redução das chuvas e a correlação negativa entre MODC e S indicam que a MODC provém de fontes distintas (autóctone e terrestre ressuspensa) e sofre fotodegradação favorecendo das taxas metabólicas. Assim, no período de alta precipitação a MODC e nutrientes alóctones favorecem a PPB e R pela redução da fotoinibição, mas a estabilidade da coluna de água limita estes processos.

Palavras Chaves: Carbono orgânico dissolvido, qualidade de carbono orgânico dissolvido, precipitação, produção primária bruta, respiração, metabolismo aquático, lagos tropicais

INTRODUÇÃO:

Os sistemas aquáticos lênticos, especialmente nas regiões tropicais, são reconhecidos por seu papel no ciclo global do carbono, estocando e processando grande parte da matéria orgânica terrestre (Cole et al., 2007; Tranvik et al., 2009). O metabolismo de sistemas aquáticos é definido como o balanço entre a produção, consumo, acumulação, importação e exportação da matéria orgânica (Odum, 1956). A produção primária bruta (PPB ou GPP, *gross primary production*) e a respiração (R) das comunidades dos lagos são as principais vias de produção e degradação da matéria orgânica (Cole et al. 2000; Staehr and Sand-Jensen 2007). A PPB é, geralmente, regulada pela disponibilidade de nutrientes, temperatura e luz, enquanto a R depende da disponibilidade de matéria orgânica e é regulada pela temperatura (Dodds and Cole, 2007; Del Giorgio and Peters, 1994). Dentre estes parâmetros, o carbono orgânico dissolvido (COD ou DOC, *dissolved organic carbon*) é destacado como um dos principais reguladores da estrutura e funcionamento destes ecossistemas (Hanson et al., 2003; Williamson et al., 1999).

A matéria orgânica dissolvida colorida (MODC), que é a porção do COD que absorve luz ultravioleta e na faixa do visível, afeta o metabolismo do lago influenciando não apenas a R, mas afeta também o clima óptico (Zhang et al., 2007c), a extensão da camada de mistura (Caplanne and Laurion, 2008) e a disponibilidade de nutrientes (Williamson et al., 1999) no epilímnio dos lagos. Vários processos físicos, químicos e biológicos podem produzir ou afetar a concentração de COD na coluna de água, incluindo a ressuspensão do sedimento (Downing et al., 2008) perda por degradação fotoquímica (Fichot and Benner, 2012) e metabolismo da comunidade planctônica (Zhang et al., 2009). Além disso, fatores morfométricos (taxa de drenagem), hidrológicos (escoamento de chuvas e mistura), físico-químicos (fotodegradação) ou

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates biológicos (fotossíntese e respiração) podem influenciar a concentração e a qualidade da matéria orgânica dissolvida (Hanson et al., 2003; Sand-Jensen and Staehr, 2007; Zhang et al., 2010a, 2011). Halbedel et al. (2013) relataram que rios com entorno deflorestado apresentaram MODC mais lábil devido aos processos de fotodegradação e produção autóctone do que rios margeados por vegetação. Williamson et al (2014) reportam que a transição de um clima chuvoso com baixas temperaturas para um clima quente e seco degrada as moléculas de MODC por fotodegradação e favorece a produção autóctone.

Estudos voltados à compreensão da MODC e seu papel nos processos físicos e biogeoquímicos de diversos sistemas aquáticos (Halbedel et al., 2013; Helms et al., 2008; Hestir et al., 2015; Williamson et al., 2008) têm utilizado as propriedades óticas dessas moléculas como ferramentas para avaliar sua composição (concentração e estado diagênico; Helms et al., 2008). O espectro de absorção da radiação UV-visível da MODC aumenta exponencialmente com a diminuição dos comprimentos de onda, permitindo determinar sua concentração, composição e estrutura (Zhang et al., 2007a).

Weishaar et al (2003) mostraram que a absorção de UV a 254 nm, quando normalizado para a concentração do carbono orgânico dissolvido (COD), um parâmetro chamado absorbância UV específica ($SUVA_{254nm}$), está fortemente correlacionado com a aromaticidade da matéria orgânica dissolvida. Outro parâmetro utilizado para a caracterização da estrutura e composição da MODC é a inclinação espectral (S), onde mudanças na inclinação entre determinados intervalos de comprimento de onda na curva de absorção fornecem mais informações sobre a composição e estrutura da MODC do que apenas os valores dos coeficientes (Helms et al 2008). Neste sentido, Helms et al. (2008) sugeriram que a razão de S entre duas faixas estreitas de comprimento de onda 275-295 nm e 350-400 nm (razão da inclinação espectral – Sr),

poderiam ser utilizadas como um indicador do peso molecular, da origem e da fotodegradação da MODC.

Em adição à utilização do S e do S_r , De Haan and De Boer (1987) utilizaram a taxa de absorção de 250nm/365nm, um parâmetro chamado de valor M , para acompanhar as mudanças no tamanho relativo das moléculas de MOD. Conforme aumenta de tamanho molecular, o valor M diminui em função de uma maior absorção de luz por moléculas de MODC com alto peso molecular em comprimentos de onda mais longos. Por fim, Williamson et al. (2014) utilizaram a razão entre duas métricas ópticas da qualidade da MODC, a absorbância COD-específica a 320 nm ($a_{320} \text{ (m}^2 \text{ (g C)}^{-1}\text{))}$ e a inclinação espectral $S_{275-295}$. Este terceiro índice, o CF é descrito por estes autores como uma métrica robusta dos efeitos das alterações climáticas e usos do solo sobre a MOD, pois diferencia os mecanismos que afetam aos mesmo tempo suas fontes e transformações nos sistemas.

Diante da importância da MODC na estratificação, no clima ótico nos lagos e nos processos metabólicos dos ecossistemas aquáticos, o presente estudo investiga a relação da qualidade e concentração do carbono orgânico dissolvido nas taxas metabólicas na camada de mistura em 10 lagos tropicais do médio Rio Doce, MG. Os principais objetivos deste estudo foram: (1) determinar como a morfometria dos lagos afeta a concentração e a qualidade da MODC; (2) determinar o efeito das diferenças climáticas sazonais nas concentrações e qualidade do DOC, considerando a morfometria dos lagos e do entorno; e (3) avaliar a relação entre a qualidade do DOC e as taxas metabólicas diante da redução da pluviosidade da região.

Nossa primeira hipótese é que as características morfológicas do lago e da bacia de drenagem afetam a qualidade do carbono encontrada nos lagos. Assim, lagos menores com maiores fatores de envolvimento apresentam maiores concentrações de

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates

MODC alóctone, enquanto lagos maiores com menores fatores de envolvimento possuem menores entradas de MODC alóctone e são mais transparentes. As moléculas da matéria orgânica dissolvida são menores devido à fotodegradação nas camadas de mistura. Desta forma, a morfometria dos lagos e das bacias de drenagem afeta a sensibilidade desses ambientes a variações no clima, como por exemplo, às alterações na pluviosidade.

A segunda hipótese é que a redução na precipitação durante o verão altera a qualidade da MOD, favorecendo a presença de moléculas de MODC menos complexas e com menor peso molecular resultante da produção autóctone e dos processos de fotodegradação. Desta forma, as camadas de mistura dos lagos apresentam um aumento nos índices ópticos $S_{275-295}$, M e Sr e uma redução nos índices indicadores de COD terrestre (SUVA e CF).

A terceira hipótese é que a influência da MODC nas taxas metabólicas nas camadas de mistura é dependente da estrutura e fonte da matéria orgânica. Climas quentes e chuvosos favorecem a entrada de COD alóctone nos lagos, reduzindo as camadas de mistura e aumentando a estabilidade da coluna favorecendo os processos de R e restringindo a GPP. Em contrapartida, climas secos são caracterizados por menores entradas alóctones, aumento na disponibilidade de luz e conseqüente aumento das camadas de mistura dos lagos (Roland et al., 2012). Entretanto, Brighenti et al (2015) e Gagliardi et. al (*in preparation*) estudando o metabolismo de lagos do sistema lacustre do Médio Rio Doce relataram que a redução da estabilidade da coluna d'água dos lagos durante o verão atípico (quente e seco) resulta em entrada de COD e nutrientes provenientes das camadas inferiores. Este incremento do COD reduz a disponibilidade de luz favorecendo as taxas de PPB nestes sistemas onde existe fotoinibição. Desta forma, esperamos que a PPB dos lagos apresente uma relação positiva com os índices

óticos M e relações negativas com os índices que indicam fotodegradação nesses sistemas. As taxas de R, por sua vez, serão mais elevadas devido à natureza menos complexa das moléculas de COD (relações negativas com o SUVA e CF).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi conduzido em 10 lagos, localizados na bacia do Médio Rio Doce, MG. A vegetação típica da região é Floresta Atlântica, hoje restrita a alguns fragmentos, sendo um dos maiores preservados por uma unidade de conservação, o Parque Estadual do Rio Doce (PERD; Maia-Barbosa et al., 2010). Cinco dos lagos estudados estão localizados dentro desta área preservada, enquanto os demais se encontram no entorno, caracterizado por extensas culturas de *Eucalyptus spp.* e ocupação humana (Barros, 2010). São lagos oligo-mesotróficos e monomíticos quentes, circulando apenas durante 4 meses por ano (Maio/Agosto; Barros, 2010).

O clima da região é semiúmido e usualmente dividido em duas estações principais. O verão, período quente e úmido (outubro a abril, precipitação média = 992mm, temperatura média = 25.7°C; Maia-Barbosa et al 2010). O período de mistura dos lagos ocorre durante o inverno (julho e agosto), caracterizado pela ausência de chuvas com temperaturas mais baixas (precipitação média = 65.7, temperatura média = 21.8 (Maia-Barbosa et al., 2010; Pujoni, 2015). Entretanto, Pujoni (2015) e Gagliardi et. al.(*in preparation*) relatam um aumento nas temperaturas médias e redução na precipitação resultando em verões secos e quentes. Sendo assim, as amostragens foram realizadas em cada lago em 3 períodos distintos (Fig. 1): o verão, com precipitação regular (HRF), o inverno (MIX) de 2012 (Mar/Abr e Jul/Ago, respectivamente) e o

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates verão de 2013 (Fev/Mar; LRF), sendo este último marcado por uma forte redução na precipitação (Gagliardi et.al, *in preparation*).

Parâmetros ambientais e metabólicos

Os parâmetros morfométricos dos lagos e as características de suas bacias e cobertura do solo foram estimados usando imagens de satélite Landsat – 5 processadas no *software* Arc Gis 9.3. A partir destes dados nós calculamos a área superficial dos lagos (LA; Km²), a área das bacias de drenagem (DA) e o fator de envolvimento (DR). Esta última é a razão entre a área da bacia de drenagem e a área do lago. Logo, quanto maior o DR, menor a proporção da área dos lagos em relação às suas bacias de drenagem. Desta forma, quanto maior o DR, maior a quantidade de material orgânico e nutrientes terrestres (Staehr et. al. 2011). A densidade de drenagem das bacias correlaciona o comprimento total de canais de escoamento com a área da bacia ($Dd = \text{soma do comprimento dos canais} / \text{área da bacia}$; Christofolletti 1980). Também se calculou a declividade média das bacias e o desenvolvimento do perímetro dos lagos seguindo Sperling (1999, p. 87). Calculou-se também a porcentagem das bacias de drenagem composta por vegetação nativa (%NF) e a porcentagem da área da bacia composta por alterações antropogênicas (culturas de Eucalipto, pastagens e áreas urbanas).

Foram montadas 2 boias contendo, cada uma, 1 sonda de oxigênio dissolvido, um anemômetro, uma sonda de pressão barométrica, uma sonda de irradiância superficial e 5 sensores de luz subaquática (radiação fotossinteticamente ativa, PAR) e temperatura. Cada boia foi implantada no centro de um lago permanecendo durante 6 – 10 dias, cujas sondas capturavam os dados a cada 15 min. Após este período as boias foram retiradas, os dados baixados, as sondas limpas e recalibradas para posteriormente

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates

serem implantadas em mais dois lagos (uma boia em cada lagoa), realizando-se assim um rodízio das boias entre os lagos.

A partir dos dados de perfis de luz subaquática (dispostos na subsuperfície, 0,5, 1,5, 2,5, 3,5 e 5m) calculamos o coeficiente de atenuação de luz (K_d) determinado como a inclinação da reta entre profundidade e luz (\log_{10}) para cada intervalo de tempo entre 10 e 14 horas utilizando-se as médias diárias para cada período (Sager and McFarlane 1997) A disponibilidade de luz média diária para os organismos fotossintetizantes ($E_{\text{mean}} = \text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) foi estimada de acordo com (Staeher and Sand-Jensen, 2007) seguindo a equa\u00e7\u00e3o:

$$E_{\text{mean}} = E_0(1 - \beta) (1 - e^{-K_d * Z_{\text{mix}}}) / (K_d * Z_{\text{mix}}), \quad [\text{Equa\u00e7\u00e3o 1}]$$

onde, E_0 \u00e9 a irradi\u00e2ncia m\u00e9dia di\u00e1ria ($\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), β \u00e9 uma constante de reflex\u00e3o e difus\u00e3o superficial da luz igual a 0,1, K_d \u00e9 a atenua\u00e7\u00e3o da luz e Z_{mix} a profundidade da camada de mistura.

Foram realizados dois perfis verticais de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) por per\u00edodo amostral em cada lagoa estudada utilizando-se uma sonda multipar\u00e2metros (Hydrolab DS5, Hach Inc.). Estes dados foram utilizados para calcular a profundidade da camada de mistura (Z_{mix} , m) utilizando-se o software Lake Analyzer (Read et al., 2011). A profundidade da zona euf\u00f3tica (Z_{eu} , m) foi estimada como a raz\u00e3o de $4,6/K_d$.

Os par\u00e2metros metab\u00f3licos (PPB, R e PLE) foram calculados seguindo-se Staeher et al (2010a) utilizando a equa\u00e7\u00e3o adaptada de Odum (1956) para cada intervalo de 15 min:

$$\text{DO}_{t+1} = \text{DO}_t + \text{PPB} - \text{R} + \text{F}, \quad [\text{Equa\u00e7\u00e3o 2}]$$

onde, DO_{t+1} e DO_t s\u00e3o a concentra\u00e7\u00e3o de oxig\u00eanio dissolvido na camada de mistura dos lagos (coletados \u00e0 0,5m de profundidade) nos tempos t e t+1, PPB \u00e9 a produ\u00e7\u00e3o prim\u00e1ria bruta, R a respira\u00e7\u00e3o ecossist\u00eamica (organismos autotr\u00f3ficos e heterotr\u00f3ficos) e F a

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates

troca física do oxigênio com a atmosfera. Assim, a produção líquida do ecossistema (PLE_{15min}) é o resultado da mudança na concentração do oxigênio nestes intervalos de 15min ($mmol\ O_2\ m^{-3}\ 15min^{-1}$) menos a troca deste gás com a atmosfera ($mmol\ O_2\ m^{-2}\ 15min^{-1}$) dividido pelo Z_{mix} . É importante colocar que as concentrações de DO à 0,5m de profundidade referem-se apenas à camada de mistura dos lagos, não podendo ser extrapolado para o lago como um todo (Staeher et al., 2010b)

A troca com a atmosfera foi calculada como

$$F=k(O_{2sat} - O_2), \quad \text{[Equação 3]}$$

onde, O_2 é a concentração medida na água, O_{2sat} é a concentração de oxigênio na água em equilíbrio com a concentração atmosférica em temperatura ambiente e k é a velocidade pistão do oxigênio calculada para cada intervalo de tempo estimada a partir do k_{600} multiplicado pela taxa do número de Schmidt. O k_{600} foi estimado como uma função da velocidade do vento a 10 m da superfície da água. A velocidade do vento mensurado a 1 m da superfície dos lagos foi transformada para 10 m seguindo-se Smith (1985).

Uma vez que não há processos fotossintéticos ocorrendo durante a noite, assumiu-se que a média das taxas de respiração (R) durante a noite é igual à PLE noturno (1 h após o pôr do sol até 1 h antes do nascer do sol). Assumiu-se também que as taxas de R do dia é igual à R da noite (Hanson et al., 2003). Assim, calcularam-se as taxas de respiração diária como o produto da média das taxas de respiração por hora durante a noite multiplicado por 24 h. A produção primária bruta (PPB) foi determinada como a soma da PLE e R do dia e a PLE diária foi finalmente calculada com $PPB - R$ (R com valores positivos). É provável que a R do dia exceda a R noturna devido às diferenças de temperatura, o que subestimaria os valores de PPB e R , mas não teria efeito sobre a PLE (Cole et al., 2000). Para facilitar as comparações apresentamos os

valores de PPB positivos e de R negativos. PPB, R e PLE foram apresentados como taxas volumétricas por dia ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$).

A partir de amostras de água coletadas a 0.5m de profundidade foram utilizadas para análises de clorofila-*a* (Clor-*a*), nitrogênio total (NT), fósforo total (PT), carbono orgânico dissolvido (COD), matéria orgânica dissolvida colorida (MODC) e sólidos suspensos totais (SST). As amostras para clorofila-*a* foram filtradas e a concentração foi obtida através da extração por acetona (90%) de acordo com APHA (2005). As concentrações de sólidos totais em suspensão (mg L^{-1}) foram obtidas por método gravimétrico. O fósforo total foi analisado a partir de amostras não filtradas de acordo com Mackereth et al. (1978). O nitrogênio total (amostras não filtradas) foi determinado em um TOC Analyzer (Shimadzu TOC-5000).

Carbono Orgânico Dissolvido e cálculo dos índices ópticos de qualidade.

As amostras para análise de COD e MODC foram filtradas em filtros 0.22 μm (Whatman GF/F glass-fiber) imediatamente após as coletas e guardadas refrigeradas a 4°C no escuro. As concentrações de COD foram obtidas pela oxidação catalítica a altas temperaturas utilizando o TOC Analyzer (Shimadzu Inc.). A varredura da absorção espectrofotométrica do MODC (250 a 700 nm, intervalo de 1nm) foi realizada em espectrofotômetro (UV-VIS Shimadzu) utilizando cubas de quartzo de 5 cm e água Milli-Q como referência.

Os coeficientes de absorção foram obtidos a partir de medidas de absorbância (A_λ) segundo a equação:

$$a(\lambda) = 2,303A(\lambda)L^{-1} , \quad \text{[Equação 4]}$$

onde, λ é um comprimento de onda específico, e L o passo óptico da cubeta (em metros). Os coeficientes foram corrigidos de qualquer ruído subtraindo-se o valor do

coeficiente no comprimento de onda 700 nm de todo o espectro de absorvância. O coeficiente de absorção espectrofotométrica na faixa de 350 nm foi tomado como um índice da concentração de MODC (Bricaud et al., 1981).

A inclinação espectral da curva de absorção do MODC (S) foi calculada utilizando-se regressão linear dos coeficientes de absorvância log-transformados nos intervalos 275-295nm ($S_{275-295}$) e no intervalo 350-400nm ($S_{350-400}$) (Helms et al., 2008). Assim, quanto menores os coeficientes de absorção nos comprimentos de onda de 295 e 400 nm, comparados com os coeficientes nos comprimentos de onda 275 e 350 nm, respectivamente, maior a inclinação espectral. Quanto maior a inclinação entre o intervalo de comprimento de onda 275 e 295 nm, maior a fotodegradação das moléculas de MODC, ou maior a presença de MODC autóctone. Quanto maior esta inclinação entre o intervalo de comprimento de onda 350 e 400 nm, maior a degradação por microrganismos das moléculas de MODC (Fichot and Benner, 2012; Zhang et al., 2007b).

A razão da inclinação espectral (S_r) foi calculada pela razão entre a $S_{275-295\text{nm}}$ e a $S_{350-400\text{nm}}$. $SUVA_{254}$, ($l\text{ mg}^{-1}\text{ m}^{-1}$) foi calculado dividindo-se a a_{254} (m^{-1}) pela concentração de COD (mg L^{-1}) como em Weishaar et al (2003). O tamanho molecular (M) foi estimado a partir da razão entre os coeficientes de absorção a_{250} e a_{365} (De Haan and De Boer, 1987). O índice CF ($\text{nm m}^2 (\text{g C})^{-1}$) foi calculado a partir da razão entre a_{320} e o $S_{275-295\text{nm}}$, sendo o índice a_{320} calculado como a razão entre o coeficiente de absorção $a(320\text{nm})$ e a concentração do COD (Williamson et al., 2014).

Análises estatísticas

Análises ANOVA (two-way) dos dados climáticos (temperatura e precipitação) entre os dias de rodízio das boias nos lagos para cada período estudado (verão e inverno)

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates de 2012 e verão de 2013) para garantir que não haveria variações significativas na dentro do período de rodízio das boias.

Uma análise de correlação de Spearman com todos os dados foi realizada para avaliar quais parâmetros morfométricos se correlacionavam significativamente com as demais variáveis químicas, físicas e biológicas. A maioria das variáveis passaram pelos testes de normalidade exceto as variáveis de propriedade ótica do MODC. Desta forma, optou-se por utilizar a análise não paramétrica de Spearman. Para verificar se os parâmetros metabólicos e ambientais variaram entre as estações estudadas usou-se a análise ANOVA (two-way). Para os parâmetros que apresentaram diferenças significativas ($p < 0.05$) entre as estações, fez-se uma análise de comparação par-a-par pelo teste de Turkey para verificar em quais estações as variáveis analisadas realmente diferiam umas das outras. Os resultados foram apresentados como médias e erro padrão correspondentes.

Para cada estação estudada, correlações de Spearman foram utilizadas para avaliar as relações entre os parâmetros metabólicos (PPB, R e PLE) e os parâmetros explicativos físicos, químicos e biológicos (r = coeficiente de correlação). Após verificar quais destes parâmetros explicativos possuíam correlações significativas com os parâmetros metabólicos e quais eram auto-correlacionados, realizou-se a seleção dos modelos de regressão linear múltipla utilizando-se o Stepwise. Assim, os modelos completos para esta análise eram formados pelos parâmetros que correlacionavam significativamente ($p < 0.05$) com os parâmetros metabólicos (PPB, R e PLE), evitando-se colocar em um mesmo modelo os parâmetros explicativos com fortes auto-correlações. Esta análise permitiu verificar quais destes parâmetros (parâmetros morfométricos, nutrientes, clorofila-*a*, disponibilidade de luz, concentrações de COD e MODC e métricas óticas da qualidade do MODC) melhor explicaram as taxas

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates metabólicas para cada um dos três períodos estudados, considerando-se apenas os modelos com menor AIC e $p < 0.05$. Foi adotado um nível de significância de $\alpha < 0.05$. Todas as análises foram realizadas no programa R (R Development Core Team, 2009).

RESULTADOS

Influência dos parâmetros morfométricos dos lagos e suas bacias sobre os parâmetros físicos, químicos e biológicos

Dentre os parâmetros morfométricos avaliados (Tabela 1), o fator de envolvimento apresentou correlações significativas e maiores coeficientes de correlação com um maior número de variáveis físicas, químicas e biológicas dos lagos (Tabela 2). As análises de Turkey mostraram que os lagos podem ser agrupados em três classes, dependendo do fator de envolvimento deles. Na classe de lagos com fator de envolvimento alto (8.7 - 16.6; denominada HDR) foram incluídos os lagos Agupapé, Jacaré e Silvana. Os lagos Benerrico, Carioca, Gambazinho e Patos, com fator de envolvimento entre 6.1 - 6.8, foram incluídos na classe moderada (IDR). Por fim, os lagos Dom Helvécio, Santa Helena e Verde apresentaram os menores fatores de envolvimento (3.8 - 4.5) e esta classe foi denominada LDR.

O fator de envolvimento também apresentou fortes correlações positivas com a densidade de drenagem e declividade média das bacias. Estes últimos, assim como o fator de envolvimento, mostraram correlações positivas com as taxas de PPB e R e com as concentrações de NT, COD e MODC (Tabela 2). A porcentagem de vegetação nativa mostrou uma correlação negativa significativa com a PPB, com o Kd e com as concentrações de PT, enquanto a porcentagem de área das bacias com alterações apresentou correlações positivas significativas com a PPB, R e Kd (Tabela 2).

Entretanto, nas análises de seleção dos modelos no Stepwise estas variáveis foram excluídas por não explicarem significativamente a variação destes parâmetros.

Nas camadas de mistura dos lagos com maiores fatores de envolvimento, isto é, lagos pequenos em relação às suas bacias de drenagem, apresentaram significativamente maiores taxas de PPB e R, maiores concentrações de nitrogênio total e menores valores de E_{mean} quando comparados com lagos com maiores fatores de envolvimento (Tabela 3).

As concentrações e os valores das métricas ópticas de qualidade da MOD nas camadas de mistura variaram significativamente com o fator de envolvimento dos lagos ($p < 0.05$). As médias e erro padrão (SE) estão apresentados na Tabela 3. As concentrações de COD e MODC diminuíram significativamente com a redução dos fatores de envolvimento. Consistentemente houve um aumento nos valores médios de CF e redução dos valores de $S_{275-295\text{nm}}$ e S_r em lagos com menores fatores de envolvimento (Tabela 3).

Influência das variações climáticas sazonais sobre os parâmetros químicos, físicos e biológicos dos lagos

Os valores da concentração de clorofila-a e NT foram significativamente maiores durante o inverno de 2012, período de desestratificação dos lagos. Este também foi o período de menor disponibilidade de luz na coluna d'água (E_{mean}) destes sistemas (Tabela 3). No verão de 2012, período de estratificação dos lagos que apresentou um regime de chuvas regular, os valores de clorofila-a e E_{mean} nas camadas de mistura dos lagos foram maiores quando comparados com este mesmo período em 2013, que apresentou precipitação reduzida. A concentração de NT no epilímnio dos lagos não apresentou diferenças significativas entre estas duas estações (Tabela 3). A

concentração do PT, por outro lado, não apresentou diferenças significativas entre as estações avaliadas.

Dos parâmetros quantitativos e qualitativos da matéria orgânica dissolvida apenas os parâmetros CF e M variaram significativamente entre as estações sendo que, os valores médios de CF foram menores e de M maiores durante o período de estratificação com baixa pluviosidade (Tabela 3, Fig 2D). As taxas metabólicas PPB e R também apresentaram variação significativa entre as estações, sendo maiores nas camadas de mistura dos lagos durante o verão de 2013 (Tabela 3).

Foi observado neste estudo a influência do fator de envolvimento na sensibilidade da composição da MOD e dos processos de produção primária e respiração dos lagos às condições climáticas. As concentrações de COD nas camadas de mistura apresentaram variações entre as estações avaliadas de forma distinta entre lagos com diferentes fatores de envolvimento (Fig 2A). Lagos com altos fatores de envolvimento mostraram maiores concentrações médias do COD durante o período de estratificação com baixa precipitação (Verão de 2012, precipitação regular = 5.39 ± 0.6 ; Inverno de 2012, desestratificação = 5.90 ± 0.9 ; e Verão de 2013, baixa precipitação = 8.19 ± 0.9 ; $R^2 = 0.64$, $p < 0.05$). Já nos lagos com menores fatores de envolvimento o COD médio foi maior no período de estratificação com precipitação regular (Verão de 2012 = 5.33 ± 0.5 , Inverno de 2012 = 3.47 ± 0.7 e Verão de 2013 = 3.24 ± 0.7 ; $R^2 = 0.65$, $p < 0.05$). Além disso, as variações do índice CF encontradas entre as estações foram mais pronunciadas nas camadas de mistura dos lagos com maiores fatores de envolvimento (Fig 2E).

No caso dos processos metabólicos, nos lagos com altos fatores de envolvimento, os valores de PPB (Verão de 2012 = 42.06 ± 5.2 ; Inverno de 2012 = 35.50 ± 7.3 ; e Verão de 2013 = 43.92 ± 7.3 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹), R (Verão de 2012 = -

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates

42.82 ± 6.0 ; Inverno de 2012 = 35.00 ± 8.3 ; e Inverno de 2013 = 44.70 ± 8.3 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹) e PLE (Verão de 2012 = -0.77 ± 2.9 ; Inverno de 2012 = 0.50 ± 4.1 ; e Verão de 2013 = -0.78 ± 4.1 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹) não apresentaram diferenças significativas entre os períodos analisados (Fig. 3).

Nos lagos com fatores de envolvimento intermediários, as taxas de PPB (Verão de 2012 = 14.02 ± 2.6 ; Inverno de 2012 = 25.73 ± 3.6 , Verão de 2013 = 32.10 ± 3.7 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹; R² = 0.26, p < 0.001) e R (Verão de 2012 = 15.25 ± 3.3 , Inverno de 2012 = 27.88 ± 4.8 , Verão de 2013 = 34.16 ± 4.6 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹; R² = 0.19, p < 0.001) variaram com os períodos climáticos sendo significativamente menores no período de estratificação com maior pluviosidade (Fig 3).

Por fim, lagos com menores fatores de envolvimento apresentaram maiores taxas metabólicas durante o período de circulação dos lagos (PPB = 23.50 ± 4.4 , R² = 0.12, p < 0.05; R = 25.80 ± 6.1 , R² = 0.13, p < 0.05). Durante o período de estratificação com maior precipitação, a média das taxas diárias de PPB foi 12.68 ± 3.4 e da R = 9.58 ± 4.8 enquanto durante o período de estratificação com menor precipitação PPB = 14.94 ± 4.6 e R = 14.20 ± 6.4 (Fig 3).

Efeitos da precipitação sobre as taxas metabólicas e sua relação com a composição do COD nas camadas de mistura dos lagos.

Encontrou-se uma forte relação negativa entre os índices ópticos a*₃₂₀ e S_{275-295nm} (R² = 0.80, Fig 4). As relações entre as taxas metabólicas, os parâmetros físicos e químicos e a composição da MOD foram distintas entre os períodos de estratificação dos lagos com precipitação regular e reduzida.

Durante o verão de 2012, o COD não apresentou qualquer correlação com as demais variáveis. Porém, a concentração do MODC apresentou correlações

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates

significativas positivas com a taxa de R, com a atenuação da luz no epilímnio (K_d), com a concentração de Clor-a e de NT e com os índices óticos SUVA e CF. Também mostrou correlações significativas negativas com a profundidade da camada de mistura (Z_{mix}) e com os índices óticos $S_{275-295}$ e Sr.

Durante o verão de 2013, período com precipitação reduzida, a concentração do MODC manteve as correlações significativas positiva com a taxa de R e com o CF e negativas com o índice $S_{275-295}$. Entretanto, o MODC apresentou neste período correlação positiva com a taxa de PPB e negativa com a taxa de produção líquida do ecossistema (PLE). A concentração de COD, por sua vez, apresentou fortes correlações com as taxas metabólicas e com a concentração de NT. (Tabela 4).

Em outras palavras, as taxas metabólicas nas camadas de mistura dos lagos durante o período de estratificação com precipitação reduzida apresentaram correlações significativas positivas com as concentrações de COD e MODC. Adicionalmente, a taxa de PPB correlacionou negativamente com o Z_{mix} . Durante o verão de 2012, por sua vez, as taxas metabólicas (R e PPB) correlacionaram negativamente com a disponibilidade de luz. A taxa de R apresentou correlação significativa positiva com as concentrações de SST e MODC e com os índices óticos SUVA e CF e negativa com Sr. A taxa de PPB mostrou neste período uma correlação positiva com a concentração de Clor-a. Importante notar que, independente dos períodos estudados, as taxas de R e PPB correlacionam positivamente com o K_d e com NT.

As taxas diárias de R apresentaram forte correlação com as taxas de PPB (Tabela 4). As taxas de PLE, por outro lado, não apresentaram qualquer variação significativa entre os períodos climáticos e os fatores de envolvimento. Entretanto, as taxas de PLE correlacionaram positivamente com a concentração de PT e negativamente com $S_{350-400}$

durante o verão de 2012, enquanto durante o verão de 2013 correlacionou negativamente apenas com a concentração de MODC.

Os modelos selecionados pelo Stepwise mostraram que a concentração de COD, a $S_{275-995\text{ nm}}$ e a E_{mean} foram as melhores variáveis explicativas das taxas médias de PPB (COD = 15%, $S_{275-995\text{ nm}}$ = 17% e E_{mean} = 18% da variação explicada, $R^2 = 0.48$, $p < 0.001$) e R (COD = 14%, $S_{275-995\text{ nm}}$ = 15% e E_{mean} = 24% da variação explicada, $R^2 = 0.53$, $p < 0.001$) dos lagos do médio Rio Doce (Fig.5).

DISCUSSÃO

Composição do carbono orgânico dissolvido em resposta às taxas de drenagens e condições climáticas

O fator de envolvimento dos lagos apresentou forte influência nas concentrações dos parâmetros químicos, físicos e biológicos nas camadas de mistura dos lagos do Médio Rio Doce. Lagos com maiores fatores de envolvimento receberam maiores entradas de material alóctone resultando em maiores concentrações de MODC no epilímnio, além de maiores concentrações de nutrientes (Tabela 3). Consequentemente, estes lagos apresentaram maior atenuação de luz reduzindo assim a profundidade da camada de mistura (Caplanne and Laurion, 2008). À medida que há a redução destas taxas, a entrada de material alóctone no sistema diminui reduzindo a concentração destes componentes no epilímnio aumentando a disponibilidade de luz nas camadas superficiais (Staehr et al., 2010a, 2012).

Por outro lado, o regime de chuvas afetou significativamente a qualidade da MOD nas camadas de mistura dos lagos, especialmente em lagos com maiores fatores de envolvimento (Williamson et al., 2008). Fee et al. (1996) reportaram maiores concentrações de COD em lagos menores e com maiores fatores de envolvimento,

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates especialmente sob altas precipitações. Embora nossos resultados tenham mostrado que as médias do COD e MODC não variaram entre os períodos estudados, estas relações foram dependentes das propriedades morfométricas dos lagos. Assim, em lagos com maiores fatores de envolvimento a concentração de COD foi maior nos períodos de baixa precipitação (Inverno de 2012 e Verão de 2013), enquanto o oposto acontece em lagos com menores DR. Já a concentração da MODC, não mostrou variações significativas sob nenhuma destas perspectivas, possivelmente indicando que a qualidade deste parâmetro foi mais susceptível às alterações climáticas.

As profundidades das camadas de mistura e a disponibilidade de luz, diretamente afetadas pela qualidade da MODC, foram significativamente diferentes entre os períodos analisados (Tabela 4). Isto demonstrou que estes lagos receberam carbono orgânico dissolvido de fontes distintas em estados diagenéticos diferentes (resultantes da transformação da matéria orgânica). Os reduzidos valores de $S_{275-295}$, S_r e M , além das fortes correlações entre a MODC, SUVA e CF nas camadas de mistura dos lagos no período de maior precipitação indicaram que as moléculas de MODC são mais complexas absorvendo mais a radiação, típico de substâncias húmicas terrestres (Caplanne and Laurion, 2008; Fee et al., 1996; De Haan and De Boer, 1987). Resultado semelhante foi reportado por Caplanne and Laurion (2008) para 26 pequenos lagos canadenses. Estes autores verificaram que lagos com menores valores de S (inclinação espectral) e, portanto, mais húmicos apresentavam camadas de mistura mais estreitas devido à maior capacidade de absorção da luz e absorção de calor pelas moléculas de MODC, reduzindo as camadas de mistura. Sendo este o caso, como as camadas de mistura dos lagos aqui estudados possuíam maior disponibilidade de luz?

Fichot and Benner (2012) demonstraram que a fotodegradação é o principal processo regulando os valores de $S_{275-295}$ nas águas superficiais. Eles observaram

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates

maiores valores de $S_{275-295}$ em lagos com menores camadas de mistura enquanto os valores de $S_{350-400}$ não apresentaram alterações, indicando fotodegradação devido a maior exposição do MODC à radiação solar. Nossos resultados corroboram com estes autores visto que a correlação significativa negativa entre o MODC e o $S_{275-295}$ ocorre mesmo durante o período de maior entrada alóctone (Tabela 4). Assim, as moléculas de MODC alóctones, nas camadas de mistura durante o período de maior estabilidade, embora mais complexas, estão mais expostas à radiação solar reduzindo estas moléculas tornando-as mais lábeis e reduzindo sua absorção de luz (Williamson et al., 1999).

Conexão entre a qualidade da CDOM e as taxas metabólicas sob efeito de alterações climáticas sazonais.

As taxas metabólicas nas camadas de mistura dos lagos do Médio Rio Doce foram reguladas pela disponibilidade de nutrientes (Tabela 4) e de luz (Fig.5 B e E, Tabela 4). É importante dizer que a forte correlação entre as taxas de PPB e R indica que a respiração destes ecossistemas foi fortemente dependente da produção primária. A relação entre as taxas metabólicas e o MODC foi dependente de sua fonte e estado diagenético. A relação negativa entre as taxas metabólicas e a $S_{275-295}$ (Fig. 5C e F) fortaleceu os indícios de fotoinibição como regulador. Essa métrica óptica indica que as moléculas de MODC foram fotodegradadas. Moléculas de MODC, maiores e mais complexas de origem terrestre, favoreceram os processos metabólicos através da sua capacidade de absorção e conseqüente redução na disponibilidade da luz. Por outro lado, em períodos de maior produção primária nas camadas de mistura, encontramos uma maior proporção de MODC autóctone misturado com MODC menos complexo devido à fotodegradação. Este MODC mais lábil, favoreceu a taxa de respiração dos lagos.

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates

Durante o verão de 2012, período que os lagos estavam estratificados e a precipitação na região era regular, as taxas da PPB e da R foram reduzidas, devido à maior disponibilidade de luz e menor concentração de nitrogênio nas camadas de mistura. Embora, haja entrada de matéria orgânica e nitrogênio alóctones (demonstrado pela relação positiva entre MODC e NT; Tabela 4), estes possivelmente permaneceram restritos nas camadas inferiores devido a um aumento na estabilidade da coluna d'água. Este efeito foi mais pronunciado em lagos com menores fatores de envolvimento, mais transparentes e com menores concentrações de nitrogênio total (Fig. 4, Tabela 3). Assim, a correlação positiva entre as taxas metabólicas e a concentração de MODC predominantemente alóctone é explicada pela redução da disponibilidade de luz. Desta forma, lagos, com maiores fatores de envolvimento e conseqüentemente com maiores concentrações de MODC alóctone no verão de 2012, apresentaram um incremento nas taxas de PPB e R devido à redução da fotoinibição e maior concentração de nutrientes nas camadas de mistura (Staeher et al., 2012).

Brighenti et al. (2015) encontraram resultados similares, em um estudo de 2 anos em 2 dos 10 lagos avaliados no presente estudo, lagos Dom Helvécio e Carica. Estes autores atribuíram as reduções nas taxas metabólicas às reduções nas profundidades das camadas de mistura “aprisionando” nutrientes e matéria orgânica nas camadas inferiores. Além disso, uma vez que a redução da camada de mistura leva à maior disponibilidade de luz no epilímnio (Staeher et al., 2010a, 2012) a produção primária é fotoinibida.

Durante os períodos de circulação dos lagos, o incremento nas taxas metabólicas foi relacionado à ressuspensão de matéria orgânica e nutrientes, e à redução na disponibilidade de luz. Hanson et al. (2003), Sobek et al. (2006), Riggsbee et al. (2008) e Brighenti et. al. (2015) reportaram que a ressuspensão dos sedimentos elevam as

concentrações de TSS, material orgânico e nutrientes nas colunas de água, favorecendo ambos os processos metabólicos em lagos, especialmente a R.

Em um estudo sobre a qualidade da MODC em um reservatório, Downing et al. (2008) reportaram menores valores de S nos sedimentos. De acordo com estes autores, o reservatório de COD nos sedimentos é formado por material particulado e que, devido aos processos de degradação, são menores neste compartimento. Assim, durante a circulação do reservatório essas moléculas tem grande capacidade de absorção de luz. Williamson et al. (2014) também encontraram resultados semelhantes obtendo maiores valores de a_{320} e menores de $S_{275-295}$ em períodos de mistura dos 35 lagos rasos estudados. Isto explicaria os valores semelhantes das métricas de qualidade da MODC entre os períodos de precipitação regular e mistura encontrados no presente trabalho. Além disso, estudos recentes têm demonstrado que a fotodegradação da matéria orgânica particulada associada aos sedimentos ressuspensos liberam COD e nutrientes na água (Riggsbee et al., 2008; Southwell et al., 2010). Assim, com disponibilidade de luz reduzida pelo incremento de uma grande carga de MODC e SST e aumento nas concentrações de nitrogênio as taxas de PPB e R aumentaram, entretanto, favorecendo mais a R pela grande liberação de COD mais lábil.

Já no período de precipitação reduzida, encontramos as maiores taxas metabólicas nas camadas de mistura dos lagos. As taxas de PPB e R apresentaram fortes correlações com a atenuação da luz, a concentração de NT, COD e CDOM (Tabela 3). Os resultados também mostraram a relação negativa destas taxas com a disponibilidade de luz e positiva com a concentração de COD (Fig. 5). Gagliardi et. al. (*in preparation*) creditaram o incremento nas taxas metabólicas nas camadas de mistura dos lagos à entrada de COD e nutrientes provenientes das camadas inferiores. No período de precipitação reduzida, a redução do volume e da estabilidade da coluna permitiu a maior

entrada deste material na camada de mistura favorecendo a PPB através da redução da disponibilidade de luz, já que a fotoinibição foi um forte regulador da produção primária.

Os dados indicam que grande parte do reservatório de MODC nas camadas de mistura dos lagos do médio Rio Doce durante o período de precipitação reduzida é formada tanto pela MODC proveniente tanto das camadas inferiores (terrestre ressuspensão) quanto dos produtores primários. A degradação desta MODC terrestre e autóctone resultou no incremento de COD (Fig. 2A), o que favoreceu os processos de R (Fig. 5D e Tabela 4). Assim como Halbedel et al. (2013) e Hestir et al. (2015), nós não encontramos qualquer relação significativa entre o MODC e o $S_{350-400}$, mas identificamos uma correlação inversa mais pronunciada entre o MODC e o $S_{275-295}$. Segundo estes autores, esse resultado indica múltiplas fontes de entrada de COD nas camadas de mistura (alóctone e autóctone) e processos de fotodegradação MODC alóctone.

Além disso, importante notar que, embora as concentrações de COD, MODC, NT e PT no epilímnio dos lagos não tenham apresentado diferença significativa entre os períodos de estratificação dos lagos, a proporção da concentração de MODC em relação à concentração de COD diminuiu durante o período de precipitação reduzida (Tabela 3). As concentrações de NT, que no período de precipitação regular se correlacionava com a MODC, no período de precipitação reduzida passou a apresentar forte correlação com a concentração de COD (Tabela 3). A atenuação da luz (K_d) apresentou correlações negativas com o Z_{mix} em ambos períodos de estratificação dos lagos. Entretanto, o Z_{mix} , durante o período de precipitação regular, correlacionou negativamente com a MODC e com os índices óticos de aloctonia, enquanto no período de precipitação reduzida

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates correlacionou negativamente com as concentrações de Clor-a e SST. Estes fatos juntos corroboram com a hipótese de que a fotodegradação da MOD reduziu suas moléculas liberando nutrientes no epilímnio dos lagos. Assim, com o incremento de nutrientes e MOD mais lábil os processos de PPB e R foram favorecidos. Vähätalo et al. (2003) relataram um incremento na biomassa bacteriana e fitoplanctônica na região pelágica de um lago húmico no sudeste da Finlândia. Eles verificaram que o MODC exposto à luz solar sofria de fotodegradação liberando nitrogênio, fósforo e carbono inorgânicos no epilímnio do lago. Estes compostos eram absorvidos pelas comunidades pelágicas (bactérias e fitoplancton) aumentando também a matéria orgânica particulada.

Embora as camadas de mistura dos lagos tenham apresentado maiores taxas de produção primária bruta neste período (verão de 2013), as concentrações de clorofila-a foram as menores. Assim a entrada de nutrientes a partir das camadas inferiores ou da liberação da fotodegradação da MOD acelera o crescimento do fitoplâncton, o qual aumenta a absorção de luz. Com maior quantidade de biomassa fitoplanctônica há maior degradação microbiana e fotodegradação deste MODC autóctone liberando nutrientes e carbono orgânico dissolvido na água. Zhang et al. (2010b) mostraram que o MODC autóctone foi responsável pela absorção de luz durante o período de maior produtividade. Estes autores relatam uma redução na concentração de clorofila-a devido à fotodegradação e degradação microbiana, liberando nutrientes na água.

CONCLUSÃO

Este trabalho demonstrou uma forte influência do fator de envolvimento nas propriedades físicas, químicas e biológicas das camadas de mistura dos lagos do médio Rio Doce, confirmando assim a primeira hipótese. Lagos menores em relação às suas bacias, ou seja, com altos fatores de envolvimento são mais sensíveis às entradas

alóctones de MOD e nutrientes, bem como às consequências das diferenças climáticas (precipitação e temperatura). Lagos maiores com menores fatores de envolvimento são mais claros pela menor entrada de MODC alóctone e maior fotodegradação.

Foi demonstrado que as alterações nas condições climáticas afetaram as propriedades da MODC confirmando a segunda hipótese. Desta forma, as camadas de mistura dos lagos do médio Rio Doce, durante os períodos mais chuvosos e períodos de circulação, são marcadas pela presença de MODC alóctone e suas transformações determinam o clima ótico dos lagos, bem como as profundidades das camadas de mistura.

Por outro lado, a redução da precipitação e o possível enfraquecimento da estabilidade da coluna d'água (demonstrado pelo aumento da profundidade das camadas de mistura) favoreceu a entrada de nutrientes provenientes das camadas inferiores e da fotodegradação das moléculas de MODC ressuspensas. Isto favoreceu o incremento de MODC autóctone, mais lábil e com menor peso molecular. Estes efeitos mostraram-se dependentes dos fatores de envolvimento dos lagos e de suas características morfométricas, sendo mais pronunciados em lagos com maiores fatores de envolvimento. Desta forma, os resultados acompanham o modelo teórico proposto por Williamson et. al. (2014), onde a passagem de um clima chuvoso para um clima seco aumenta os valores de $S_{275-295}$ indicando que há uma transformação das moléculas de MOD de complexas e com alta capacidade de absorção de luz para moléculas mais simples e lábeis. Isto também confirmou que o uso do índice CF foi efetivo para estudos relacionados à alterações climáticas e seus efeitos sobre as propriedades do COD.

Os efeitos das alterações climáticas na composição da MODC levaram às variações na estabilidade das camadas de mistura alterando as dinâmicas metabólicas, o que confirmou a terceira hipótese. No período de precipitação regular o MODC

alóctone favoreceu, além da R, a PPB nestes lagos através da atenuação da luz e da entrada de nutrientes alóctones. Já no período de baixa precipitação, a R foi favorecida pela MODC mais lábil proveniente dos processos de fotodegradação e da produção autóctone, enquanto que a PPB foi favorecida pela entrada de nutrientes a partir da fotodegradação da MODC provenientes das camadas inferiores. Estes resultados sugerem que a composição do COD e as dinâmicas metabólicas estão intimamente relacionadas e são pontos chave nos estudos de alterações climáticas e ambientais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

APHA: Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater, 21st ed., American Public Health Association, Washington., 2005.

Barros, C. F. de A.: Diversidade e ecologia do fitoplâncton em 18 lagoas naturais do médio Rio Doce, Universidade Federal de Minas Gerais., 2010.

Bracchini, L., Cózar, A., Dattilo, A. M., Falcucci, M., Gonzales, R., Loiselle, S. and Hull, V.: Analysis of extinction in ultraviolet and visible spectra of water bodies of the Paraguay and Brazil wetlands., *Chemosphere*, 57(10), 1245–55, doi:10.1016/j.chemosphere.2004.08.050, 2004.

Brighenti, L. S., Staehr, P. A., Gagliardi, L. M., Brandão, L. P. M., Elias, E. C., de Mello, N. A. S. T., Barbosa, F. A. R. and Bezerra-Neto, J. F.: Seasonal Changes in Metabolic Rates of Two Tropical Lakes in the Atlantic Forest of Brazil, *Ecosystems*, 18(4), 589–604, doi:10.1007/s10021-015-9851-3, 2015.

Caplanne, S. and Laurion, I.: Effect of chromophoric dissolved organic matter on epilimnetic stratification in lakes, *Aquat. Sci.*, 70(2), 123–133, doi:10.1007/s00027-007-7006-0, 2008.

Christofoletti, A.: Geomorfologia, 2ª ed., Edgard Blücher LTDA, São Paulo., 1980.

Cole, J. J., Prairie, Y. T., Caraco, N. F., McDowell, W. H., Tranvik, L. J., Striegl, R. G., Duarte, C. M., Kortelainen, P. L., Downing, J. A., Middelburg, J. J. and Melack, J. M.: Plumbing the Global Carbon Cycle: Integrating Inland Waters into the Terrestrial Carbon Budget, *Ecosystems*, 10, 172–185, doi:10.1007/s10021-006-9013-8, 2007.

Cole, J. J. J., Pace, M. L., Carpenter, S. R. and Kitchell, J. F.: Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations, *Limnol. Oceanogr.*, 45(8), 1718–1730 [online] Available from: http://72.48.224.78/lo/toc/vol_45/issue_8/1718.pdf (Accessed 3 October 2013), 2000.

Dodds, W. K. and Cole, J. J.: Expanding the concept of trophic state in aquatic ecosystems: It's not just the autotrophs, *Aquat. Sci.*, 69(4), 427–439, doi:10.1007/s00027-007-0922-1, 2007.

Downing, B. D., Bergamaschi, B. A., Evans, D. G. and Boss, E.: Assessing contribution of DOC from sediments to a drinking-water reservoir using optical profiling, *Lake*

- Reserv. Manag., 24(4), 381–391, doi:10.1080/07438140809354848, 2008.
- Fee, E. J., Hecky, R. E., Kasian, S. E. M. and Cruikshank, D. R.: Effects of lake size, water clarity, and climatic variability on mixing depths in Canadian Shield lakes, *Limnol. Oceanogr.*, 41(5), 912–920, 1996.
- Fichot, C. G. and Benner, R.: The spectral slope coefficient of chromophoric dissolved organic matter (S₂₇₅₋₂₉₅) as a tracer of terrigenous dissolved organic carbon in river-influenced ocean margins, *Limnol. Oceanogr.*, 57(5), 1453–1466, doi:10.4319/lo.2012.57.5.1453, 2012.
- Del Giorgio, P. A. and Peters, R. H.: Patterns in planktonic P:R ratios in lakes: Influence of lake trophy and dissolved organic carbon, *Limnol. Oceanogr.*, 39(4), 772–787, doi:10.4319/lo.1994.39.4.0772, 1994.
- De Haan, H. and De Boer, T.: Applicability of light absorbance and fluorescence as measures of concentration and molecular size of dissolved organic carbon in humic Lake Tjeukemeer, *Water Res.*, 21(6), 731–734, doi:10.1016/0043-1354(87)90086-8, 1987.
- Halbedel, S., Büttner, O. and Weitere, M.: Linkage between the temporal and spatial variability of dissolved organic matter and whole-stream metabolism, *Biogeosciences*, 10(8), 5555–5569, doi:10.5194/bg-10-5555-2013, 2013.
- Hanson, P. C., Bade, D. L., Carpenter, S. R. and Kratz, T. K.: Lake metabolism: Relationships with dissolved organic carbon and phosphorus, *Limnol. Oceanogr.*, 48(3), 1112–1119, 2003.
- Helms, J. R., Stubbins, A., Ritchie, J. D., Minor, E. C., Kieber, D. J. and Mopper, K.: Absorption spectral slopes and slope ratios as indicators of molecular weight, source, and photobleaching of chromophoric dissolved organic matter, *Limnol. Oceanogr.*, 53(3), 955–969, doi:10.4319/lo.2008.53.3.0955, 2008.
- Hestir, E. L., Brando, V., Campbell, G., Dekker, A. and Malthus, T.: The relationship between dissolved organic matter absorption and dissolved organic carbon in reservoirs along a temperate to tropical gradient, *Remote Sens. Environ.*, 156, 395–402, doi:10.1016/j.rse.2014.09.022, 2015.
- Mackereth, F. J. H., Heron, J. and Talling, J. F.: *Water analysis: some revised methods for limnologists*, 36th ed., edited by Freshwater Biological Association, Scientific Publications, London., 1978.
- Maia-Barbosa, P. M., Barbosa, L. G., Brito, S. L., Garcia, F., Barros, C. F. de A., Souza, M. B. G., Mello, N., Guimarães, A. S. and Barbosa, F. A. R.: Limnological changes in Dom Helvécio Lake (South-East Brazil): natural and anthropogenic causes, *Brazilian J. Biol.*, 70(3), 795–802 [online] Available from: http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S1519-69842010000400010&script=sci_arttext (Accessed 22 August 2013), 2010.
- Odum, H. T.: Primary Production in Flowing Waters, *Limnol. Oceanogr.*, (1), 103–117, 1956.
- Pujoni, D. G. F.: *Padrões Espaço-Temporais da comunidade planctônica do complexo lacustre do Médio Rio Doce*, Universidade Federal de Minas Gerais., 2015.
- R Development Core Team: *R: A language and environment for statistical computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [online] Available from: <http://www.r-project.org/>, 2009.

- Read, J. S., Hamilton, D. P., Jones, I. D., Muraoka, K., Winslow, L. A., Kroiss, R., Wu, C. H. and Gaiser, E.: Derivation of lake mixing and stratification indices from high-resolution lake buoy data, *Environ. Model. Softw.*, 26(11), 1325–1336, doi:10.1016/j.envsoft.2011.05.006, 2011.
- Riggsbee, J. A., Orr, C. H., Leech, D. M., Doyle, M. W. and Wetzel, R. G.: Suspended sediments in river ecosystems: Photochemical sources of dissolved organic carbon, dissolved organic nitrogen, and adsorptive removal of dissolved iron, *J. Geophys. Res.*, 113(G3), G03019, doi:10.1029/2007JG000654, 2008.
- Roland, F., Huszar, V. L. M., Farjalla, V. F., Enrich-Prast, A., Amado, A. M. and Ometto, J. P. H. B.: Climate change in Brazil: perspective on the biogeochemistry of inland waters, *Brazilian J. Biol.*, 72(3), 709–722, doi:10.1590/S1519-69842012000400009, 2012.
- Sager, J. C. and McFarlane, C.: Radiation, in *Plant Growth Chamber Handbook*, edited by R. W. Langhans and T. W. Tibbitts, pp. 1–30, Iowa Agriculture and Home Economics Experiment Station Special., 1997.
- Sand-Jensen, K. and Staehr, P. A.: Scaling of Pelagic Metabolism to Size, Trophic and Forest Cover in Small Danish Lakes, *Ecosystems*, 10(1), 128–142, doi:10.1007/s10021-006-9001-z, 2007.
- Smith, S. V.: Physical, chemical and biological characteristics of CO₂ gas flux across the air-water interface., *Plant, Cell Environ.*, 8(6), 387–398, doi:10.1111/j.1365-3040.1985.tb01674.x, 1985.
- Sobek, S., Söderbäck, B., Karlsson, S., Andersson, E. and Brunberg, A. K.: A Carbon Budget of a Small Humic Lake: An Example of the Importance of Lakes for Organic Matter Cycling in Boreal Catchments, *AMBIO A J. Hum. Environ.*, 35(8), 469–475, doi:10.1579/0044-7447(2006)35[469:ACBOAS]2.0.CO;2, 2006.
- Southwell, M. W., Kieber, R. J., Mead, R. N., Brooks Avery, G. and Skrabal, S. A.: Effects of sunlight on the production of dissolved organic and inorganic nutrients from resuspended sediments, *Biogeochemistry*, 98(1-3), 115–126, doi:10.1007/s10533-009-9380-2, 2010.
- Sperling, E.: *Morfologia de lagos e represas*, DESA/UFMG, Belo Horizonte., 1999.
- Staehr, P. A. and Sand-Jensen, K.: Temporal dynamics and regulation of lake metabolism, *Limnol. Oceanogr.*, 52(1), 108–120, doi:10.4319/lo.2007.52.1.0108, 2007.
- Staehr, P. A., Sand-Jensen, K., Raun, A. L., Nilsson, B. and Kidmose, J.: Drivers of metabolism and net heterotrophy in contrasting lakes., *Limnol. Oceanogr.*, 55(2), 817–830, doi:10.4319/lo.2010.55.2.0817, 2010a.
- Staehr, P. A., Bade, D., Van de Bogert, M. C., Koch, G. R., Williamson, C., Hanson, P., Cole, J. J. and Kratz, T.: Lake metabolism and the diel oxygen technique : State of the science, *Limnol. Oceanogr. Methods*, 8, 628–644, doi:10.4319/lom.2010.8.628, 2010b.
- Staehr, P. A., Bastrup-Spohr, L., Sand-Jensen, K. and Stedmon, C.: Lake metabolism scales with lake morphometry and catchment conditions, *Aquat. Sci.*, 74(1), 155–169, doi:10.1007/s00027-011-0207-6, 2012.
- Tranvik, L. J., Downing, J. A., Cotner, J. B., Loiselle, S. A., Striegl, R. G., Ballatore, T. J., Dillon, P., Finlay, K., Fortino, K. and Knoll, L. B.: Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate, *Limnol. Oceanogr.*, 54(6_part_2), 2298–2314, doi:10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2298, 2009.

- Vähätalo, A. V., Salonen, K., Münster, U., Järvinen, M. and Wetzel, R. G.: Photochemical transformation of allochthonous organic matter provides bioavailable nutrients in a humic lake, *Arch. für Hydrobiol.*, 156(3), 287–314, doi:10.1127/0003-9136/2003/0156-0287, 2003.
- Weishaar, J. L., Aiken, G. R., Bergamaschi, B. A., Fram, M. S., Fujii, R. and Mopper, K.: Evaluation of Specific Ultraviolet Absorbance as an Indicator of the Chemical Composition and Reactivity of Dissolved Organic Carbon, *Environ. Sci. Technol.*, 37(20), 4702–4708, doi:10.1021/es030360x, 2003.
- Williamson, C. E., Morris, D. P., Pace, M. L. and Olson, O. G.: Resurrection of a more integrated paradigm, *Limnol. Oceanogr.*, 44(3, part 2), 795–803, 1999.
- Williamson, C. E., Dodds, W., Kratz, T. K. and Palmer, M. A.: Lakes and streams as sentinels of environmental change in terrestrial and atmospheric processes, *Front. Ecol. Environ.*, 6(5), 247–254, doi:10.1890/070140, 2008.
- Williamson, C. E., Brentrup, J. A., Zhang, J., Renwick, W. H., Hargreaves, B. R., Knoll, L. B., Overholt, E. P. and Rose, K. C.: Lakes as sensors in the landscape: Optical metrics as scalable sentinel responses to climate change, *Limnol. Oceanogr.*, 59(3), 840–850, doi:10.4319/lo.2014.59.3.0840, 2014.
- Zhang, Y., Zhang, B., Wang, X., Li, J., Feng, S., Zhao, Q., Liu, M. and Qin, B.: A study of absorption characteristics of chromophoric dissolved organic matter and particles in Lake Taihu, China, *Hydrobiologia*, 592(1), 105–120, doi:10.1007/s10750-007-0724-4, 2007a.
- Zhang, Y., Qin, B., Zhu, G., Zhang, L. and Yang, L.: Chromophoric dissolved organic matter (CDOM) absorption characteristics in relation to fluorescence in Lake Taihu, China, a large shallow subtropical lake, *Hydrobiologia*, 581(1), 43–52, doi:10.1007/s10750-006-0520-6, 2007b.
- Zhang, Y., Zhang, B., Ma, R., Feng, S. and Le, C.: Optically active substances and their contributions to the underwater light climate in Lake Taihu, a large shallow lake in China, *Fundam. Appl. Limnol. / Arch. für Hydrobiol.*, 170(1), 11–19, doi:10.1127/1863-9135/2007/0170-0011, 2007c.
- Zhang, Y., Zhang, E. and Yin, Y.: Characteristics and sources of chromophoric dissolved organic matter in lakes of the Yungui Plateau, China, differing in trophic state and altitude, *Limnol. Oceanogr.*, 55(6), 2645–2659, doi:10.4319/lo.2010.55.6.2645, 2010a.
- Zhang, Y., Feng, L., Li, J., Luo, L., Yin, Y., Liu, M. and Li, Y.: Seasonal-spatial variation and remote sensing of phytoplankton absorption in Lake Taihu, a large eutrophic and shallow lake in China, *J. Plankton Res.*, 32(7), 1023–1037, doi:10.1093/plankt/fbq039, 2010b.
- Zhang, Y., Yin, Y., Liu, X., Shi, Z., Feng, L., Liu, M., Zhu, G., Gong, Z. and Qin, B.: Spatial-seasonal dynamics of chromophoric dissolved organic matter in Lake Taihu, a large eutrophic, shallow lake in China, *Org. Geochem.*, 42(5), 510–519, doi:10.1016/j.orggeochem.2011.03.007, 2011.
- Zhang, Y. L., Liu, M. L., Wang, X., Zhu, G. W. and Chen, W. M.: Bio-optical properties and estimation of the optically active substances in Lake Tianmuhu in summer, *Int. J. Remote Sens.*, 30(11), 2837–2857, doi:10.1080/01431160802558592, 2009.

Tabela 1 – Sumário de características morfológicas dos lagos estudados e de suas sub-bacias de drenagem.

Lagos	Área Bacia (Km ²)	Área Lago (Km ²)	Densidade de Drenagem (Km/Km ²)	Perímetro (Km)	Desenvolvimento do Perímetro	Fator de Envolvimento	Declividade Média (m/m)	Zmax (m)	% Áreas com Floresta Nativa	% Áreas alteradas das bacias
Aguapé	18.67	1.40	0.79	12.37	2.93	13.34	16.63	9.14	36.14	54.29
Benerrico	0.76	0.12	0.00	2.35	1.90	6.27	4.28	7.86	1.36	83.01
Carioca	0.72	0.11	0.00	1.71	1.42	6.42	11.92	11.80	79.79	0.00
DH	16.52	4.36	0.00	40.56	5.44	3.79	11.74	39.20	69.39	0.13
Gambazinho	0.54	0.09	0.00	1.39	1.30	6.08	8.47	10.30	82.49	0.00
Jacaré	9.19	1.06	0.53	15.80	4.30	8.69	15.98	9.38	71.43	0.48
Patos	6.52	0.96	0.10	14.51	4.15	6.82	14.88	10.38	78.04	0.00
Silvana	63.80	3.84	0.90	45.02	6.43	16.61	17.74	9.74	34.10	53.87
Sta Helena	3.52	0.78	0.00	7.56	2.39	4.48	14.74	14.29	74.33	0.00
Verde	2.82	0.69	0.00	10.21	3.44	4.07	9.54	23.25	37.82	21.97

Tabela 2 – Resultado da correlação de Spearman dos parâmetros morfométricos dos lagos, das suas bacias de drenagem e dos parâmetros físicos, químicos e biológicos das camadas de mistura dos lagos (n=30).

	Densidade de Drenagem	Perímetro	Desenvol. do Perímetro	Fator de Envolvimento	Declividade Média	Zmax	% Áreas com Floresta Nativa	% Áreas alteradas das bacias	Área do Lago	Áreas das Bacias	Zmix	Kd	E _{mean}	Clor-a	SST	NT	PT	COD	MODC _{350nm}	S ₂₇₅₋₂₉₅	S ₃₅₀₋₄₀₀	Sr	SUVA	M	CF
R	0.53**	0.27	0.22	0.59***	0.40*	-0.12	-0.29	0.54**	0.25	0.34	-0.01	0.63***	-0.42*	0.26	0.25	0.63***	0.09	0.30	0.47**	-0.39*	-0.15	-0.20	0.25	-0.27	0.30
PPB	0.54**	0.34	0.28	0.58***	0.41*	-0.10	-0.40*	0.62***	0.32	0.41*	-0.04	0.61***	-0.38*	0.22	0.18	0.59***	0.16	0.31	0.43*	-0.33	-0.12	-0.20	0.23	-0.23	0.28
PLE	-0.05	0.18	0.23	-0.15	-0.02	0.26	-0.25	0.04	0.13	0.12	-0.09	-0.36*	0.30	-0.16	-0.17	-0.29	0.29	-0.06	-0.21	0.18	-0.03	0.04	-0.10	0.04	-0.09
Densidade de Drenagem	0.66***	0.59***	0.89***	0.89***	0.89***	-0.17	-0.348	0.29	0.62***	0.78***	-0.28	0.39*	0.01	0.24	0.33	0.67***	0.34	0.61***	0.56***	-0.09	0.15	-0.21	0.35	0.02	0.29
Perímetro		0.99***		0.32	0.66***	0.35	-0.44*	0.11	0.94***	0.92***	0.07	-0.01	0.00	0.06	-0.09	0.42*	0.30	0.32	0.25	0.05	0.00	0.01	0.20	0.04	0.12
Desenvolvimento do Perímetro				0.24	0.59***	0.43*	-0.43*	0.08	0.89***	0.86***	0.13	-0.08	0.00	0.01	-0.11	0.36*	0.27	0.25	0.20	0.07	-0.04	0.05	0.19	0.03	0.10
Fator de Envolvimento					0.76***	-0.34	-0.22	0.33	0.26	0.47**	-0.42*	0.59***	0.01	0.26	0.47**	0.64***	0.27	0.55***	0.65***	-0.31	0.17	-0.43*	0.46*	-0.16	0.45*
Declividade Média						-0.02	-0.14	0.16	0.66***	0.79***	-0.21	0.20	0.08	0.30	0.15	0.68***	0.32	0.67***	0.567**	-0.01	0.16	-0.12	0.25	0.10	0.18
Zmax							0.16	-0.39*	0.25	0.13	0.29	-0.42*	0.10	-0.05	-0.15	-0.06	-0.09	-0.06	-0.25	0.21	0.08	0.08	-0.19	0.20	-0.25
% Áreas com Floresta Nativa								-0.49**	-0.47**	-0.53**	0.14	-0.44*	0.12	-0.04	0.04	-0.09	-0.39*	0.13	-0.04	0.08	0.13	0.09	-0.25	0.08	-0.25
% Áreas alteradas das bacias									0.13	0.22	-0.24	0.37*	-0.12	-0.04	0.05	0.16	0.15	0.10	0.35	-0.30	-0.28	-0.04	0.08	-0.26	0.22
Área do Lago										0.96***	0.02	0.04	0.00	0.14	-0.18	0.43*	0.31	0.37*	0.20	0.12	0.04	0.05	0.09	0.14	0.01
Áreas das Bacias											-0.08	0.16	0.01	0.20	-0.06	0.52**	0.38*	0.45*	0.31	0.09	0.07	0.00	0.17	0.14	0.09

Esta análise foi realizada com os dados dos três períodos estudados. Os valores em negrito correspondem aos coeficientes das correlações significativas; * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Z_{max} = profundidade máxima dos lagos, Z_{mix} = profundidade da camada de mistura, Kd = atenuação da luz (PAR), E_{mean} = disponibilidade de luz (PAR) na água, Clor-a = concentração de clorofila, SST = sólidos suspensos totais, NT = concentração de nitrogênio total, PT = concentração de fósforo total, COD = concentração de carbono orgânico dissolvido, MODC = concentração de matéria orgânica dissolvida colorida à partir de leitura espectral à 350nm, S₂₇₅₋₂₉₅ = inclinação espectral da curva de absorção do carbono orgânico entre as faixas de 275 e 295nm, S₃₅₀₋₄₀₀ = inclinação espectral da curva de absorção do carbono orgânico entre as faixas de 350 e 400nm, Sr = razão entre S₃₅₀₋₄₀₀ e S₂₇₅₋₂₉₅, SUVA = indicador de aromaticidade da molécula de MODC, M = peso molecular de MODC e CF = índice ótico de autoctonia e aloctonia do MODC.

Tabela 3 – Diferenças (resultado da ANOVA two-way) das médias e erro padrão (SE) das taxas metabólicas e variáveis químicas, físicas e biológicas entre as classes de lagos com diferentes fatores de envolvimento e entre os períodos climáticos analisados.

	Fator de Envolvimento (min - max)			R ²	Estações			R ²
	Alto (8.7 - 16.6)	Intermediário (6.1 - 6.8)	Baixo (3.8 - 4.5)		Verão 2012 Precipitação regular	Inverno 2012 Período de circulação dos lagos	Verão 2013 Precipitação reduzida	
Taxas Metabólicas								
PPB	40.46 (2.9)	23.64 (2.9)	17.81 (3.1)	0.27***	21.87 (2.9)	27.53 (3.0)	30.18 (2.9)	0.27*
R	40.80 (3.5)	25.45 (3.6)	17.66 (3.8)	0.20***	21.77 (3.6)	29.03 (3.6)	30.95 (3.6)	0.20*
PLE	-0.34 (1.7)	-1.81 (1.7)	0.14 (1.8)	< 0.1	0.10 (1.7)	-1.50 (1.7)	-0.77 (1.7)	< 0.1
Carbono Orgânico Dissolvido								
COD	6.49 (0.5)	4.13 (0.6)	4.01 (0.7)	0.40***	4.93 (0.6)	4.33 (0.8)	5.37 (0.8)	< 0.1
MODC	3.49 (0.5)	2.96 (0.7)	1.62 (0.7)	0.22*	2.94 (0.5)	2.89 (0.8)	2.24 (0.8)	< 0.1
S _{275-295nm}	0.023 (0.0)	0.021 (0.0)	0.024 (0.0)	0.22*	0.022 (0.0)	0.021 (0.0)	0.024 (0.0)	< 0.1
Sr	1.37 (0.1)	1.26 (0.1)	1.56 (0.1)	0.37**	1.32 (0.1)	1.45 (0.1)	1.41 (0.1)	< 0.1
SUVA	3.24 (0.4)	3.57 (0.6)	2.29 (0.6)	0.17	3.21 (0.4)	3.16 (0.6)	2.74 (0.6)	< 0.1
M	7.72 (0.6)	6.90 (0.8)	8.13 (0.9)	< 0.1	7.24 (0.6)	6.68 (0.8)	8.84 (0.8)	0.24*
CF	41.83 (10.4)	57.17 (13.8)	21.40 (14.7)	0.20*	49.47 (12.1)	49.89 (12.8)	21.04 (12.8)	0.38*
Parâmetros Limnológicos								
Z _{mix}	5.86 (1.4)	6.50 (1.9)	10.50 (2.0)	0.19*	4.72 (1.2)	11.40 (1.6)	6.41 (1.6)	0.40***
Clor-a	5.44 (0.9)	3.82 (1.2)	3.35 (1.3)	< 0.1	4.31 (0.7)	6.66 (0.9)	1.65 (0.9)	0.52***
E _{mean}	5.71 (1.3)	6.29 (1.6)	7.02 (1.7)	0.25*	10.21(0.7)	3.03 (0.9)	5.77 (0.9)	0.68***
NT	412.86 (32.8)	278.45 (43.4)	251.39 (46.4)	0.35***	274.24 (33.8)	387.66 (47.9)	280.79 (47.9)	0.68***
PT	37.49 (7.5)	18.77 (9.9)	22.06 (10.6)	0.12	16.81 (7.0)	23.24 (9.9)	38.26 (9.9)	0.15

Médias (SE); * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates

Tabela 4 – Correlação de Spearman mostrando as relações entre as taxas metabólicas e as variáveis físicas, químicas e biológicas para os períodos de estratificação com alta e baixa pluviosidade (n=10).

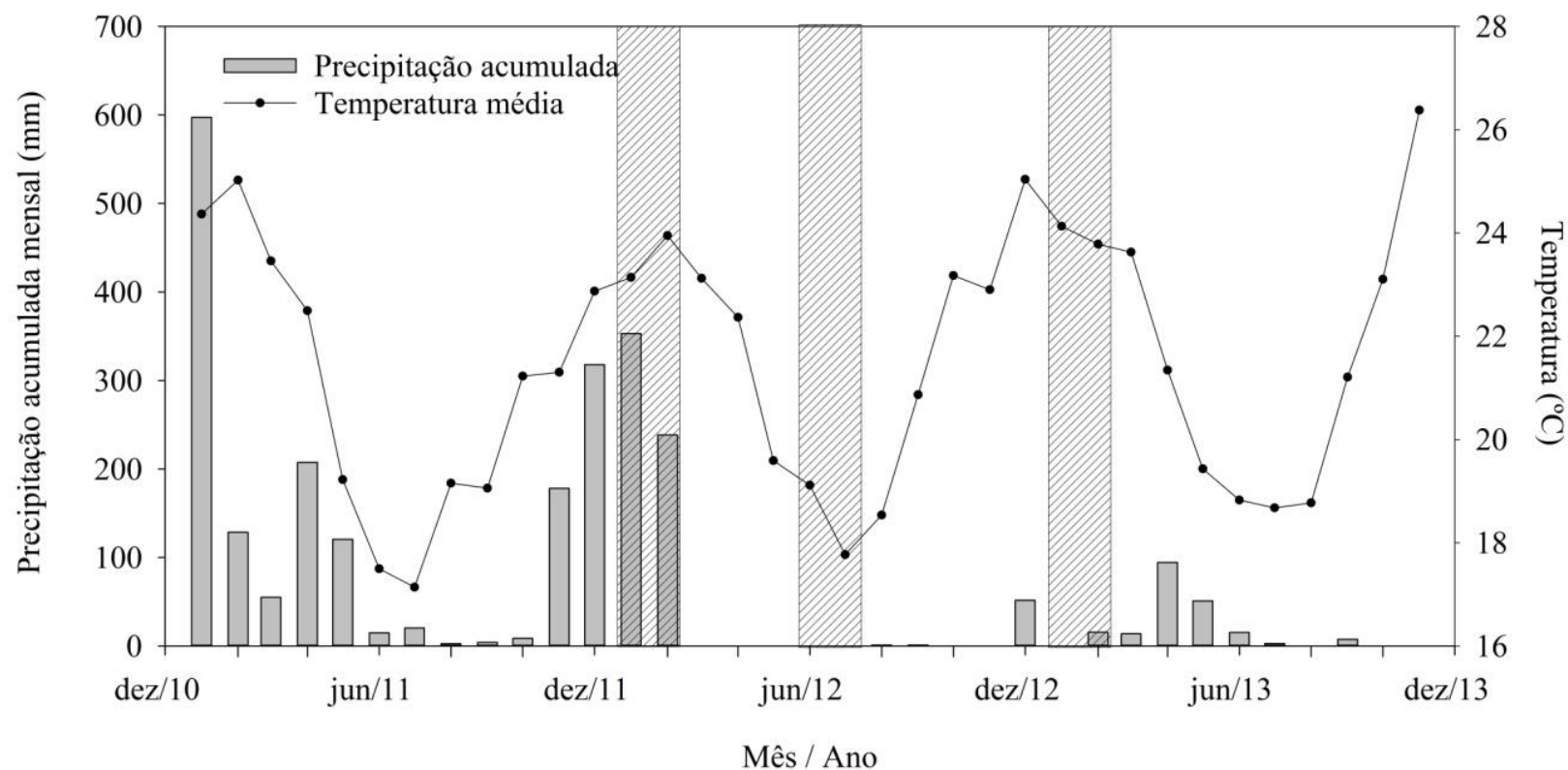
	PPB	PLE	Z _{mix}	Kd	E _{mean}	Clor-a	SST	NT	PT	COD	MODC _{350nm}	S _{275-295nm}	S _{350-400nm}	Sr	SUVA	M	CF
Verão de 2012 com precipitação regular (HRF)																	
R	0.89***	-0.38	-0.54	0.73*	-0.82**	0.58	0.68*	0.67*	-0.12	0.03	0.76**	-0.52	0.22	-0.66*	0.71*	-0.15	0.72*
PPB		-0.03	-0.37	0.65*	-0.82**	0.68*	0.553	0.64*	0.25	0.01	0.67	-0.35	0.04	-0.43	0.58	-0.12	0.56
PLE			0.15	-0.29	0.31	-0.05	-0.60	-0.37	0.84***	-0.20	-0.14	0.04	-0.73*	0.37	-0.09	-0.30	-0.12
Z _{mix}				-0.73*	0.25	-0.41	-0.25	-0.37	0.24	-0.26	-0.83***	0.88***	0.04	0.82**	-0.88***	0.62	-0.85***
Kd					-0.73*	0.41	0.59	0.29	-0.16	0.09	0.71*	-0.70*	0.32	-0.89***	0.79**	-0.21	0.77**
E _{mean}						-0.36	-0.86***	-0.33	0.08	0.31	-0.38	0.24	-0.37	0.58	-0.49	-0.08	-0.48
Clor-a							0.216	0.78**	0.05	0.58	0.64*	-0.18	-0.02	-0.12	0.37	-0.15	0.28
SST								0.34	-0.44	-0.30	0.21	-0.12	0.55	-0.54	0.35	0.13	0.33
NT									-0.21	0.46	0.70*	-0.12	0.19	-0.18	0.39	-0.02	0.37
PT										-0.09	-0.07	0.02	-0.56	0.35	-0.15	-0.08	-0.13
COD											0.37	-0.14	0.05	0.09	-0.03	-0.02	-0.07
MODC _{350nm}												-0.73*	-0.02	-0.69*	0.88***	-0.44	0.88***
S _{275-295nm}													0.22	0.82**	-0.82**	0.71*	-0.84***
S _{350-400nm}														-0.27	-0.02	0.75	-0.01
Sr															-0.88***	0.36	-0.89***
SUVA																-0.54	0.99***
M																	-0.52
CF																	
Verão de 2013 com precipitação reduzida (LRF)																	
R	0.98***	-0.66*	-0.60	0.70*	-0.36	0.31	0.18	0.67*	0.18	0.65*	0.79**	-0.55	-0.21	-0.31	0.04	-0.47	0.50
PPB		-0.54	-0.65*	0.73*	-0.33	0.44	0.24	0.72*	0.09	0.65*	0.72*	-0.56	-0.16	-0.38	-0.02	-0.46	0.48
PLE			0.35	-0.47	0.36	-0.10	0.18	-0.18	-0.50	-0.24	-0.70*	0.46	0.26	0.19	-0.33	0.48	-0.50
Z _{mix}				-0.80**	-0.10	-0.67*	-0.69*	-0.47	-0.26	-0.44	-0.14	0.29	-0.14	0.53	0.49	0.25	-0.02
Kd					-0.29	0.55	0.54	0.51	0.46	0.47	0.20	-0.24	0.04	-0.38	-0.09	-0.24	0.17
E _{mean}						-0.24	0.16	-0.12	-0.18	-0.22	-0.50	0.14	0.38	-0.31	-0.35	0.20	-0.32
Clor-a							0.31	0.26	-0.06	0.20	0.08	-0.24	0.25	-0.57	-0.26	-0.15	0.04
SST								0.46	0.15	0.56	-0.32	0.38	0.35	0.01	-0.79**	0.36	-0.58
NT									0.01	0.90***	0.41	-0.02	0.22	-0.05	-0.35	0.13	-0.10
PT										-0.018	0.05	-0.14	-0.29	0.07	0.27	-0.30	0.20
COD											0.39	0.20	0.31	0.07	-0.44	0.31	-0.26
MODC _{350nm}												-0.65*	-0.48	-0.05	0.30	-0.58	0.67*
S _{275-295nm}													0.65*	0.44	-0.41	0.96***	-0.92***
S _{350-400nm}														-0.35	-0.36	0.78**	-0.67*
Sr															-0.13	0.30	-0.35
SUVA																-0.43	0.71*
M																	-0.90***
CF																	

As análises foram separadas para cada período estratificado incluindo os 10 lagos estudados.

As correlações significativas são mostradas em negrito onde *p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001.

O significado das abreviações estão presentes no texto e na tabela 2.

Figura 1 - Variação da pluviosidade cumulativa mensal (mm) no Parque Estadual do Rio Doce durante o período de outubro de 2011 a abril de 2013. As regiões hachuradas acima dos gráficos indicam os períodos de estratificação dos lagos. Fonte: Estação Climatológica do PERD.



Dissolved organic carbon and its relation with lakes metabolism rates

Figura 2 – Variação das concentrações e índices de qualidade do carbono orgânico dissolvido entre os períodos climáticos em cada uma das classes de fator de envolvimento (n=3). Letras iguais (a, b e c) representam os períodos em que as variáveis não foram significativamente diferentes. Letras distintas indicam em quais períodos estas variáveis diferem dos demais. Asteriscos indicam diferenças estatísticas (*p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001***).

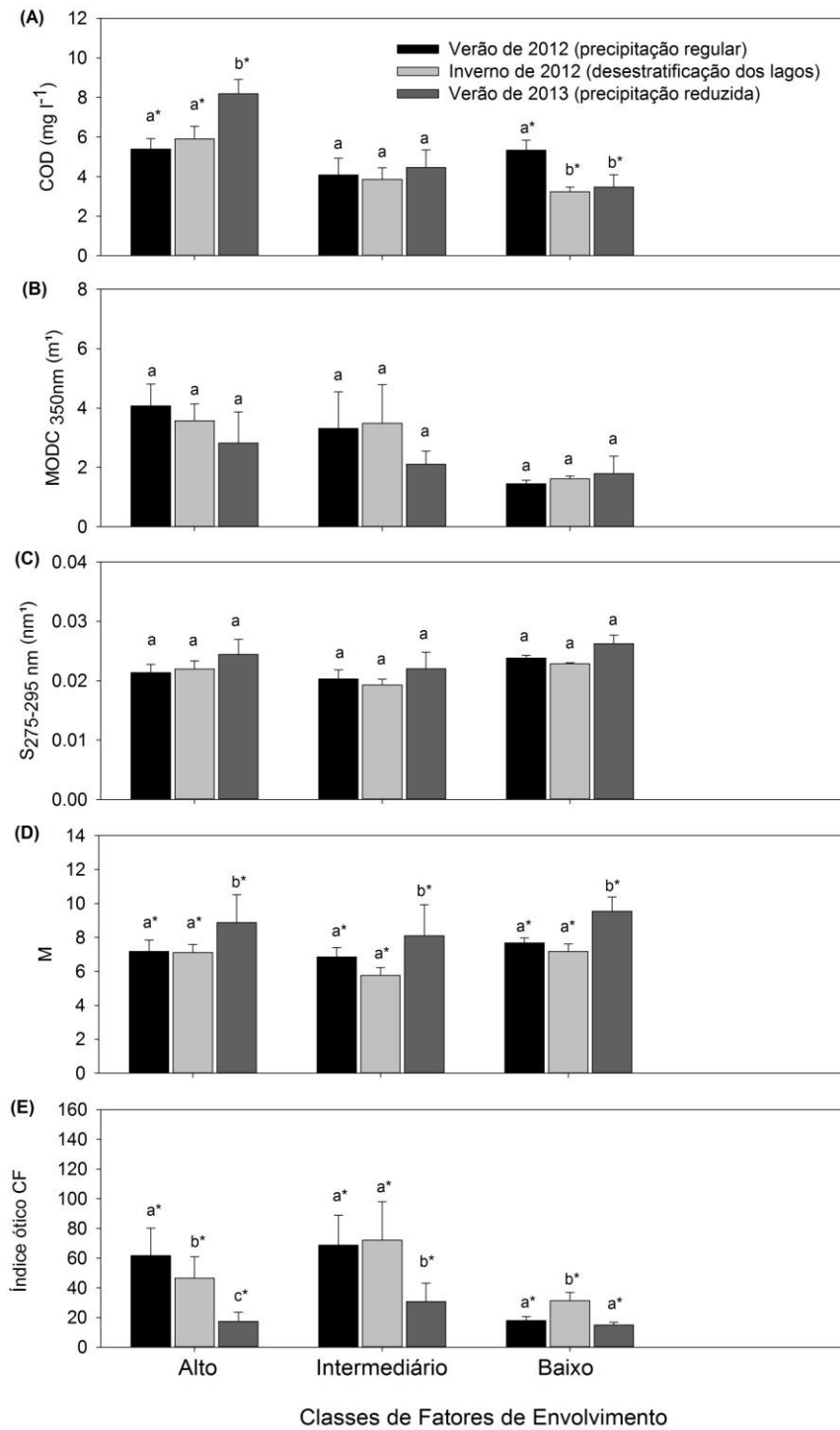


Figura 3 - Variação da média das taxas metabólicas diárias entre os períodos climáticos em cada uma das classes de fator de envolvimento (n=22). Valores das taxas metabólicas positivos referem-se às taxas de produção primária bruta (PPB) e as negativas referem-se às taxas de respiração do ecossistema (R). Letras iguais (a, b e c) representam os períodos em que as variáveis não foram significativamente diferentes. Letras distintas indicam em quais períodos estas variáveis diferem dos demais. Asteriscos indicam diferenças estatísticas (*p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001***).

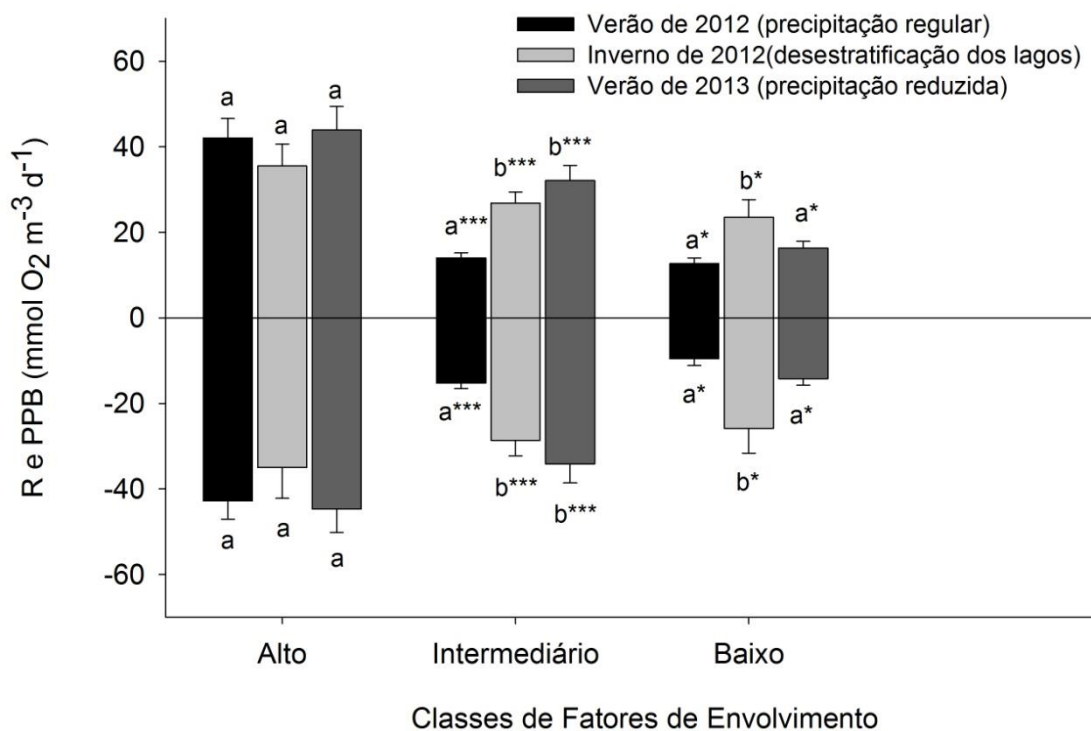
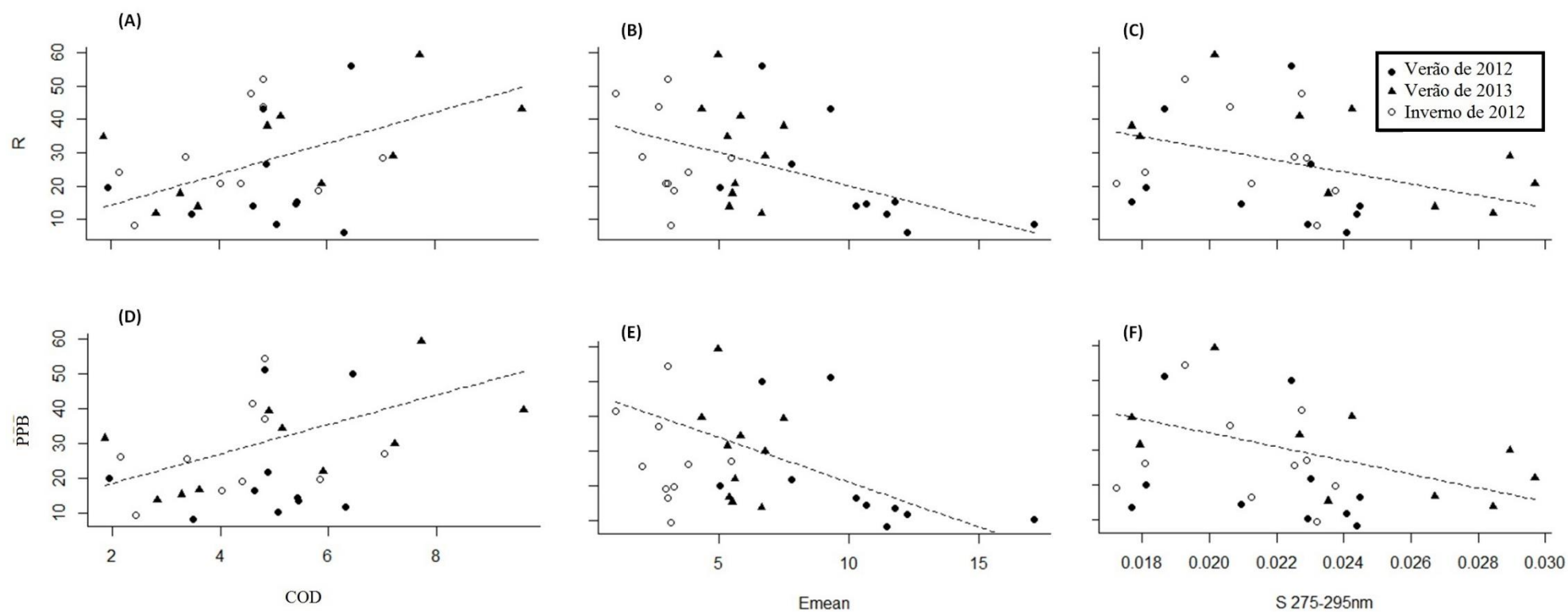


Figura 5 - Relação entre a concentração de carbono orgânico dissolvido (COD), a disponibilidade de luz PAR (E_{mean}) e a variável ótica ($S_{275-295}$) com as taxas metabólicas (R e PPB) incluídas nos modelos de regressão linear múltipla selecionadas pelo Stepwise.



CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho demonstrou que as alterações climáticas, especialmente a precipitação, alteraram a estrutura e o funcionamento das camadas de mistura dos lagos do médio Rio Doce resultando em alterações na composição do carbono e complexas dinâmicas metabólicas. O capítulo 1 desta tese mostrou uma redução na precipitação ainda mais acentuada em 2013. Isto, somado às altas temperaturas da região, reduziu o volume dos lagos e a estabilidade da coluna d'água. Assim houve a entrada de nutrientes e material orgânico provenientes das camadas inferiores nos epilímnios, reduzindo a disponibilidade de luz e favorecendo assim ambos processos metabólicos, GPP e, especialmente a R. Nos últimos anos foi observado uma redução gradual da precipitação no Médio Rio Doce, tornando o mais clima quente e seco.

No trabalho de Brighenti et al. (2015), realizado na mesma região, foi verificada uma redução na precipitação em 2012, comparado com 2011. Nestes períodos a redução de entrada de matéria orgânica alóctone resultou em redução na profundidade das camadas de mistura e aumento da disponibilidade de luz. Assim, a concentração de nutrientes e COD se tornavam indisponíveis reduzindo as taxas metabólicas. No presente estudo as relações negativas entre a disponibilidade de luz na coluna d'água e positivas com a MODC indicaram também forte influência da fotoinibição nas taxas de produção primária. Por isso, atribuímos que a relação entre a PPB e a concentração de MODC nestes lagos foi devido à capacidade de atenuar a luz na camada de mistura destes lagos.

Da mesma forma que as mudanças na composição da matéria orgânica dissolvida afetam sua disponibilidade para os processos metabólicos, o metabolismo dos lagos pode afetar a composição desta MODC. O capítulo 2 mostrou que as alterações na precipitação somado à alta radiação solar da região alteraram as principais fontes de e

transformações da MODC no ambiente. Em períodos chuvosos e quentes, a MODC alóctone predominou nas camadas de mistura dos lagos. A fotodegradação apresentou papel chave na degradação deste material. A redução na precipitação tornou a região ainda mais quente e seca, reduzindo o volume dos lagos. Essa redução no volume dos lagos pode ter enfraquecido a estabilidade da coluna d'água possibilitando a ressuspensão de matéria orgânica e nutrientes das camadas inferiores. Além disso, a fotodegradação desta matéria orgânica ressuspensa e a redução da disponibilidade da luz nas camadas superiores favoreceram a produção primária transformando o reservatório de MODC de alóctone para autóctone. Este material menos complexo é facilmente degradado pela luz e pelos micro-organismos, tornando estes lagos fontes de carbono para a atmosfera.

O resultado deste trabalho, enfatiza que os lagos meso-oligotróficos transparentes do médio Rio Doce, diante das reduções na precipitação, estão “queimando” o carbono orgânico estocado nas camadas inferiores e com isso também favorecendo os processos de produção primária bruta. Assim, os lagos encontraram-se em um equilíbrio entre o autotrofismo (estocadores de carbono) e heterotrofismo (emissores de carbono), indicando uma alteração do papel destes lagos na ciclagem do carbono. Porém, um monitoramento contínuo das respostas metabólicas e dos parâmetros físicos, químicos e biológicos às alterações climáticas são imprescindíveis a fim de determinar se haverá ou não uma alteração efetiva na função ecossistêmica destes lagos.

Sendo assim, as informações apresentadas nesta tese acrescentam pontos importantes a respeito da ecologia de ecossistemas aquáticos tropicais auxiliando nas estratégias de conservação, monitoramento e manejo destes sistemas. Propomos também que estudos futuros abordem a dinâmica da composição da MODC enfocando:

(1). Variações verticais e horizontais em cada lago; (2) monitoramento das respostas metabólicas às alterações climáticas (tempestades, temperatura, radiação) e impactos ambientais (efluentes, deflorestamento, monoculturas).