



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS

Instituto de Ciências Biológicas



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

USO DE SENSORES DE ALTA FREQUÊNCIA PARA ESTIMATIVAS
CONTÍNUAS DE METABOLISMO E MONITORAMENTO EM LAGOS
TROPICAIS

Ludmila Silva Brighenti

Belo Horizonte – MG

2014

Ludmila Silva Brighenti

Uso de sensores de alta frequência para estimativas contínuas de metabolismo e monitoramento em lagos tropicais

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
2014

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:

Ph.D. Peter Anton Staehr

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)

AGRADECIMENTOS

Aos meus orientadores, José Fernandes Bezerra Neto e Peter Anton Staehr, pela paciência, orientação e principalmente pela amizade.

Ao Prof. Dr. Francisco Antônio Rodrigues Barbosa pelo apoio e ensinamentos essenciais para a implantação e condução deste trabalho.

Aos amigos do LIMNEA, pela convivência prazerosa, pela troca de experiências, pela amizade e por todo o auxílio no desenvolvimento deste trabalho. Especialmente a amiga e parceira de pesquisa, Laura Martins Gagliardi, ao Marcelo Costa pelo auxílio nas análises de laboratório e na organização das campanhas de campo, e ao Diego Pujoni pelas sugestões e críticas sempre tão construtivas.

À equipe do Parque Estadual do Rio Doce, especialmente ao Claudio, Alexandra, Tião e Nana, por todo o carinho e disponibilidade.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, na pessoa do coordenador Dr. Adriano Pereira Paglia pelas oportunidades e apoio concedidos.

Aos professores e aos funcionários do Departamento de Biologia Geral, em especial à Cristiane Costa e ao Frederico Teixeira pela disposição em ajudar-nos e ao Elidio por ter sido motorista, marceneiro, eletricitista e companheiro de campo.

Ao GLEON por propiciar a oportunidade de aprender e conhecer pessoas sem as quais esse trabalho não seria possível. Em especial aos membros Jesper Christensen, Christopher Solomon, Jordan Read e Steven Sadro pela ajuda com *softwares* e análises empregadas nessa tese.

Aos professores e amigos da EAD – UFMG.

Aos amigos da Ecologia, da graduação e também aos amigos e companheiros não biólogos por tornarem tudo mais agradável.

À minha família pelo apoio e amor incondicional.

Ao Ralph pelas revisões, companheirismo, apoio, compreensão e acima de tudo pelo carinho e por escolher dividir essa jornada comigo.

À Deus.

SUMÁRIO

RESUMO	i
ABSTRACT	ii
INTRODUÇÃO	01
ÁREA DE ESTUDO	09
OBJETIVOS	14
MATERIAIS E MÉTODOS	15
<i>Boias de monitoramento</i>	<i>15</i>
<i>Análises físico-químicas</i>	<i>16</i>
<i>Clima ótico subaquático</i>	<i>18</i>
<i>Análises de qualidade dos dados de alta frequência</i>	<i>19</i>
<i>Estimativas do metabolismo</i>	<i>20</i>
<i>Análises estatísticas</i>	<i>21</i>
CAPÍTULO 1	22
VARIAÇÃO DA ESTRUTURA TÉRMICA DE DOIS LAGOS TROPICAIS EM DIFERENTES REGIMES DE CHUVA	
CAPÍTULO 2	43
ÁVALIAÇÃO DE MODELOS PARA ESTIMATIVAS DE METABOLISMO EM LAGOS TROPICAIS	
CAPÍTULO 3	63
SEASONAL CHANGES IN METABOLIC RATES OF TWO TROPICAL LAKES: THE ROLE OF WATER COLUMN STABILITY(<i>submetido a Limnology and Oceanography</i>)	
CONSIDERAÇÕES FINAIS	106
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	109

Resumo: Com os avanços tecnológicos, equipamentos para monitoramento remoto capazes de coletar e armazenar dados em alta frequência têm se tornado cada vez mais comuns. Essa nova tecnologia disponibiliza maiores detalhes em propriedades físicas, químicas e biológicas dos ecossistemas, conferindo refinamento das escalas de estudo e robustez aos dados. No entanto, a despeito da abundância e das peculiaridades dos ecossistemas lacustres tropicais, estudos de monitoramento contínuo nestes ambientes são escassos. Neste contexto, o objetivo desta tese foi investigar o potencial do monitoramento ambiental através do uso de sensores de alta frequência automatizados para estudos da dinâmica do metabolismo e da estrutura térmica de dois lagos tropicais, Carioca e Dom Helvécio (DH), localizados no Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais. Dados de boias de monitoramento contínuo instaladas nos dois lagos de maio de 2011 a dezembro de 2012 foram utilizados para comparar a estrutura térmica e o metabolismo destes ambientes. O desempenho de sete equações utilizadas para estimar as taxas metabólicas, a partir da variação do oxigênio dissolvido (OD) foi avaliado e os modelos que consideraram a fotoinibição para o cálculo da produção primária bruta apresentaram o melhor desempenho de acordo com o critério de informação de Akaike (AIC). Os dois anos de estudo apresentaram grande discrepância em relação à pluviosidade. Em 2011, os dados de precipitação foram aproximadamente 5 vezes mais elevados que em 2012 e a temperatura do ar foi em média 1,2°C mais baixa. Um aumento da temperatura da água foi notado até nas camadas mais profundas e foi seguido de uma diminuição na profundidade da termoclina (2011 – 14,9 m; 2012 – 11,1 m; média de maio a dezembro) e de um período mais curto de mistura total da coluna d'água (2011 – 89 dias; 2012 – 51 dias) no lago maior, mais profundo e transparente e com menor concentração de matéria orgânica dissolvida colorida, o lago DH. As taxas de produção primária bruta (GPP) e respiração (R) foram duas vezes mais altas durante o período de mistura total dos dois lagos comparadas ao período de estratificação. As mudanças sazonais e de curto prazo nas taxas de GPP e R se mostraram negativamente correlacionadas a estabilidade da coluna d'água (GPP $r = -0,82$; $p < 0,001$; R $r = -0,80$; $p < 0,001$). Períodos de alta estabilidade e águas mais quentes reduziram a mistura e conseqüentemente a entrada de nutrientes proveniente de águas mais profundas e essas condições ocorreram na época de águas mais claras e maior disponibilidade de luz no epilímnio. Dessa forma, GPP foi substancialmente reduzida pela falta de nutrientes e pela fotoinibição. As taxas de GPP no ano mais seco e quente (2012) foram mais baixas em comparação com o mesmo período do ano anterior (2011), na Lagoa Carioca foi cerca de 40% abaixo e no Lago DH cerca de 15%. Essa redução indica respostas ecossistêmicas no ciclo do carbono de lagos tropicais às mudanças climáticas globais. Além disso, a maior sensibilidade do Lago DH evidencia a importância de se considerar a morfometria, transparência e concentração de carbono orgânico dissolvido do lago para o entendimento dos efeitos das mudanças climáticas em ecossistemas aquáticos.

Palavras-chave: dados de alta frequência, produção, respiração, fotoinibição, estratificação, estabilidade, mudanças climáticas, trópicos.

Abstract: With technological advances, equipment for remote monitoring of environments, able to collect and store high-frequency data, have become broad spread. This new technology offers greater detail on physical, chemical and biological properties of the ecosystem, providing refinement to the study scales and robustness to data. Although tropical aquatic ecosystems are very abundant on a global scale and have unique peculiarities, studies with continuous monitoring of O₂ in these ecosystems are scarce. Therefore, this PhD thesis aims to investigate the potential of environmental monitoring using high-frequency automated sensors to study metabolism and thermal structure dynamics of two tropical lakes, Carioca and Dom Helvécio (DH), located in Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais, Brazil. Data from continuous monitoring buoys installed in these two lakes from May 2011 to December 2012 were used to compare the thermal structure and metabolism of these environments. The performance of seven equations used to estimate the metabolic rates from the variation of dissolved oxygen (DO) was evaluated and the models that considered photoinhibition for calculating gross primary production showed the best performance according to the Akaike Information Criterion (AIC). The two years studied showed a large discrepancy in relation to rainfall. In 2011, precipitation was approximately 5 times higher than in 2012 and the air temperature was on average 1.2°C lower. An increase in water temperature was noticed even in deeper layers and was followed by a decrease in the depth of the thermocline (2011 – 14.9 m; 2012 to 11.1 m, mean May-December) and a shorter full-mixing period (2011 - 89 days; 2012 - 51 days) in the deeper largest clear and with lower concentrations of colored dissolved organic matter lake, DH. Gross primary production (GPP) and respiration (R) rates were 2-fold higher during the fully-mixed winter periods compared to the summer periods. Seasonal changes and short-term variability in GPP and R were negatively linked to water column stability (GPP $r = -0.82$; $p < 0.001$; R $r = -0.80$; $p < 0.001$). Periods with high stability and warm waters reduced mixing and internal inputs of nutrient from hypolimnetic waters and these conditions occurred during periods with high mean light exposure in the upper mixed layer with clearer waters. Primary production was accordingly suppressed in both lakes during summer due to a combination of nutrient depletion and photoinhibition. GPP rates during the drier and warmer year (2012) were lower compared with the same period of the earlier year (2011), Carioca Lake was about 40% lower and DH about 15%. This indicates ecosystem responses in carbon cycling of tropical lakes to the ongoing regional climate changes. Additionally, the greater sensitivity of DH Lake highlights the importance of considering the morphometry, transparency and concentration of dissolved organic carbon to understand the effects of climate change on aquatic ecosystems.

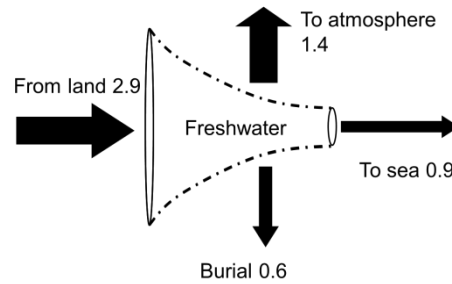
Keywords: high-frequency data; primary production, respiration, photoinhibition, stratification, stability, climate changes, tropics

1 INTRODUÇÃO

2 “Corpos d’água são sistemas biológicos nos quais a qualidade é controlada por
3 processos bioquímicos. Nós temos um entendimento razoável da “anatomia”, i.e da
4 estrutura das águas continentais; porém é essencial que nós agora ganhemos um
5 entendimento da “fisiologia”, i.e do metabolismo funcional, dos ecossistemas de água
6 doce e dos fatores controladores da regulação dessa fisiologia. Esse entendimento é
7 essencial para o manejo efetivo e abordagem de problemas práticos relacionados à
8 qualidade da água e a maneira pela qual a qualidade da água é influenciada pelas
9 mudanças induzidas pelo homem” (Wetzel 2001, p. 6).

10

11 A manutenção dos serviços ecossistêmicos que a natureza oferece depende
12 grandemente do equilíbrio e do funcionamento dos ecossistemas, sendo estes serviços, direta
13 ou indiretamente, relacionados à ciclagem global de matéria e energia. O papel dos
14 ecossistemas de água doce nesses ciclos globais tem sido historicamente negligenciado, mas a
15 despeito da pequena porção da superfície terrestre que ocupam (cerca de 3%), ambientes
16 aquáticos continentais apresentam alta intensidade de processos e, portanto, exercem um
17 importante papel nos ciclos globais (Downing 2010). Estimativas recentes do balanço de
18 carbono sugerem que subestimamos a importância dos ecossistemas aquáticos na emissão e
19 fixação de dióxido de carbono da atmosfera (Houghton 2007). Os ambientes de água doce
20 têm recebido cada vez mais atenção, devido ao reconhecimento destes como *hot spots* para o
21 processamento do carbono (Fig. 1). Devido ao fato dos ecossistemas aquáticos e terrestres
22 serem ligados pelo movimento de água e matéria através da bacia de drenagem (Wetzel
23 2001), lagos e rios recebem altas concentrações de matéria orgânica e nutrientes e, por isso,
24 são tão produtivos e também muito sensíveis a mudanças na paisagem (Williamson et al.
25 2008).



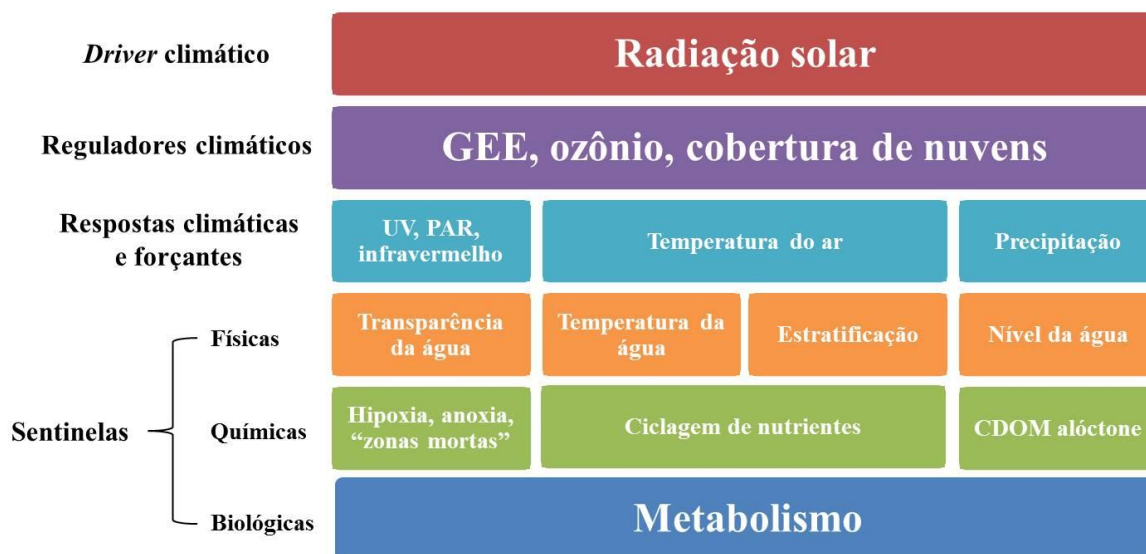
27

28 **Figura 1.** Esquema simplificado do papel dos sistemas aquáticos continentais no balanço
 29 global do carbono. Ambientes de água doce estocam carbono derivado do ambiente terrestre
 30 nos sedimentos e perdem CO₂ por emissão para a atmosfera além de transportá-lo para os
 31 oceanos. Os números estão em Gt C ano⁻¹. Fonte: Tranvik et al. 2009.

32

33 A entrada de nitrogênio e fósforo provenientes de áreas de agricultura, por exemplo,
 34 levam à eutrofização e degradação da qualidade da água, incluindo *bloom* de algas que podem
 35 afetar o fornecimento de água potável para a população humana, ou ainda, causar depleção de
 36 oxigênio levando a mortandade de peixes (Panosso et al. 2007). Mas não só as mudanças na
 37 bacia de drenagem afetam os ambientes aquáticos, como também mudanças na qualidade do
 38 ar e mudanças climáticas.

39 O aumento da concentração de dióxido de carbono (CO₂) na atmosfera, da temperatura
 40 do ar e da radiação solar incidente (ultravioleta, fotossinteticamente ativa e infravermelho) já
 41 é um fato incontestável. Este aumento terá um papel central na ecologia dos ecossistemas e
 42 das comunidades aquáticas e terrestres e também nos ciclos biogeoquímicos globais.
 43 Variações nas características físicas (nível, transparência e temperatura da água, estratificação
 44 térmica, espessura e duração da cobertura de gelo), químicas (matéria orgânica dissolvida,
 45 oxigênio, concentração de nutrientes) e biológicas (fenologia de organismos e processos) em
 46 resposta a essas mudanças poderão ser utilizadas como sentinelas (Fig. 2; Williamson et al.
 47 2009).



48

49 **Figura 2.** Diagrama dos lagos como sentinelas das mudanças climáticas mostrando os
 50 reguladores climáticos principais, as respostas e forçantes climáticas e algumas das muitas
 51 sentinelas físicas e químicas que podem ser quantificadas em lagos à medida que respondem
 52 as mudanças climáticas e como podem ser integradas ao metabolismo desses ambientes. GEE
 53 = gases de efeito estufa; UV = radiação ultravioleta; PAR = radiação fotossinteticamente
 54 ativa; CDOM = matéria orgânica dissolvida colorida. Adaptado de Williamson et al. 2009.

55

56 O metabolismo do ecossistema surge então como um processo agregador de várias
 57 dessas características físicas, químicas e biológicas. Lagos e rios consomem CO₂ e produzem
 58 oxigênio através da fotossíntese, revertendo esse processo através da respiração e fermentação
 59 do carbono orgânico. Esta produção e respiração são conjuntamente denominadas de
 60 metabolismo do ecossistema. Sendo assim, o metabolismo do ecossistema é diretamente
 61 influenciado pela concentração de nutrientes e carbono orgânico dissolvido na água (Hanson
 62 et al. 2003) e, em contrapartida é, em grande parte, responsável pela formação das zonas ricas
 63 e pobre em oxigênio nos lagos e reservatórios (Wetzel 2001). Além disso, como a maior parte
 64 do carbono respirado em muitos rios e lagos é de origem terrestre (Cole et al. 2006), o
 65 metabolismo está fortemente correlacionado a modificações na zona ripária de rios de

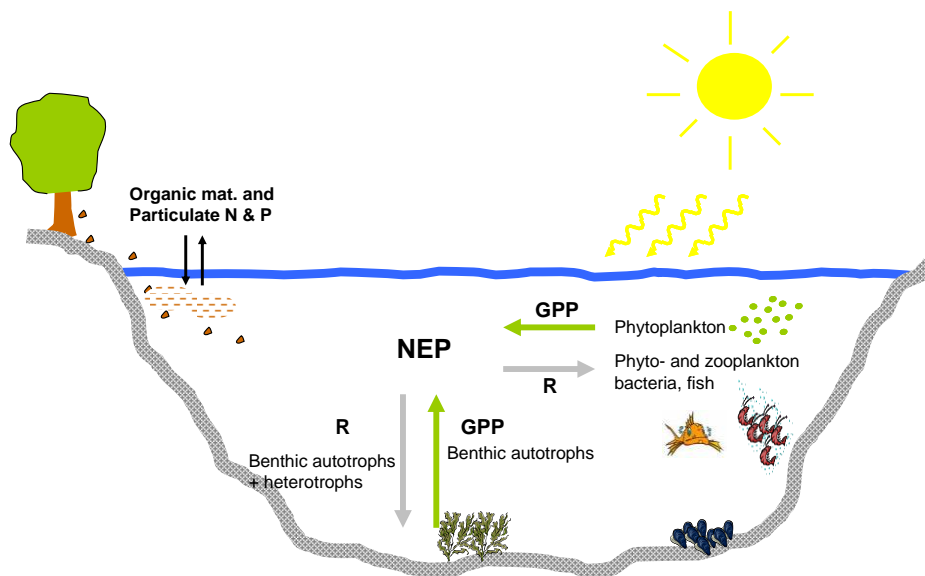
66 cabeceira (Silva-Junior et al. 2014). Consequentemente, o metabolismo de águas continentais
67 provê uma métrica fundamental de conectividade entre ecossistemas que responde a
68 distúrbios humanos e naturais, desde escalas locais, como mudanças na zona ripária, a
69 mudanças climáticas na escala global.

70 O metabolismo do ecossistema é constituído por dois processos básicos principais: a
71 conversão de energia luminosa em energia química através da fotossíntese, denominada
72 produção primária bruta (GPP) e a conversão da energia química em trabalho e calor pela
73 respiração (R; Monteith 1972), sendo o balanço entre produção e respiração conhecido como
74 produtividade primária líquida do ecossistema (NEP).

75 Uma variedade de técnicas tem sido utilizada para mensurar as taxas metabólicas em
76 ecossistemas aquáticos. Para lagos, o método mais comum é baseado nas mensurações da
77 variabilidade espacial e temporal de oxigênio dissolvido (OD) na água. O método apoia-se
78 sobre o fato de que mudanças nas concentrações de oxigênio refletem o balanço biológico
79 entre a fotossíntese dos produtores primários e a respiração do ecossistema, além das trocas
80 físicas de oxigênio na interface ar-água (Hanson et al. 2003). Dentre as metodologias
81 encontram-se as incubações em garrafas, que medem as mudanças dos componentes
82 metabólicos em um sistema fechado e os métodos de água livre que mensuram as mudanças
83 nos gases em um sistema aberto.

84 Incubações em garrafas estimam a produção primária pela mensuração das mudanças
85 do oxigênio dissolvido (Carignan et al. 2000) ou a absorção de C-14 (Del Giorgio & Peters
86 1994) que ocorre em uma amostra de volume conhecido e sob condições controladas de luz e
87 temperatura. Métodos de água livre estimam GPP e R pela mensuração *in situ* das
88 concentrações dos gases dissolvidos. Mudanças no OD podem ser utilizadas para revelar
89 taxas do metabolismo ecossistêmico em escalas de horas a dias (Fig. 3).

90



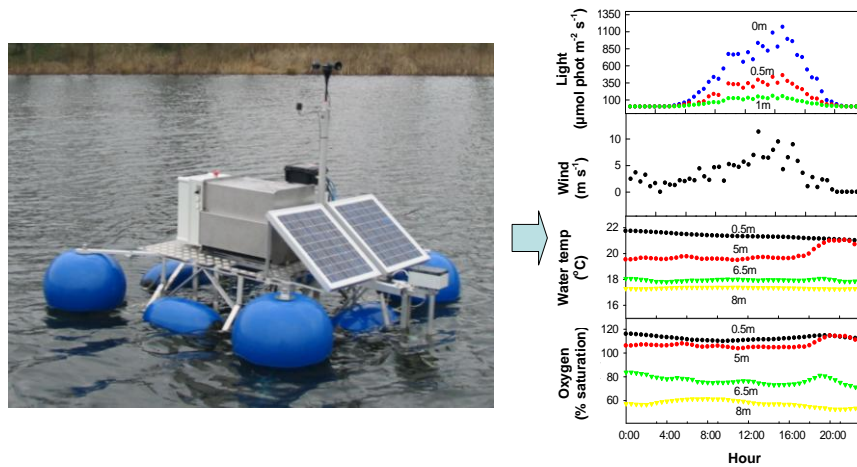
91

92 **Figura 3.** Medidas do metabolismo aquático usando métodos de água-livre. Descontado a
 93 troca de oxigênio entre água e atmosfera (F_{atm}), a taxa de aumento do oxigênio durante o dia
 94 reflete a taxa de produção primária bruta (GPP) menos a respiração do ecossistema (R),
 95 denominado produtividade líquida do ecossistema (NEP). Enquanto o decréscimo de oxigênio
 96 durante a noite reflete apenas a respiração ecossistêmica. Fonte: Staehr et al. 2010.

97

98 Desde que Odum, em 1956, introduziu o conceito e realizou as primeiras mensurações
 99 da produção primária e da respiração através das mudanças diárias nas concentrações de OD
 100 pelo método de água livre em um rio, vários avanços ocorreram nessa técnica e os métodos de
 101 obtenção de dados e estimativa de metabolismo foram refinados (Staehr et al. 2012). Por
 102 exemplo, o advento de equipamentos de preço acessível que continuamente e de maneira
 103 confiável mensuram, em alta frequência, gases dissolvidos na água, tais como O_2 e CO_2 .

104 Inovações tecnológicas promoveram melhorias substanciais no monitoramento de
 105 lagos, e assim disponibilizaram maiores detalhes em propriedades físicas, químicas e
 106 biológicas do ecossistema. O leque de diferentes sensores em sistemas automáticos remotos
 107 tornou possível seguir mudanças não só no oxigênio dissolvido, mas também em biomassa
 108 algal e propriedades físicas da água (Fig. 4).



110

111 **Figura 4.** Exemplo de um sistema de monitoramento implantado na Dinamarca. O sistema de
 112 guincho é conectado a uma sonda multiparâmetros que mede perfis de temperatura da água,
 113 oxigênio dissolvido, pH, condutividade e clorofila a cada 30 minutos. O sistema possui
 114 também uma série de sensores de luz subaquáticos e uma estação meteorológica medindo
 115 velocidade do vento, temperatura do ar e radiação de superfície. Cortesia de Peter Anton
 116 Staehr.

117

118 Segundo Williamson et al. (2008), uma rede de monitoramento remoto em escala
 119 global é necessária para compreender os impactos humanos nos ecossistemas terrestres e
 120 aquáticos e os serviços essenciais que esses ambientes prestam. Para tanto, essa rede deve
 121 abranger, de forma mais uniforme possível, os diversos tipos de ambientes em gradientes
 122 latitudinais, altitudinais e de condições ambientais. A riqueza de informações coletadas por
 123 esses sistemas aumenta fortemente nosso entendimento do funcionamento dos lagos e, de
 124 como estes, respondem às mudanças devido a eventos meteorológicos (Tsai et al. 2008, 2011)
 125 ou até mesmo episódios de contaminação (Kratz et al. 2006).

126

127 Uma revisão dos últimos 80 anos em pesquisas relacionadas à produção e respiração
 128 de ecossistemas aquáticos mostrou que o conhecimento atual é dominado (80%) por estudos
 em ambientes temperados do hemisfério norte (Staehr et al. 2012). Esse desequilíbrio pode

129 influenciar nosso entendimento do controle ambiental do processamento de carbono em lagos,
130 com a probabilidade de interpretações errôneas e baixa habilidade de prever as respostas de
131 uma grande proporção dos lagos do mundo. Amostragens aleatórias em mapas sugerem que
132 mais de 10% dos lagos são tropicais (Lewis 1996). Além disso, os sistemas aquáticos
133 tropicais apresentam diferenças fundamentais dos ecossistemas temperados o que pode causar
134 respostas inesperadas de indicadores funcionais aos impactos em ambientes tropicais (Silva-
135 Junior et al. 2014).

136 O principal fator ambiental de diferença ao longo de um gradiente latitudinal é a
137 radiação. No entanto, a diferença entre a radiação solar nos trópicos e em latitudes moderadas
138 não é significativa no total anual, mas sim, na irradiação mínima mensal que é mais alta nos
139 trópicos do que nos ambientes temperados (Lewis 1996). Essa diferença na irradiância
140 mínima mensal leva a temperaturas do ar mínimas mais elevadas nos trópicos, que, por sua
141 vez, levam a maior temperatura média da coluna d'água de ambientes lênticos tropicais e
142 tornam menor a diferença de temperatura entre a superfície e o fundo desses ambientes
143 (Lewis 1996). Dessa forma, lagos tropicais de profundidade moderada a grande tendem a ter
144 uma estratificação sazonalmente persistente, porém menos estável que a de lagos temperados.
145 Ou seja, lagos tropicais, de maneira geral, apresentam maior variabilidade intersazonal da
146 espessura da camada de mistura o que leva a uma taxa mais alta de entrada de nutrientes nesta
147 camada devido a troca vertical de massas de água (Lewis 2010). De fato, foi demonstrado que
148 em lagos tropicais profundos o suficiente para estratificar termicamente, o processo principal
149 de suprimento de nutrientes é proveniente de estoques do hipolímnio (Sarmiento et al. 2013).

150 Além das diferenças no ambiente físico e químico, ao longo do gradiente latitudinal,
151 temperaturas anuais mais elevadas nos trópicos possivelmente contribuem para maior
152 intensidade dos processos metabólicos e, portanto, a magnitude das respostas desses
153 processos a mudanças na disponibilidade de recursos ou condições pode ser substancialmente

154 superior, o que resulta em maior variabilidade espacial e temporal em lagos tropicais (Marotta
155 et al. 2012).

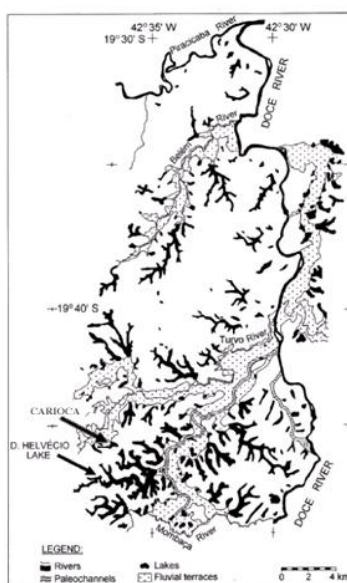
156 Nesse contexto, a utilização de sensores de alta frequência em ambientes aquáticos
157 tropicais leva a uma série de novas questões. O presente trabalho foca em algumas dessas
158 questões emergentes: como a dinâmica da estrutura térmica de dois lagos tropicais varia ao
159 longo do tempo e quais os efeitos da variação da taxa de pluviosidade nessa dinâmica? De que
160 maneira os modelos para estimativa do metabolismo ecossistêmico interferem na
161 interpretação dos sinais de oxigênio dissolvido? Quais os principais fatores reguladores da
162 variação temporal do metabolismo em dois lagos tropicais?

163

164

165 **ÁREA DE ESTUDO**

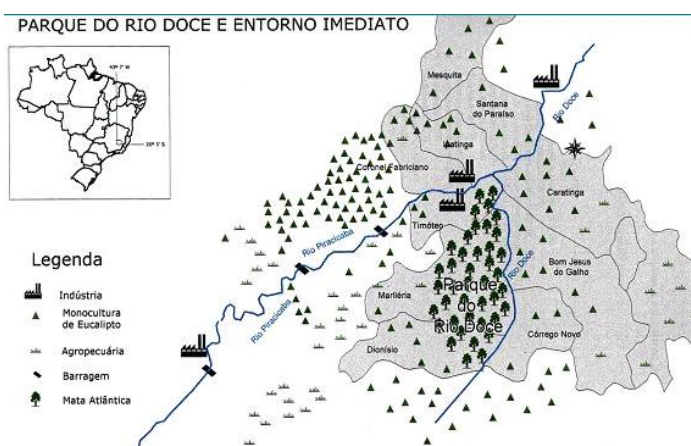
166 A bacia hidrográfica do Rio Doce abrange uma área de 83.400 km² distribuída entre os
167 estados de Minas Gerais (86%) e Espírito Santo (14%) (<http://www.cbhdoce.org.br/>). A parte
168 mineira da bacia do rio Doce estende-se pelas porções leste e sul do estado, sendo que na
169 porção leste encontra-se um extenso complexo lacustre conhecido como Sistema Lacustre do
170 Médio Rio Doce. A área é geomorfologicamente parte da Depressão Interplanáltica do Vale
171 do Médio Rio Doce e representa uma área de depressão de 200 km de comprimento e 50 km
172 de largura, cuja morfologia é caracterizada por planícies montanhosas com altitudes entre 200
173 m e 500 m. Esta zona é marcada por vales e lagos barrados no período Quaternário por cerca
174 de 20 km de largura e 80 km de comprimento. Estes lagos têm dimensões irregulares e suas
175 formas digitadas ou dendríticas confirmam sua origem associada ao enchimento de vales de
176 antigos tributários (Fig. 5; Mello et al. 1999).



178 **Figura 5.** Mapa das formas aluviais e corpos lacustres na área de maior concentração de lagos
179 no vale do Médio Rio Doce. Observe o cordão de corpos lacustres associados a paleocanais e
180 vales alagados. As setas indicam a localização dos lagos Carioca e Dom Helvécio. Fonte:
181 Mello et al. 1999.

182 Aproximadamente 50 dos lagos do sistema lacustre do Médio Rio Doce (cerca de 200
183 lagos no total) estão protegidas dentro do Parque Estadual do Rio Doce (PERD, 19°29'24"-
184 19°48'18"S, 42°28'18"-42°38'30"O), o maior remanescente contínuo de Mata Atlântica do
185 estado de Minas Gerais (cerca de 36.000 ha), reconhecido como Área Úmida de Importância
186 Internacional, após sua inclusão entre os sítios de Ramsar em dezembro de 2009 (Barros et al.
187 2013). Os demais ambientes encontram-se predominantemente em áreas de plantação de
188 *Eucalyptus* spp (Fig. 6).

189



190

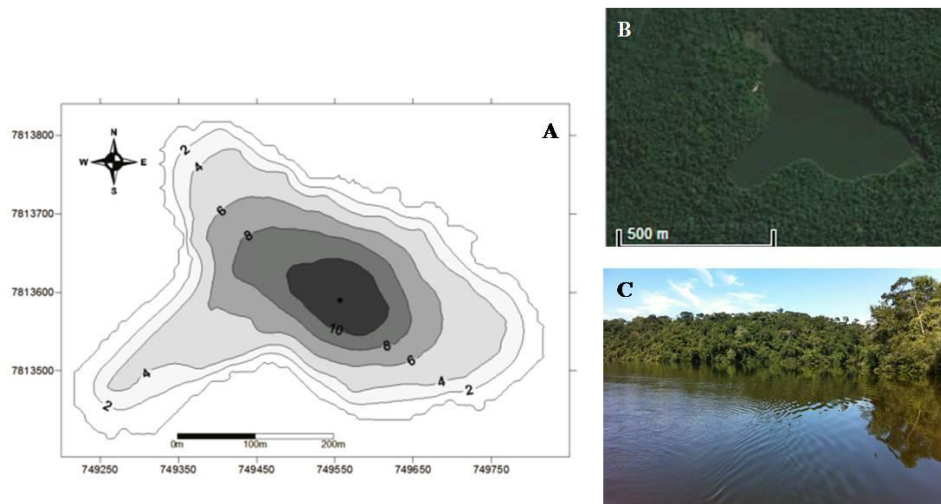
191 **Figura 6.** Bacia do rio Doce e principais afluentes no entorno do Parque Estadual do Rio
192 Doce (PERD). Fonte: http://ecologia.icb.ufmg.br/~rpcoelho/RioDoce/website/a_estudos.htm

193

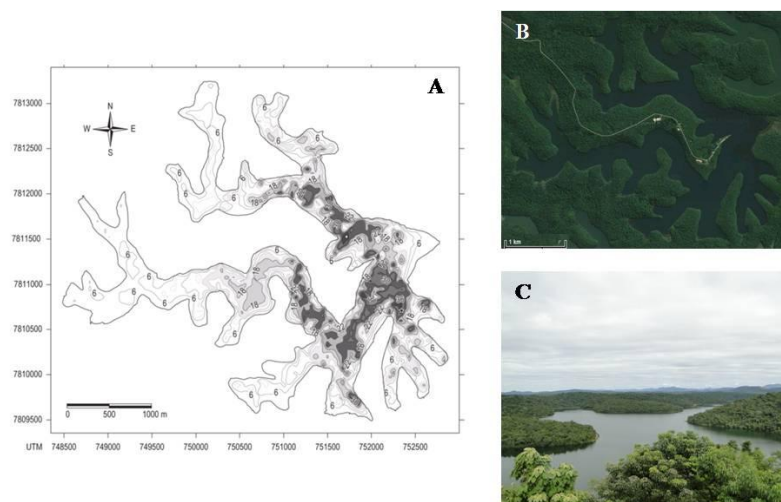
194 O clima da região é definido como tropical semi-úmido, de marcada sazonalidade com
195 um período caracterizado por baixas temperaturas e baixa pluviosidade (maio a agosto) e um
196 outro período caracterizado por altas temperaturas e alta pluviosidade (setembro a abril). As
197 temperaturas ficam em torno de 25°C, sendo seus limites entre 15°C e 30°C
198 (<http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=bdmep/bdmep>).

199 O presente trabalho foi realizado em dois lagos deste importante complexo,
200 localizados dentro dos limites do Parque Estadual do Rio Doce, os lagos Carioca e Dom
201 Helvécio (DH; Fig. 5). A Lagoa Carioca é um lago pequeno, raso e mesotrófico, com curto

202 período de circulação durante o inverno (Fig. 7, Tabela 1). O DH é o maior e mais profundo
203 lago do Médio Rio Doce e o lago natural mais profundo do Brasil, também com curto período
204 de circulação no inverno (Fig. 8, Tabela 2). Nos últimos 30 anos, mudanças decorrentes de
205 forças climáticas e de causas antropogênicas fizeram com que o lago mudasse de oligotrófico
206 para oligo-mestrófico (Maia-Barbosa et al. 2010).



207
208 **Figura 7.** Lagoa Carioca, Parque Estadual do Rio Doce. A) Mapa batimétrico, ponto indica
209 local de profundidade máxima (11,8 m; Bezerra-Neto et al. 2010); B) imagem de satélite; C)
210 foto de uma das margens da lagoa em maio de 2011.



211
212 **Figura 8.** Lago Dom Helvécio, Parque Estadual do Rio Doce. A) Mapa batimétrico (Fonte:
213 Bezerra-Neto & Pinto-Coelho 2008); B) imagem de satélite; C) foto da lagoa em maio de
214 2011.

215 **Tabela 1.** Parâmetros físicos e químicos da Lagoa Carioca, Parque Estadual do Rio Doce,
 216 MG. K_d – coeficiente de atenuação da luz, com base na radiação fotossinteticamente ativa; Temp -
 217 Temperatura da água no momento da mensuração da alcalinidade; Alcal. – alcalinidade; Chl-a –
 218 concentração de clorofila-a corrigida para feofitina; TP e TN – concentração de fósforo e nitrogênio
 219 total, respectivamente; DOC - carbono orgânico dissolvido; CDOM – matéria orgânica dissolvida
 220 colorida; NA – dado não disponível; n.d. – não detectado pelo método. Amostras de água coletadas a
 221 0,5 m de profundidade entre 09:00 e 16:00.

		Altitude: 268 m		S 19° 45.44'					
				O 42° 37.11'					
Data	K_d	Temp	pH	Alcal.	Chl-a	TP	TN	DOC	CDOM
		(°C)			(µg/l)	(µg/l)	(µg/l)	(ppm)	(a252 nm)
28/04/11	1,13	NA	7,01	0,23	3,46	19,44	368,80	8,92	22,52
27/05/11	1,29	23,80	6,63	0,27	9,00	19,39	660,80	9,45	13,08
22/06/11	1,09	24,60	7,30	0,27	2,77	10,59	569,80	8,10	17,87
29/07/11	1,08	23,80	6,60	0,36	11,08	15,12	488,90	1,65	18,16
27/08/11	1,13	27,00	7,18	0,26	2,77	21,42	431,90	8,92	15,84
21/09/11	1,46	15,50	7,41	0,29	4,85	26,29	441,90	23,52	35,74
28/10/11	1,11	28,70	7,01	0,24	11,08	18,51	363,00	10,72	13,71
26/11/11	1,19	25,50	7,00	0,32	1,39	8,93	383,60	6,54	12,61
17/12/11	0,57	24,80	6,82	0,22	2,08	15,92	293,90	7,12	15,68
22/01/12	1,00	29,20	7,00	0,19	9,00	6,02	265,40	7,13	18,12
10/02/12	1,14	29,90	6,88	0,24	3,88	5,60	246,10	5,42	15,84
24/03/12	0,71	30,50	6,45	0,22	3,60	6,11	264,50	5,67	14,16
29/04/12	1,33	27,10	6,40	0,22	3,88	13,98	325,30	5,59	13,89
21/05/12	1,01	24,70	6,40	0,26	16,62	6,02	420,50	5,23	14,00
27/06/12	1,19	23,30	6,60	0,27	16,62	11,66	684,80	4,82	14,17
26/07/12	0,84	23,60	6,90	0,27	10,80	16,52	513,10	5,47	15,46
14/08/12	0,77	22,20	7,24	0,24	15,93	10,69	432,70	2,65	9,95
17/09/12	0,90	27,10	7,53	0,24	6,93	11,20	442,90	3,90	12,47
30/10/12	1,01	30,50	6,85	0,23	n.d.	19,00	359,90	3,36	11,45
27/11/12	1,11	25,60	6,70	0,25	9,70	14,57	344,50	3,88	10,59
19/12/12	0,95	30,70	7,10	0,20	n.d.	NA	248,10	3,49	10,81

222

223

224

225 **Tabela 2.** Parâmetros físicos e químicos do Lago Dom Helvécio, Parque Estadual do Rio
 226 Doce, MG. K_d – coeficiente de atenuação da luz, com base na radiação fotossinteticamente ativa;
 227 Temp - Temperatura da água no momento da mensuração da alcalinidade; Alcal. – alcalinidade; Chl-a
 228 – concentração de clorofila-a corrigida para feofitina; TP e TN – concentração de fósforo e nitrogênio
 229 total, respectivamente; DOC - carbono orgânico dissolvido; CDOM – matéria orgânica dissolvida
 230 colorida; NA – dado não disponível; n.d. – não detectado pelo método. Amostras de água coletadas a
 231 0,5 m de profundidade entre 09:00 e 16:00.

Altitude: 255 m		S 19° 46.94'							
		W 42° 35.48'							
Data	K_d	Temp	pH	Alcal.	Chl-a	TP	TN	DOC	CDOM
		(°C)		(meq/l)	(µg/l)	(µg/l)	(µg/l)	(ppm)	(a252 nm)
28/04/11	0,61	NA	7,15	0,41	n.d.	5,50	433,50	5,85	8,38
27/05/11	0,79	24,70	7,05	0,33	n.d.	4,58	275,40	15,26	NA
22/06/11	0,70	23,20	6,80	0,40	1,66	6,85	470,00	11,20	7,68
29/07/11	0,66	23,80	6,85	0,36	3,88	10,46	688,20	8,34	12,01
27/08/11	1,18	26,20	7,48	0,37	4,99	10,65	508,20	6,45	8,46
21/09/11	1,14	15,60	7,06	0,39	6,65	10,78	695,30	8,68	8,15
28/10/11	0,54	27,10	7,03	0,43	6,09	8,52	398,90	6,96	6,25
26/11/11	0,37	25,60	7,20	0,33	0,55	12,77	386,20	6,05	7,17
17/12/11	0,42	25,20	7,43	0,30	0,55	10,55	232,70	7,33	7,49
22/01/12	0,67	30,10	7,10	0,28	4,16	7,17	244,50	5,37	10,10
10/02/12	0,58	29,90	7,20	0,32	1,66	6,71	359,60	5,19	8,45
24/03/12	0,49	29,30	6,70	0,29	4,43	6,90	343,20	4,61	8,44
29/04/12	0,48	29,00	7,00	0,28	4,99	7,68	229,30	4,88	8,26
21/05/12	0,78	25,10	6,60	0,29	8,31	9,21	292,20	4,62	8,15
27/06/12	0,83	23,50	6,80	0,30	8,03	5,50	374,80	4,92	9,27
26/07/12	1,12	24,00	7,08	0,34	6,37	7,77	412,00	3,19	7,29
14/08/12	0,72	22,90	7,58	0,35	8,86	5,97	380,90	2,38	6,26
17/09/12	0,61	28,10	7,77	0,31	n.d.	4,63	328,20	4,50	7,68
30/10/12	0,68	30,50	7,65	0,28	2,77	5,65	320,10	1,97	7,02
27/11/12	1,10	26,20	7,30	0,30	2,22	9,07	330,80	2,08	6,31
19/12/12	0,44	29,60	7,50	0,33	n.d.	NA	268,80	1,54	6,83

232

233

234

235

236 **OBJETIVOS**

237 *Objetivo geral*

238 Estudar a dinâmica do metabolismo e da estrutura térmica de lagos tropicais, através
239 do uso de sensores de alta frequência automatizados.

240

241 *Objetivos específicos*

242 - Investigar a dinâmica da estrutura térmica de dois lagos tropicais, Lagoa Carioca e
243 Dom Helvécio (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil), através do uso de sensores de alta
244 frequência, e avaliar como alguns fatores climáticos (i.e temperatura, pluviosidade,
245 velocidade do vento e radiação) podem afetar essa dinâmica.

246 - Avaliar as técnicas de modelagem do metabolismo de ecossistemas a partir de curvas
247 diárias de oxigênio dissolvido em lagos.

248 - Entender a dinâmica temporal do metabolismo na camada de mistura de dois lagos
249 tropicais, Lagoa Carioca e Dom Helvécio (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil).

250 - Analisar a influência de fatores limnológicos como moduladores da produção
251 primária bruta, da respiração ecossistêmica e da produtividade primária líquida do
252 ecossistema na camada de mistura dos lagos Carioca e Dom Helvécio.

253

254

255

256

257

258

259

260

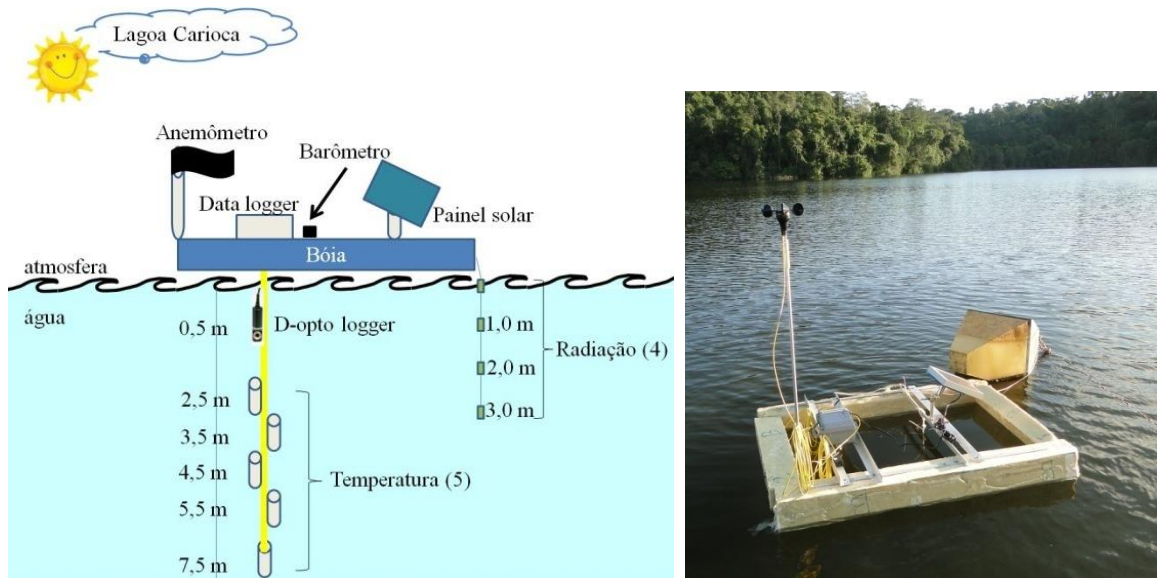
261 **MATERIAIS E MÉTODOS**

262 ***Boias de monitoramento***

263 Duas boias de monitoramento foram instaladas nas regiões centrais e mais profundas
264 dos lagos Carioca e Dom Helvécio, no ponto de monitoramento do programa de Pesquisas
265 Ecológicas de Longa Duração (PELD/CNPq – sítio 4).

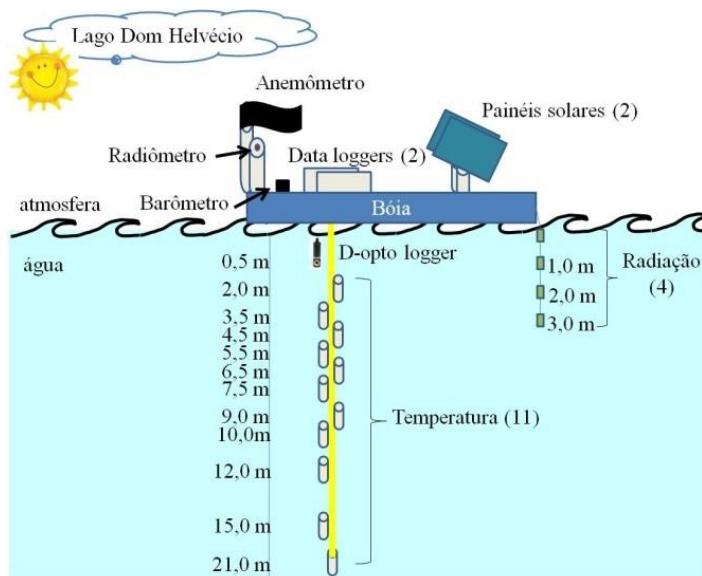
266 Cada boia foi equipada com: 1 sensor de pressão barométrica (WE100; Global
267 Water®); 1 sensor de velocidade do vento a 1 m da superfície (WE550; Global Water®); 1
268 sensor de radiação solar (apenas na DH; WE300; Global Water®); 1 sensor de oxigênio e
269 temperatura a 0,5 m de profundidade (D-OptoLogger; Zebra-Tech Ltd.); 4 sensores de
270 radiação subaquática (HOBO®UA-002); cadeia de sensores de temperatura da água (WQ101;
271 Global Water®); painel solar (SP102; Global Water®); e data-loggers para armazenamento dos
272 dados (GL500-7-2; Global Water®). A quantidade, o tipo e a disposição dos sensores em cada
273 uma das boias podem ser vistos nas figuras 9 e 10.

274



275

276 **Figura 9.** Desenho esquemático e foto da boia instalada na Lagoa Carioca, Parque Estadual
277 do Rio Doce, Minas Gerais.



278

279 **Figura 10.** Desenho esquemático e fotos da boia instalada no Lago Dom Helvécio, Parque
 280 Estadual do Rio Doce, Minas Gerais.

281

282 Os equipamentos foram programados para coletar dados a cada 15 minutos e
 283 mensalmente os dados eram descarregados em um computador portátil, quando também era
 284 feita a limpeza dos equipamentos e a conferência/troca de baterias.

285

286 *Análises físicas e químicas*

287 Amostras de água da subsuperfície (0,5 m) foram coletadas mensalmente, entre abril
 288 de 2011 a janeiro de 2012, para análises de clorofila-a (Chl-a), fósforo total (TP), ortofosfato
 289 (PO_4^{-3}), nitrogênio total (TN), nitrato (NO_3^-), nitrito (NO_2^-), amônia (NH_3), silicato (SiO_3^{-2}),
 290 sólidos totais em suspensão (TSS), carbono orgânico dissolvido (DOC) e matéria orgânica
 291 colorida dissolvida (CDOM). Também foram realizados perfis verticais com a sonda
 292 multiparâmetros Hydrolab[®], obtendo dados das seguintes variáveis: oxigênio dissolvido
 293 (saturação e concentração), temperatura, pH, turbidez, salinidade e condutividade.

294 As amostras de água foram levadas para o laboratório, onde foram feitas medidas de
 295 alcalinidade e pH em até duas horas após a coleta. Para as análises de nutrientes totais (TN e

296 TP), separou-se uma alíquota não filtrada e para os nutrientes dissolvidos (nitrato, nitrito,
297 amônia, ortofosfato e silicato), separou-se uma fração de amostra filtrada (filtro GF/C), ambas
298 foram conservadas congeladas até a análise. O filtro foi guardado em papel alumínio em um
299 pote com sílica em freezer para análise de clorofila-a corrigida para feofitina, estimada através
300 do método de extração em acetona 90% adaptado de APHA (2005). As concentrações de
301 fósforo total foram estimadas de acordo com Mackereth et al. (1978) e as de nitrogênio total
302 foram estimadas pelo equipamento TOC-5000A (Shimadzu).

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

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

311 O espectro de absorção de CDOM foi obtido usando o espectrofotômetro UV-1700
312 (Shimadzu). A leitura foi feita de 700 nm até 250 nm em intervalos de 1 nm, em cubeta de
313 quartzo de 5 cm e água Milli-Q como referência. Os coeficientes de absorção foram
314 calculados de acordo com a seguinte equação:

$$315 \quad a_{\text{CDOM}}(\lambda) = 2.303 \times A / L$$

316 onde A é a absorbância em determinado comprimento de onda (λ) e L é o passo ótico da
317 cuveta em metros.

318 O coeficiente de absorção a 700 nm foi subtraído do espectro para a correção de ruídos
319 de fundo e a concentração de CDOM foi determinada como o coeficiente de absorção a 272
320 nm (Bracchini et al. 2004).

321 *Clima ótico subaquático*

322 Dados do clima ótico subaquático foram coletados mensalmente na faixa da radiação
323 fotossinteticamente ativa (PAR; 400-700 nm) utilizando radiômetro LiCor (mod. Li-193SA). A
324 partir de abril de 2012, foram instalados quatro sensores de intensidade de luz subaquáticos
325 em cada lago (Fig. 9 e 10), coletando dados a cada 15 minutos. Os dados de intensidade de
326 luz (lux) foram convertidos para PAR ($\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) multiplicando por 0,018 de acordo
327 com Sager & McFarlane (1997).

328 O coeficiente de atenuação difusa da luz para o PAR, K_d (m^{-1}) foi calculado pela
329 regressão linear entre logaritmo na base 10 dos valores de irradiância e a profundidade, onde
330 K_d igual à inclinação da reta. Valores de K_d de regressões em que $R^2 < 0,8$ foram excluídos
331 das análises. Posteriormente, os valores de K_d estimados com os sensores de luz subaquáticos
332 foram comparados com os estimados pelo radiômetro LiCor (mod. Li-193SA) para averiguar
333 necessidade de correções.

334 A radiação solar medida na superfície (400-1100 nm; W m^{-2}) foi convertida para PAR
335 ($\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) multiplicando por 2,081 de acordo com Oliveira (2010). Os valores de
336 radiação de superfície foram medidos apenas no Lago DH e considerados iguais na Lagoa
337 Carioca, uma vez que as boias dos dois lagos encontravam-se a menos de 2 km de distância
338 em linha reta.

339 Valores de disponibilidade média de luz na coluna d'água (E_{mean} ; $\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
340 foram calculados de acordo com Staehr & Sand-Jensen (2007):

341

$$E_{\text{mean}} = \frac{E_0 \times (1 - B) \times (1 - e^{-K_d Z_{\text{mix}}})}{(K_d Z_{\text{mix}})}$$

342 Onde E_0 é a radiação que chega à superfície do lago ($\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$); B é uma constante
343 para dispersão e reflexão da superfície, considerada 0,1; K_d é o coeficiente de atenuação da
344 luz (m^{-1}) e Z_{mix} é a profundidade da camada de mistura em metros.

345 Os valores de E_0 e E_{mean} em mol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ foram transformados para taxas diárias
346 (mol fótons $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$), multiplicando a média do valor do dia pelo número de segundos em 24
347 horas (86400 s). Para a média do dia foram utilizados apenas os valores entre 10:00 e 14:00
348 devido aos efeitos da inclinação do Sol no cálculo do K_d .

349

350 *Análises de qualidade dos dados de alta frequência*

351 Os dados coletados pelos sensores de alta frequência passaram por uma verificação de
352 qualidade antes de serem utilizados para as análises posteriores. Essa análise de qualidade dos
353 dados foi feita com o auxílio do *software* gratuito B3
354 (<http://www.lernz.co.nz/images/NZFSS%202012/Chris%20McBride%20NZFSS%202012%20Poster.pdf>). Após a importação dos dados pelo programa, realizou-se a busca por *outliers*,
355 estabelecendo um valor mínimo e máximo para cada sensor e também através de média
356 móvel, que busca verificar valores extremos em comparação com a série de dados. Os *outliers*
357 ocorreram principalmente nos dias de limpeza dos sensores e devido à falta de bateria, eles
358 foram deletados e foi feita uma interpolação dos dados faltantes. A interpolação só foi
359 executada quando o período sem dados não excedia mais de algumas horas.

361 Os dados de oxigênio dissolvido passaram por uma correção devido ao *fouling*. Para
362 tanto, foram feitas 3 calibrações durante e uma ao final do período de estudo. Nessas
363 calibrações, os sensores eram colocados em água saturada de oxigênio (100%; uso de aerador)
364 por 30 minutos. Considerou-se então que a diferença entre as medidas dos sensores e o valor
365 real (100%) aumentou linearmente desde o dia de implantação do sensor até o dia da
366 calibração e os dados eram corrigidos ao longo do tempo a partir dessa diferença.

367 Para a verificação de qualidade dos dados de temperatura, os sensores de todas as
368 profundidades foram plotados no mesmo gráfico para averiguar os sensores e os períodos que
369 apresentavam problemas. As calibrações foram realizadas em setembro de 2012 e ao final do

370 período de estudo. Nessas calibrações, todos os sensores foram colocados no mesmo
371 recipiente e coletaram dados a cada minuto durante 30 minutos em água aquecida
372 (aproximadamente 50°C), 30 minutos em água a temperatura ambiente (aproximadamente
373 28°C) e 30 minutos em água com gelo (aproximadamente 4°C). Os dados de sensores que
374 apresentaram diferenças foram corrigidos através de análise de regressão entre temperatura
375 dos sensores que funcionavam corretamente e temperatura do sensor com problema. A
376 equação da reta obtida na regressão foi utilizada para a correção dos dados no *software* B3.
377 Para a verificação da correção, plotou-se novamente os dados dos sensores nas diversas
378 profundidades e também os dados coletados mensalmente com a sonda Hydrolab[®].

379 Para a análise de qualidade dos dados de radiação subaquática, procedeu-se de forma
380 semelhante aos dados de temperatura, os dados dos sensores em diferentes profundidades
381 foram plotados ao mesmo tempo para averiguar quando e quais sensores apresentavam
382 problemas. Sombras feitas no sensor de subsuperfície podiam ser notadas nos períodos do
383 amanhecer e entardecer, uma vez que os valores de luz na subsuperfície nesses horários
384 ficavam abaixo dos valores a 1 m de profundidade. Os dados dos sensores com valores
385 anormais foram excluídos.

386

387 ***Estimativas do metabolismo***

388 O metabolismo foi calculado usando a abordagem de modelagem inversa (*inverse*
389 *modelling approach*; IMA), na qual os valores de oxigênio dissolvido são estimados a partir
390 de uma série de equações, em que estão presentes parâmetros livres que são ajustados através
391 de algoritmos de otimização. Esses algoritmos selecionam o conjunto de valores dos
392 parâmetros que resulta em um menor erro quadrado entre os valores estimados e os valores
393 observados de oxigênio dissolvido. O algoritmo de otimização utilizado foi a função “optim”
394 do pacote básico de estatística do programa R (“stats”, R Development Core Team 2009).

395 A variação do oxigênio dissolvido (OD) foi considerada como resultante da produção
396 primária bruta (GPP), da respiração (R) e do fluxo para a atmosfera (F):

$$397 \quad OD_{t+1} = OD_t + GPP - R - F$$

398 Onde OD_t e OD_{t+1} é a concentração de oxigênio dissolvido no tempo t e $t+1$ respectivamente.

399 O fluxo com a atmosfera foi calculado de acordo com Staehr et al. (2010):

$$400 \quad F = k (OD_{meas} - OD_{sat})/Z_{mix}$$

401 Onde k é o coeficiente de troca gasosa de oxigênio a uma dada temperatura, OD_{meas} é a
402 concentração de oxigênio dissolvido mensurado, OD_{sat} é a concentração de oxigênio em
403 equilíbrio com a atmosfera e Z_{mix} é a profundidade da camada de mistura.

404 Várias equações foram utilizadas para o cálculo de GPP, R e k . A descrição detalhada
405 de cada uma delas encontra-se nos capítulos 2 e 3.

406 As estimativas da profundidade da camada de mistura (Z_{mix}) foram determinadas a
407 cada intervalo de 15 minutos através das medições contínuas de temperatura na coluna
408 d'água. Para esse cálculo, foi utilizado o programa Lake Analyzer, que realiza uma
409 interpolação dos gradientes de densidade com base nas localizações discretas dos termistores
410 (Read et al. 2011).

411

412 ***Estatística***

413 As análises de correlação de Spearman, de regressão linear simples e múltiplas e de
414 modelos lineares generalizados (GLM) foram executadas usando o pacote básico de
415 estatística do R (“stats”, R Development Core Team 2009).

416 As análises de variância em categorias (ANOVA) e para amostras repetidas de
417 Friedman bem como teste de Tukey foram realizados no *software* SigmaPlot 12.0 (Systat
418 Software Inc.).

419 Detalhes das análises estatística são apresentados em cada capítulo.

CAPÍTULO 1

Variação da estrutura térmica de dois lagos tropicais em diferentes regimes de chuva

RESUMO: As mudanças climáticas têm sido relacionadas com aumento da temperatura do ar e mudanças nos regimes de chuva, o que pode acarretar mudanças na dinâmica sazonal de mistura e estratificação de lagos e reservatórios com sérias conseqüências para os serviços ecossistêmicos fornecidos por estes ambientes. Dados de bóias de monitoramento contínuo instaladas nos lagos Dom Helvécio (DH) e Carioca (Minas Gerai, Brasil) de maio de 2011 a dezembro de 2012 foram utilizados para comparar a estrutura térmica dos lagos entre dois anos com índices de pluviosidade muito discrepantes entre si. Em 2011, a precipitação foi aproximadamente 5 vezes maior que em 2012 e a temperatura do ar foi em média 0,5°C mais elevada em 2012. Um aumento da temperatura da água foi notado até nas camadas mais profundas e, à mesma profundidade, mais pronunciadamente no lago DH. O aumento da temperatura foi seguido de uma diminuição na profundidade da termoclina no lago DH, maior e mais profundo (2011 – 14,9 m; 2012 – 11,1 m; média de maio a dezembro), e um aprofundamento desta no lago menor e mais raso, Carioca (2011 – 5,6 m; 2012 – 6,6 m; média de maio a dezembro). Em relação ao período de mistura total da coluna d'água, este foi mais longo em 2012 na Lagoa Carioca (2011 – 85 dias; 2012 – 113 dias) e mais curto no DH (2011 – 89 dias; 2012 – 51 dias). A maior sensibilidade do DH evidencia que a morfometria, transparência e concentração de carbono orgânico dissolvido do lago devem ser considerados para prever os efeitos das mudanças climáticas em ecossistemas aquáticos.

Palavras-chave: termoclina, estratificação, lagos tropicais, mudanças climáticas

445 **INTRODUÇÃO**

446 Devido ao fenômeno físico da dilatação térmica, a diferença de temperatura entre
447 massas de água leva a um gradiente de densidade em uma região de alta mudança na
448 temperatura denominada metalímnio. Esse gradiente de densidade divide a coluna d'água em
449 uma região bem misturada acima do metalímnio, o epilímnio, e em uma região mais
450 profunda, o hipolímnio. O epilímnio sofre maior influência do vento e das mudanças de
451 temperatura do ar, é geralmente pobre em nutrientes e rico em luz. Já o hipolímnio,
452 geralmente rico em nutrientes e limitado por luz, é uma região mais estática e como as trocas
453 gasosas estão restringidas pela estratificação é muitas vezes anóxico e rico em carbono
454 dissolvido (Wetzel 2001). Uma vez que, essa divisão da coluna desempenha um importante
455 controle do fluxo vertical de matéria dissolvida e particulada, ela tem grande influência na
456 distribuição dos organismos e na espacialização de processos físicos, químicos e biológicos
457 na coluna d'água (Read et al. 2011).

458 A estratificação térmica varia de acordo com as mudanças na temperatura do ar, na
459 radiação solar, no regime de chuvas e nos padrões de velocidade e direção do vento
460 (Monismith & MacIntyre 2009). Logo, os corpos d'água podem vivenciar períodos de
461 estratificação térmica e períodos de mistura, nos quais há quase homogeneidade entre as suas
462 camadas. Nestes últimos, os mecanismos de mistura, tais como o vento e a convecção, se
463 sobressaem à estabilidade gerada pelo aquecimento das águas superficiais. Usualmente, o
464 vento é a origem da mistura por turbulência, transferindo aproximadamente 3% de sua energia
465 para o epilímnio, causando quebra de ondas e cisalhamento nas camadas mais superficiais da
466 coluna d'água (Wüest & Lorke 2009).

467 De acordo com o padrão sazonal de mistura/estratificação, os lagos podem ser
468 classificados em polimíticos (com mais de um evento de mistura por ano, geralmente lagos
469 rasos), monomíticos (com apenas um período de mistura por ano), meromíticos (mistura

470 apenas parcial da coluna d'água), entre outros (Wetzel 2001). Lagos tropicais mais profundos,
471 em geral, são monomíticos e apresentam apenas um período de mistura total da coluna d'água
472 durante o inverno, quando a água superficial resfria e os ventos são mais intensos (Henry
473 1995). Quando o evento de mistura ocorre, o material que estava depositado no hipolímnio
474 torna-se disponível para os organismos presentes no restante da coluna e isso pode levar a um
475 aumento da produção primária e da abundância fitoplanctônica, devido a liberação de
476 nutrientes (Lohrenz et al. 1999), a um incremento da respiração, devido ao aumento de
477 matéria orgânica dissolvida (Cole et al. 2000), e também a uma diminuição da transparência
478 da água e da concentração de oxigênio por um período curto após a mistura (Lamont et al.
479 2004).

480 Uma vez que a dinâmica da estrutura térmica do lago é fortemente influenciada por
481 fatores climáticos, é de se esperar que mudanças climáticas sejam rapidamente seguidas de
482 mudanças nos padrões de estratificação e mistura dos corpos d'água. Espera-se que o
483 aquecimento leve a períodos mais longos de estratificação térmica, com temperatura
484 superficial mais elevada, aumentando a extensão das camadas com baixa concentração de
485 oxigênio, interferindo na ciclagem dos nutrientes e até mesmo na dinâmica das cadeias
486 tróficas (Williamson et al. 2009). Dados que indicam efeitos do aquecimento global na
487 estrutura térmica dos lagos têm sido observados em diferentes regiões do globo terrestre. Em
488 um pequeno lago no Ártico, temperaturas mais elevadas levaram a um aumento da
489 estabilidade térmica e a uma diminuição dos eventos de mistura (MacIntyre et al. 2009). Já no
490 lago subtropical Kinneret, norte de Israel, a diminuição na temperatura média do ar durante o
491 inverno levou a uma diminuição da profundidade da termoclina e a um aumento do período
492 de estratificação térmica, acompanhadas pelo aumento da concentração de fósforo no
493 hipolímnio e da abundância de fitoplâncton nos anos subsequentes (Hambright et al. 1994).

494 No entanto, para entendermos efetivamente o papel dos lagos como sentinelas,
495 integrantes e reguladores das mudanças climáticas é necessário ampliar as redes globais de
496 monitoramentos e estudo de corpos d'água continentais, aumentando especialmente a
497 participação de estudos em ambientes tropicais (Williamson et al. 2009). Sendo assim, esse
498 trabalho objetiva descrever a dinâmica da estrutura térmica de dois lagos tropicais, através do
499 uso de dados de alta frequência coletados por dois anos sujeitos a diferentes regimes de chuva
500 e temperatura do ar.

501

502 **MATERIAS E MÉTODOS**

503 Este estudo foi realizado em dois lagos naturais circundados por floresta do tipo Mata
504 Atlântica, a Lagoa Carioca (ponto central = 19° 45'S; 42° 37'W, perímetro 1718,6 m; área
505 14,1 ha; volume: $6,71 \times 10^5 \text{ m}^3$; profundidade máxima e média: 11,8 e 4,8 m,
506 respectivamente; Bezerra-Neto et al. 2010) e o Lago Dom Helvécio (DH; ponto central = 19°
507 46'S; 42° 35'W). O Lago Dom Helvécio é o maior e mais profundo lago do médio Rio Doce
508 e um dos lagos naturais mais profundos no Brasil, possui 37700,0 m de perímetro, 527 ha de
509 área superficial, $5,94 \times 10^6 \text{ m}^3$ de volume e 39,3 m e 11,2 m de profundidade máxima e média
510 respectivamente (Bezerra-Neto & Pinto-Coelho 2008).

511 A coleta de dados ocorreu a partir de uma bóia instrumental instalada no ponto central
512 de cada lago entre maio de 2011 e dezembro de 2012. Cada bóia estava equipada com uma
513 cadeia de sensores de temperatura (Global Water® WQ101) da superfície ao fundo (Carioca:
514 0,5; 2,5; 3,5; 4,5; 5,5; e 7 m - DH: 0,5; 2,0; 3,5; 4,5; 5,5; 6,5; 7,5; 9,0; 10,0; 12,0; 15,0; 21,0
515 m), um sensor de velocidade do vento (Global Water® WE550) instalado a um metro de
516 altura, um sensor de pressão barométrica (Global Water® WE100), um sensor de radiação de
517 ondas curtas (Global Water® WE300) e 4 sensores de radiação subaquática (HOBO® UA-002;
518 0; 1,0; 2,0; e 3,0 m). Os dados coletados a cada 15 minutos foram armazenados em data-

519 logger (Global Water[®] GL500-7-2) e descarregados em computador portátil mensalmente,
520 quando também era realizada a limpeza dos sensores. Os dados de temperatura do ar e
521 pluviosidade acumulada foram obtidos de uma estação meteorológica localizada a menos de 2
522 km de distância dos lagos (<http://sinda.crn2.inpe.br/PCD/>).

523 Os dados brutos coletados pelos sensores foram previamente avaliados em um
524 programa para análise de qualidade, o B3
525 (<http://www.lernz.co.nz/images/NZFSS%202012/Chris%20McBride%20NZFSS%202012%20Poster.pdf>). Dados acima ou abaixo dos limites de alcance dos sensores foram excluídos. A
526 seguir, foi feita uma interpolação de pequenas lacunas na série temporal de dados e
527 finalmente foi feita uma correção devido ao *drift* dos sensores através da comparação de
528 coletas mensais feitas com sonda multiparâmetros Hydrolab[®] e também por calibrações
529 realizadas em campo em setembro de 2012 e em março de 2013. Ao início da campanha de
530 campo, foi realizada uma intercalibração dos sensores de temperatura e verificou-se uma
531 acurácia de ± 0.2 °C.
532

533 Após as análises de qualidade dos dados, foram calculados os índices de mistura e
534 estratificação usando o programa Lake Analyzer (Read et al. 2011). Para as análises foi
535 selecionado um valor de 0.3 kg m^{-3} por metro como gradiente mínimo de densidade para
536 determinação do metalímnio e a janela de tempo considerada para a suavização dos dados foi
537 de 86400 s, sendo escolhido por ter sido suficiente para exceder $\frac{1}{4}$ do período do primeiro
538 seixo vertical (MacIntyre et al. 2009). Essa suavização dos dados é utilizada para minimizar
539 efeitos de ondas internas e para assegurar que só ventos com duração relevante influenciem
540 nos cálculos dos parâmetros associados ao vento (Read et al. 2011). Foram testados diferentes
541 valores para o gradiente mínimo de densidade para determinação do metalímnio e também
542 para a suavização dos dados. A escolha dos valores acima citados se deu com base em
543 comparação gráfica dos resultados e dos diagramas de temperatura e também, em comparação

544 com os valores estimados manualmente com os perfis realizados *in situ* com a sonda
545 multiparâmetros Hydrolab®.

546 Os seguintes índices foram calculados: profundidade da termoclina (thermD),
547 profundidade do topo e do fundo do metalímnio (metaT e metaB, respectivamente),
548 estabilidade de Schmidt (St), número de lago (LN) e o número de Wedderburn (W). A
549 profundidade da termoclina é dada como o ponto em que há maior mudança de densidade por
550 metro e tem sido utilizada como indicador de mudanças climáticas (Hambright et al. 1994). A
551 profundidade do topo do metalimnio (metaT) foi também considerada a profundidade da
552 camada de mistura (Z_{mix}). A camada de mistura foi considerada a região acima da termoclina
553 em que o gradiente de densidade foi menor que 0.3 kg m^{-3} por metro. A espessura do
554 metalímnio (E_{meta}) foi calculada como a diferença entre Z_{mix} e metaB, e está relacionada a
555 intensidade e frequência dos fluxos verticais no lago (MacIntyre et al. 2009). A energia
556 necessária para quebrar a estratificação térmica e levar à mistura total da coluna d'água é
557 determinada pela estabilidade da coluna, que foi mensurada pela estabilidade de Schmidt (St),
558 o número de Wedderburn (W) e o número do lago (LN). A estabilidade de Schmidt mensura a
559 resistência à mistura mecânica devido à energia potencial inerente a estratificação térmica e é
560 dada em J m^{-2} (Read et al. 2011). O número do lago e o de Wedderburn são adimensionais e
561 descrevem os processos relevantes para a mistura induzidos pelo vento (Mannich et al. 2013).
562 Valores de W e LN abaixo de 1 indicam alta probabilidade de que a termoclina atinja a
563 superfície na extremidade oposta da direção do vento, de forma que águas do metalímnio se
564 misturem ao epilimnio. Já valores de W e LN acima de 1 indicam alta estabilidade da
565 estratificação e lento aprofundamento da camada de mistura (MacIntyre et al. 1999).

566 Diferenças entre anos, estações e lagos foram avaliadas pelo teste não-paramétrico de
567 Mann-Whitney (U), usando o pacote básico do R (R Development Core Team 2009).

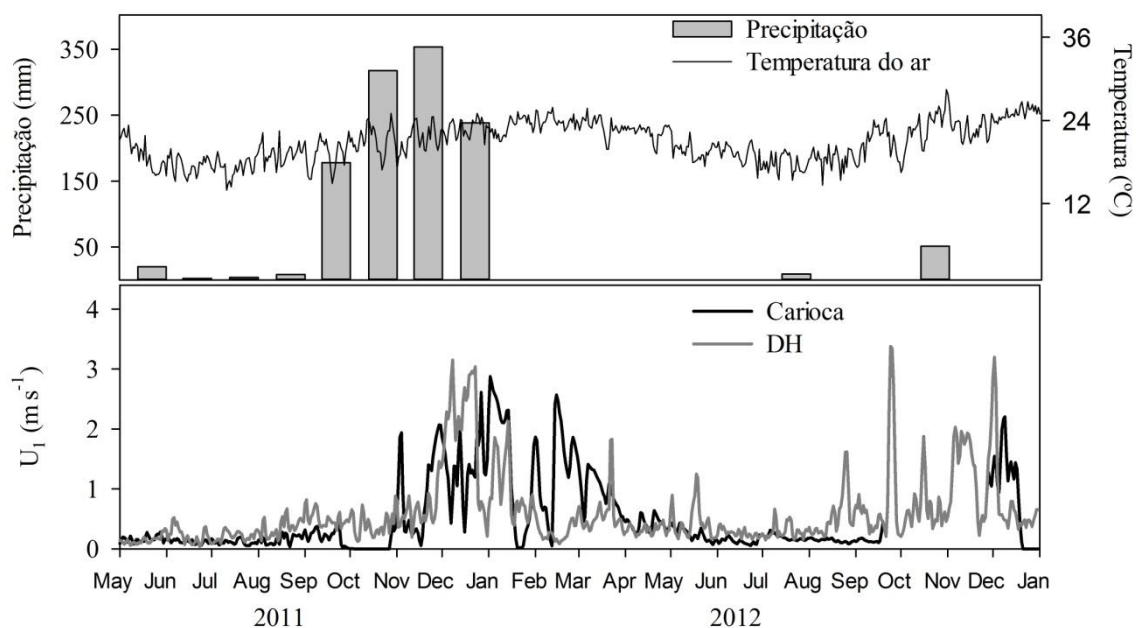
568

569 **RESULTADOS**

570 O estudo foi conduzido entre maio de 2011 e dezembro de 2012, dois anos de notáveis
571 diferenças nos padrões de precipitação (Fig. 1). Em 2011, a precipitação acumulada foi de
572 1431 mm e em 2012 de apenas 300 mm, dos quais 96% ocorreram em janeiro. Além disso, a
573 temperatura média do ar em 2011 foi 0,5°C abaixo da temperatura média em 2012 (2011 -
574 temperatura média 21,06°C; 2012 - temperatura média 21,60°C). Entre maio e dezembro de
575 2012, a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) também esteve, em média, acima dos
576 valores encontrados para o mesmo período em 2011 (2011 – $23,3 \pm 11,8$ mol fótons $m^{-2} d^{-1}$;
577 2012 – $30,9 \pm 8,8$ mol fótons $m^{-2} d^{-1}$; média de maio a dezembro \pm desvio padrão).

578 Em relação ao regime de ventos, os valores de velocidade média diária e os valores
579 máximos da média diária foram levemente menores em 2011 do que em 2012 (Fig. 1), na
580 Lagoa Carioca, a média diária máxima foi de $2,8 m s^{-1}$ em 2011 e de $3,4 m s^{-1}$ em 2012. Já no
581 Lago DH, a média diária máxima foi de $3,3 m s^{-1}$ nos dois anos, apesar de a velocidade média
582 ter sido mais alta em 2012 (2011: $0,55 m s^{-1}$; 2012: $0,64 m s^{-1}$). Os dados de velocidade do
583 vento entre outubro e dezembro de 2012 da Lagoa Carioca foram excluídos devido ao mau
584 funcionamento do sensor.

585

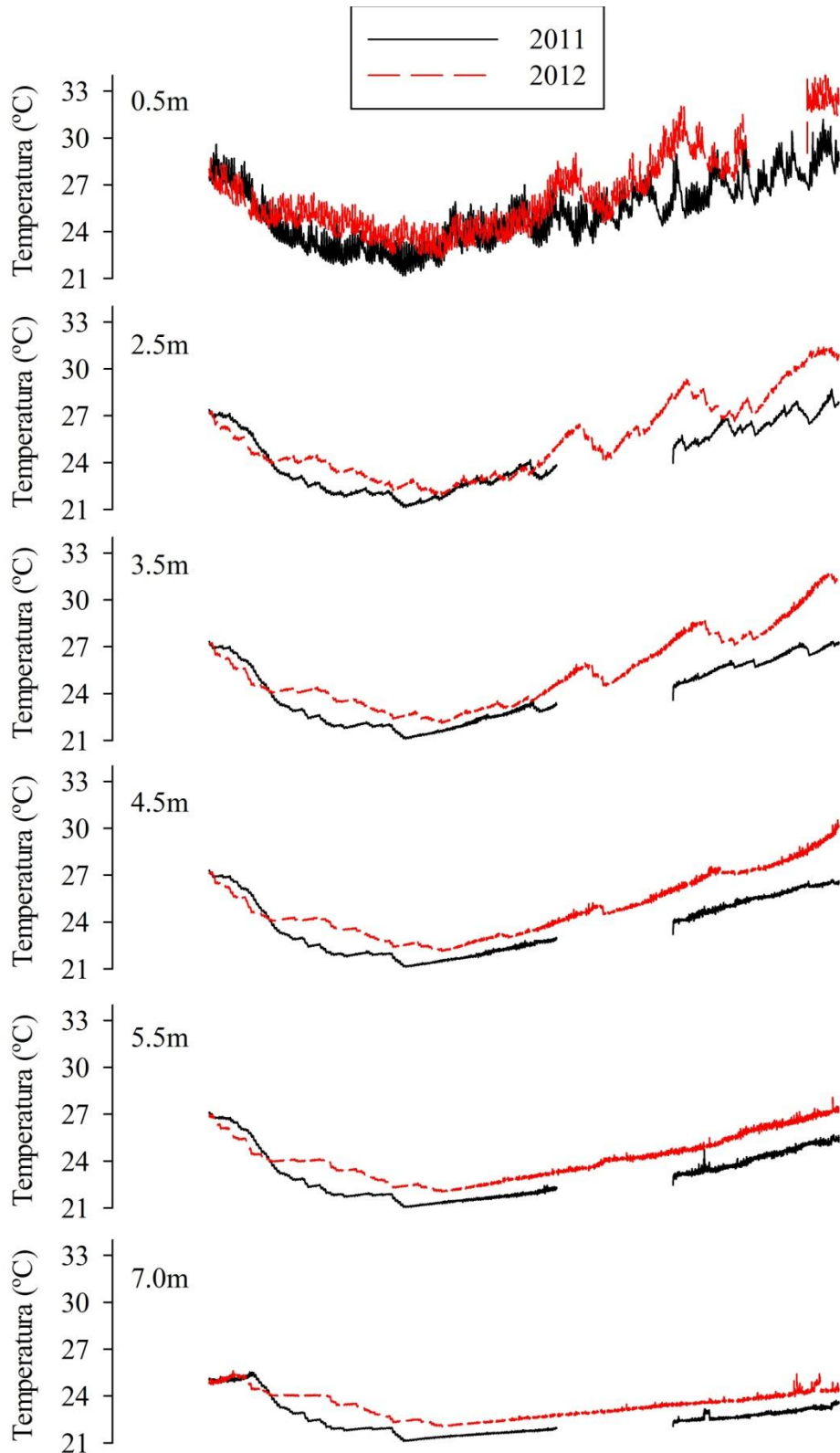


586

587 **Figura 1.** Precipitação acumulada (mm), temperatura média do ar (°C) e velocidade do vento
 588 ($m s^{-1}$) a 1 m de altura nos lagos Carioca e Dom Helvécio (DH), Parque Estadual do Rio Doce
 589 – Minas Gerais, entre maio de 2011 a dezembro de 2012.

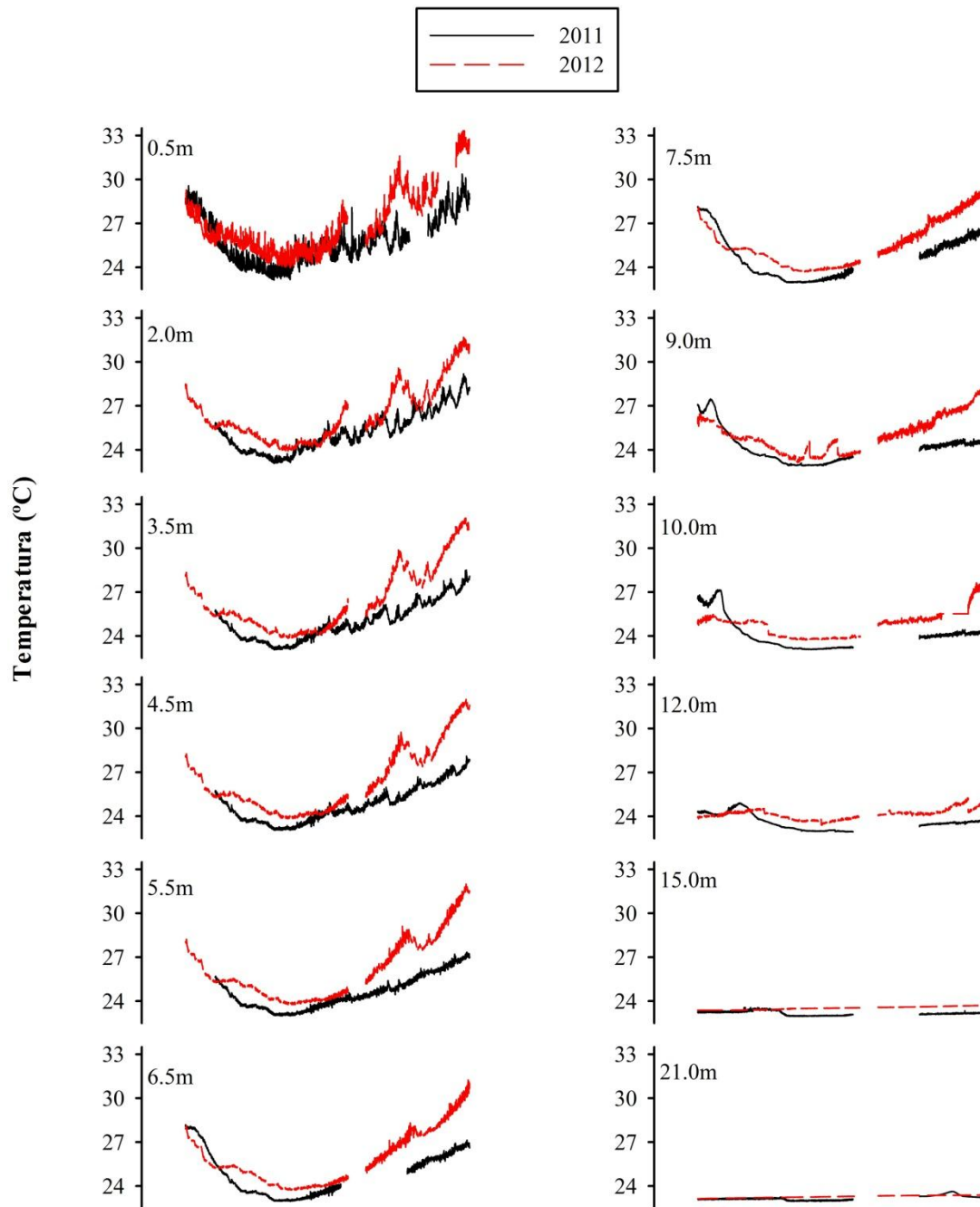
590

591 O aumento da temperatura do ar e da radiação e a diminuição na precipitação foram
 592 acompanhados pelo aumento da temperatura até mesmo das camadas mais profundas dos
 593 lagos (Fig. 2 e 3). Comparando os valores dos sensores de temperatura entre maio e
 594 dezembro dos dois anos, os valores de 2011 foram significativamente menores que os valores
 595 de 2012 (Tabela 1 e Fig. 2 e 3). Apesar da análise de Mann-Whitney sugerir que há diferença
 596 entre as temperaturas nos dois anos das camadas mais profundas do DH, abaixo de 12 m, a
 597 diferença é muito baixa, sendo menor que 0.5 °C.



598

599 **Figura 2.** Variação na temperatura da água na Lagoa Carioca de maio a dezembro de 2011
 600 (linha preta) e 2012 (linha vermelha). Cada gráfico corresponde a uma determinada
 601 profundidade da coluna d'água.



603

604 **Figura 3.** Variação na temperatura da água na Lagoa Dom Helvécio (DH) de maio a
 605 dezembro de 2011 (linha preta) e 2012 (linha vermelha). Cada gráfico corresponde a uma
 606 determinada profundidade da coluna d'água.

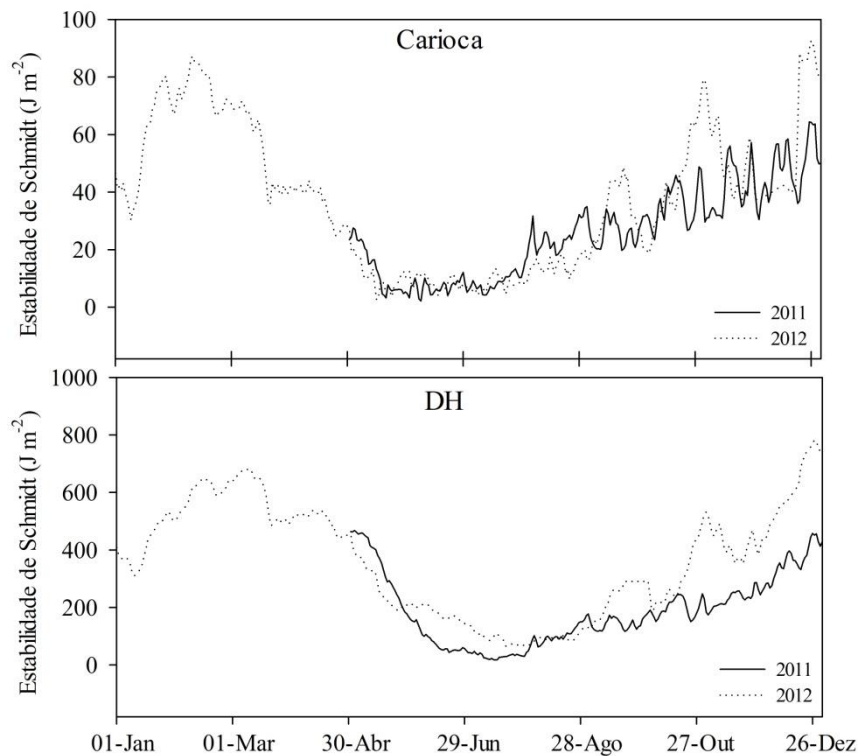
607

608 **Tabela 1.** Temperatura da água em diferentes profundidades (Prof.), nos anos de 2011 e 2012
 609 (Mai-Dez), e valores do teste de Mann-Whitney (U-teste). Para todas as profundidades, as
 610 diferenças entre as medianas foram consideradas significativas entre os anos ($p < 0.001$).

	Prof. (m)		Mediana	25%	75%	U-teste
Carioca	0.5	2011	25.05	23.47	26.76	1.28x10 ⁺⁷
		2012	25.93	24.38	28.03	
	2.5	2011	23.71	22.64	25.95	1.21 x10 ⁺⁷
		2012	24.73	23.35	27.21	
	3.5	2011	23.31	22.38	25.72	1.06 x10 ⁺⁷
		2012	24.68	23.42	27.34	
	4.5	2011	22.99	22.06	25.05	1.00 x10 ⁺⁷
		2012	24.47	23.27	26.48	
	5.5	2011	22.3	21.86	23.89	8.79 x10 ⁺⁶
		2012	24.05	22.98	25.19	
	7	2011	21.96	21.84	22.91	7.01 x10 ⁺⁶
		2012	23.43	22.69	24.04	
0.5	2011	25.46	24.55	26.72	9.60 x10 ⁺⁶	
	2012	26.24	25.32	28.06		
2	2011	25.06	24.08	26.13	9.17 x10 ⁺⁶	
	2012	25.82	24.84	27.53		
3.5	2011	24.76	23.86	25.81	8.49 x10 ⁺⁶	
	2012	25.66	24.59	27.92		
4.5	2011	24.52	23.79	25.60	8.03 x10 ⁺⁶	
	2012	25.54	24.47	27.92		
5.5	2011	24.31	23.65	25.32	7.45 x10 ⁺⁶	
	2012	25.44	24.32	27.72		
6.5	2011	24.27	23.46	25.99	7.74 x10 ⁺⁶	
	2012	25.33	24.22	27.28		
7.5	2011	24.26	23.32	25.74	7.80 x10 ⁺⁶	
	2012	25.25	24.11	26.67		
9	2011	24.07	23.23	24.50	6.71 x10 ⁺⁶	
	2012	24.88	23.85	25.89		
10	2011	23.94	23.20	24.22	6.65 x10 ⁺⁶	
	2012	24.95	23.92	25.18		
12	2011	23.52	23.10	24.07	5.00 x10 ⁺⁶	
	2012	24.16	23.92	24.30		
15	2011	23.17	23.02	23.28	8.41 x10 ⁺⁵	
	2012	23.52	23.42	23.61		
21	2011	23.14	23.05	23.26	5.48 x10 ⁺⁶	
	2012	23.28	23.21	23.35		

612 O aumento mais acentuado da temperatura nas camadas mais superficiais dos dois
 613 lagos proporcionou também um aumento da estabilidade (Schmidt) da coluna d'água (Fig. 4;
 614 Carioca 2011 – $25,54 \pm 15,78 \text{ J.m}^{-2}$; 2012 – $28,48 \pm 22,54 \text{ J.m}^{-2}$; DH 2011 - $190,50 \pm 125,10$
 615 J.m^{-2} ; 2012 - $301.35 \pm 158.10 \text{ J.m}^{-2}$; média de maio a dezembro \pm desvio padrão). O valor
 616 máximo da estabilidade, de maio a dezembro de 2012, foi 1,5 vezes maior que o valor
 617 máximo da estabilidade no mesmo período em 2011 nos dois lagos (Tabela 2). E durante a
 618 primavera (Out-Dez) de 2012, ano com menor precipitação, a estabilidade de Schmidt foi
 619 significativamente mais elevada que na primavera de 2011 (Carioca $U = 3058$, $p = 0.001$; DH
 620 $U = 5523$, $p < 0.001$).

621



622

623 **Figura 4.** Variação no índice de estabilidade de Schmidt para os lagos Carioca e Dom
 624 Helvécio (DH) entre maio de 2011 a dezembro de 2012.

625

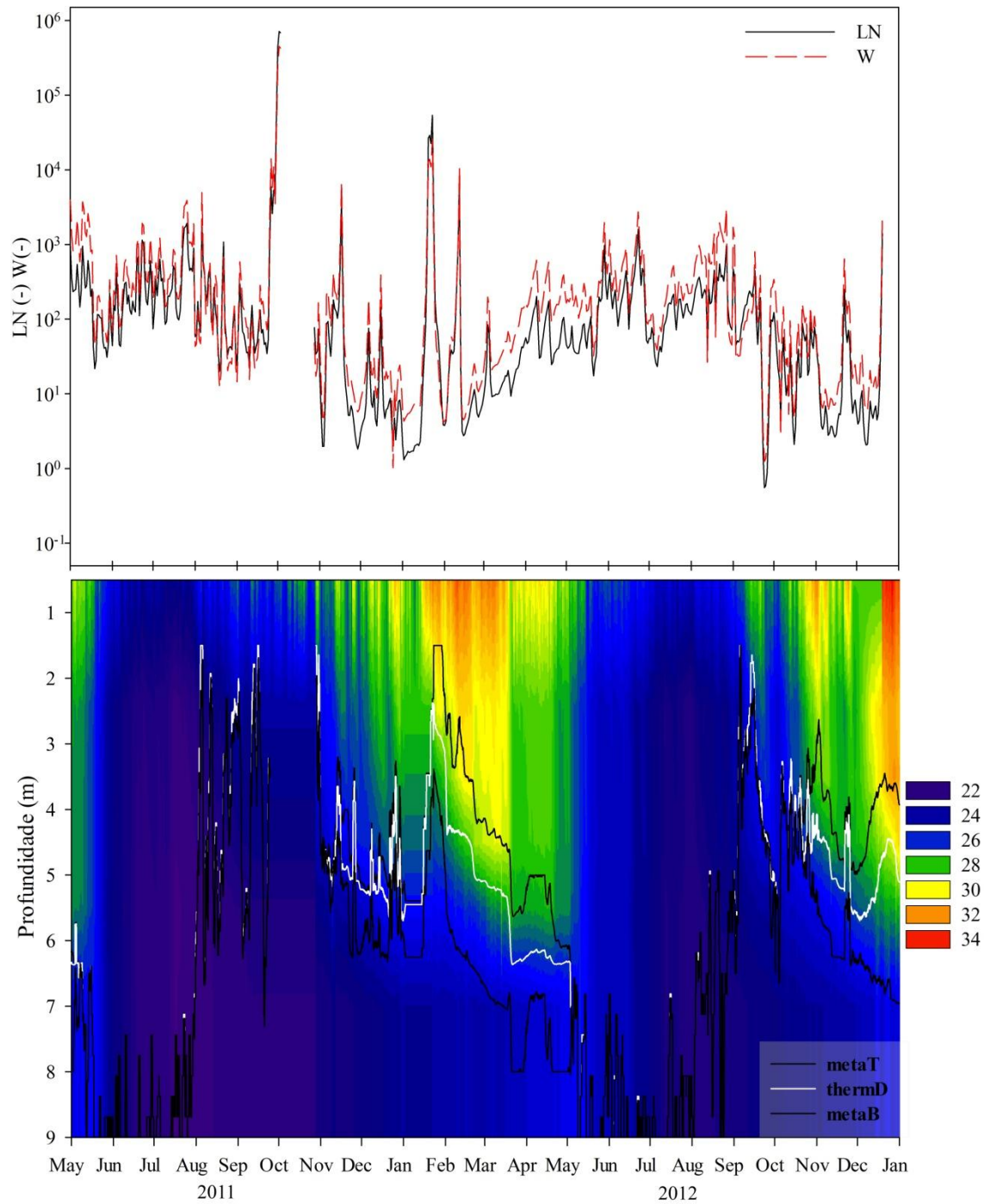
626 **Tabela 2.** Índices de estratificação e mistura da coluna d'água para os lagos Carioca e Dom
 627 Helvécio (DH). Os valores apresentados correspondem ao período de maio a dezembro de
 628 2011 e 2012. St é o índice de Estabilidade de Schmidt, W refere-se ao número de Wedderburn
 629 (adimensional), LN ao número do lago (adimensional), U_1 à velocidade do vento medida a um
 630 metro da superfície do lago, metaT a profundidade do topo do metalímnio, metaB a
 631 profundidade do fundo do metalímnio e thermD a profundidade da termoclina.

		St ($J m^{-2}$)	LN	W	U_1 ($m s^{-1}$)	metaT (m)	metaB (m)	thermD (m)	
Carioca	2011	Máximo	64.41	$7.12 \times 10^{+6}$	$4.50 \times 10^{+6}$	2.61	9.00	9.00	9.00
		Média	25.54	$8.83 \times 10^{+4}$	$5.96 \times 10^{+4}$	0.38	5.48	5.81	5.56
		Mínimo	2.12	$1.82 \times 10^{+1}$	$1.03 \times 10^{+1}$	0.00	1.50	1.50	1.50
	2012	Máximo	92.67	$1.61 \times 10^{+4}$	$3.02 \times 10^{+4}$	3.37	9.00	9.00	9.00
		Média	28.48	$1.39 \times 10^{+3}$	$3.03 \times 10^{+3}$	0.51	6.29	6.93	6.56
		Mínimo	2.47	$5.54 \times 10^{+0}$	$1.24 \times 10^{+1}$	0.00	1.50	1.50	1.50
DH	2011	Máximo	467.81	$3.86 \times 10^{+4}$	$1.22 \times 10^{+5}$	3.15	28.00	28.00	28.00
		Média	187.83	$1.88 \times 10^{+3}$	$5.48 \times 10^{+3}$	0.56	14.88	14.98	14.89
		Mínimo	17.38	$3.18 \times 10^{+0}$	7.44×10^{-1}	0.04	1.25	1.25	1.25
	2012	Máximo	781.13	$3.26 \times 10^{+3}$	$1.08 \times 10^{+4}$	3.38	28.00	28.00	28.00
		Média	279.56	$4.51 \times 10^{+2}$	$1.16 \times 10^{+3}$	0.64	11.01	11.22	11.09
		Mínimo	61.54	$3.51 \times 10^{+0}$	6.10×10^{-1}	0.15	1.25	1.25	1.25

632

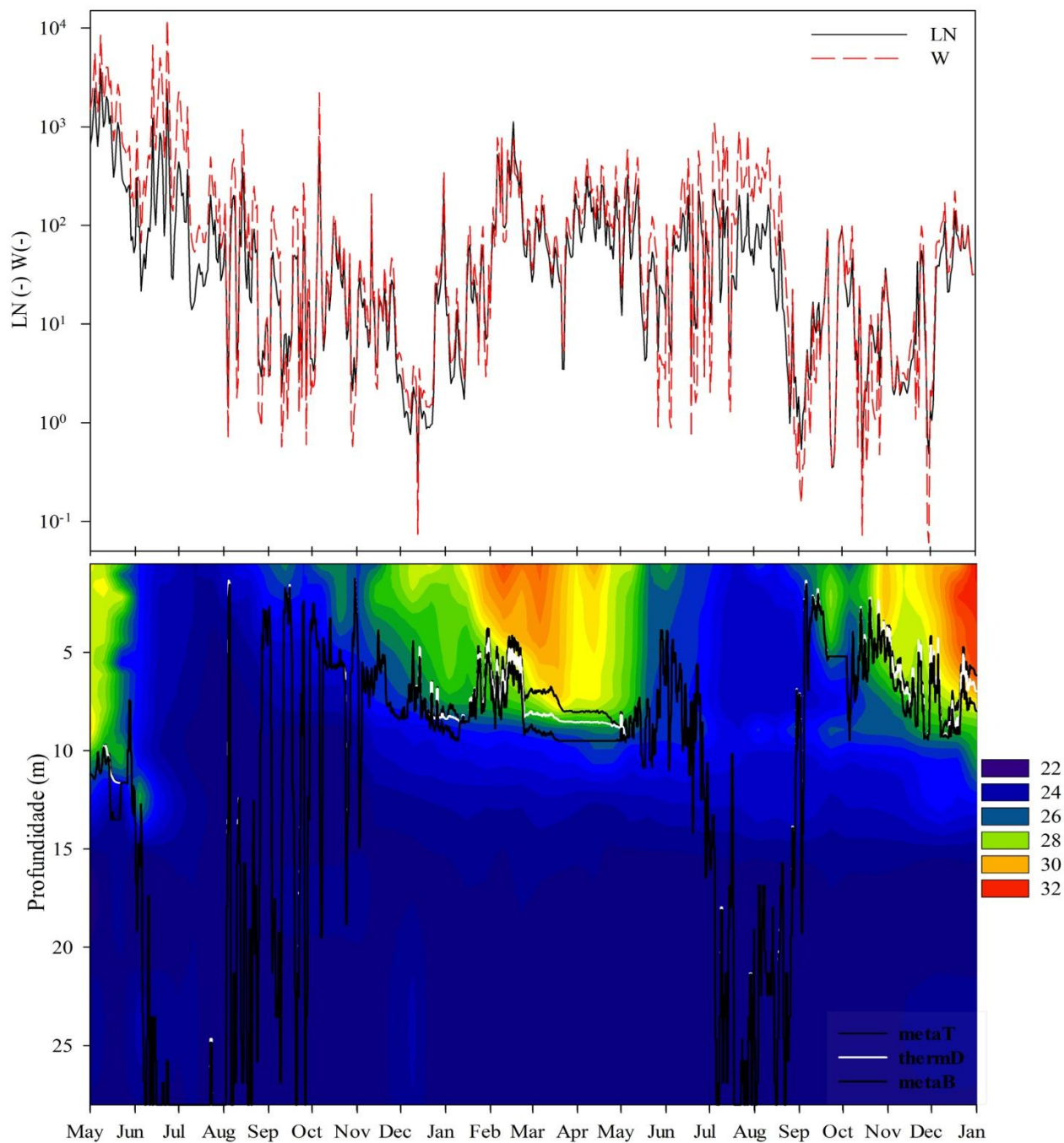
633 Os índices de W e LN são utilizados para inferir sobre a probabilidade de eventos de
 634 mistura ocorrerem devido à ação dos ventos na inclinação da termoclina. Na maior parte dos
 635 dois anos (mais de 94% dos dias), os valores de W e LN (Fig. 5 e 6) estiveram acima de 10,
 636 em média em 2011 os valores foram mais elevados que no mesmo período de 2012 (Carioca -
 637 $W U = 23317 p = 0.07$; $LN U = 22058 p = 0.007$; DH - $W U = 24444 p < 0.001$; $LN U =$
 638 $26270 p = 0.017$) e na Lagoa Carioca os índices W e LN atingiram valores mais elevados que
 639 no Lago DH (Tabela 2).

640



641

642 **Figura 5.** Mudança sazonal nos valores diários de número do lago (LN) e de número de
 643 Wedderburn (W), nos valores médios por hora da profundidade do topo do metalímnio
 644 (metaT), do fundo do metalímnio (metaB) e da termoclina (thermD) e nos perfis de
 645 temperatura para a Lagoa Carioca entre maio de 2011 e dezembro de 2012.



646

647 **Figura 6.** Mudança sazonal nos valores diários de número do lago (LN) e de número de
 648 Wedderburn (W), nos valores médios por hora da profundidade do topo do metalímnio
 649 (metaT), do fundo do metalímnio (metaB) e da termoclina (thermD) e nos perfis de
 650 temperatura para o Lago Dom Helvécio entre maio de 2011 e dezembro de 2012.

651

652 Os dois anos também apresentaram diferenças no período de mistura da coluna
653 d'água. Na Lagoa Carioca, em 2011, a mistura total da coluna d'água iniciou em 11 de maio e
654 perdurou até aproximadamente 16 de agosto, perfazendo aproximadamente 85 dias de mistura
655 total. Em 2012, o período de desestratificação iniciou em 07 de maio e perdurou até o dia 02
656 de setembro, sendo interrompida por dias de estratificação a partir do dia 19 de agosto e
657 perfazendo 113 dias de mistura total da coluna d'água. O Lago DH apresentou padrão oposto,
658 em 2011, o período de desestratificação total foi de 06 de junho a 02 de agosto, porém
659 apresentou dias de mistura total da coluna até o dia 26 de setembro, perfazendo 89 dias de
660 mistura total da coluna d'água. Já em 2012, a mistura do Lago DH iniciou no dia 04 de julho
661 e durou até o dia 25 de agosto, porém com alguns dias de estratificação neste período,
662 perfazendo 51 dias de mistura total da coluna d'água.

663 A espessura do metalímnio (E_{meta}) mostra a dinâmica sazonal relacionada ao
664 aquecimento e resfriamento na superfície, uma vez que o pico na E_{meta} ocorre no verão
665 quando a estabilidade da coluna é mais intensa e o resfriamento leva a uma diminuição da
666 E_{meta} , seguida pelo aprofundamento da termoclina até a mistura total da coluna d'água (Fig. 5
667 e 6). A espessura do metalímnio na Lagoa Carioca atingiu valores mais elevados em 2012
668 (Máxima = 3.4 m; Média = 0,64 m; maio a dezembro) que em 2011 (Máxima = 1.81 m;
669 Média = 0,33 m; maio a dezembro) e a termoclina (Tabela 2) foi em média mais profunda em
670 2011 comparada ao mesmo período de 2012 ($U = 25083.5$ $p = 0.001$). Este aprofundamento
671 na termoclina média anual também é observado quando é considerado apenas os dias em que
672 a coluna d'água estava estratificada (2011 – 3.73 m; 2012 – 4.47 m; $U = 9061$ $p = 0.035$). Ao
673 contrário do observado no Lago Carioca, a profundidade média da termoclina no DH (Tabela
674 2) foi menor em 2012 que em 2011 ($U = 24314$ $p < 0.001$), porém quando considerado
675 apenas os dias em que a coluna d'água estava estratificada a diferença entre os anos não é
676 estatisticamente significativa (2011 – 7.27 m; 2012 – 6.65 m; $U = 14114$ $p = 0.278$). Já a E_{meta}

677 no DH, atingiu valor mais elevado em 2011 (Máxima = 2.47 m; Média = 0,09 m; maio a
678 dezembro), em comparação ao mesmo período de 2012 (Máxima = 1.87 m; Média = 0,21 m;
679 maio a dezembro). Porém, a E_{meta} em 2012 foi, em média, mais elevada que no mesmo
680 período de 2011 ($U = 27166.5$ $p = 0.001$; maio a dezembro).

681

682 **DISCUSSÃO**

683 A variação sazonal da estrutura térmica dos lagos Carioca e Dom Helvécio segue o
684 padrão típico de ambientes monomíticos quentes. A camada superficial do lago é rapidamente
685 aquecida na primavera, desenvolvendo uma forte estratificação térmica com alta estabilidade
686 da coluna d'água. No verão, a temperatura da sub-superfície pode atingir mais de 30 °C e há
687 um aprofundamento do metalímnio, com aumento também de sua espessura. Com a
688 aproximação do outono, há um resfriamento gradual das águas superficiais e um
689 aprofundamento ainda maior da termoclina, até que a temperatura de toda a coluna d'água se
690 torne relativamente homogênea (meados de maio para a Lagoa Carioca e início de julho no
691 Lago DH). Ao fim do inverno (estação seca, agosto-setembro), o aquecimento da superfície
692 do lago volta novamente a acontecer e o período de estratificação térmica se reinicia.

693 A estabilidade da coluna aumenta com o aquecimento das águas, atingindo seu pico no
694 fim do verão e seu valor mínimo durante a mistura da coluna d'água no inverno, como pode
695 ser visto pela variação nos valores de estabilidade de Schmidt (Fig. 4). Os valores de W e LN
696 não apresentaram sazonalidade definida, estando aproximadamente 73% do tempo acima de
697 100. Isto sugere que a quebra da estratificação nesses lagos ocorre principalmente devido a
698 processos convectivos e não a ação do vento. O mesmo comportamento foi observado no
699 reservatório tropical, Vossoroça (Brasília, Brasil), que apresentou W e LN
700 predominantemente acima de 1 e velocidade do vento sempre abaixo de 10 m s^{-1} (Mannich et
701 al. 2013).

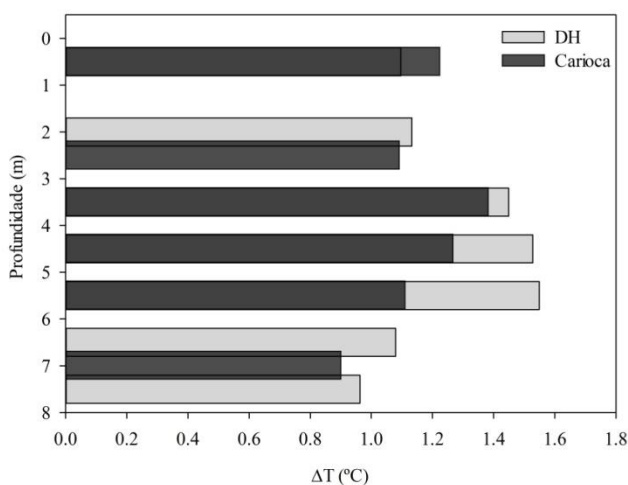
702 Os dois anos de estudo apresentaram diferenças em relação aos padrões de mistura e
703 estratificação nos dois lagos: as temperaturas, desde a camada mais superficial até o fundo,
704 foram mais elevadas e a estabilidade de Schmidt foi maior no ano de 2012; os ventos mais
705 intensos em 2012 resultaram em valores mais baixos de W e LN, no entanto, a diminuição
706 nesses índices não foi suficiente para quebrar a estratificação térmica na Lagoa Carioca, visto
707 que continuaram acima de 10. Os dois lagos apresentaram respostas diferentes em relação à
708 profundidade da termoclina e a duração do período de estratificação.

709 A profundidade da termoclina tem sido utilizada como indicador de mudanças
710 climáticas, sendo o aquecimento geralmente associado a uma diminuição da thermD
711 (Hambright et al. 1994). Por sua vez, espera-se que a diminuição na profundidade da
712 termoclina e o aumento da estabilidade resultem em um menor período de mistura, como tem
713 sido relatado, por exemplo, em lagos do Alaska (MacIntyre et al. 2009). Mesmo com a grande
714 diferença de temperatura entre os lagos do Alaska e o lago DH, este comportou-se de maneira
715 semelhante: o aumento da temperatura do ar e a diminuição pluviométrica, no ano de 2012,
716 coincidiram com o aumento da temperatura da água e da estabilidade da coluna e a
717 diminuição da profundidade da termoclina e do período de mistura. Por outro lado, a Lagoa
718 Carioca, a despeito da maior temperatura da água e da maior estabilidade em grande parte do
719 ano de 2012, apresentou termoclina mais profunda e maior período de mistura em 2012
720 comparados ao ano anterior.

721 O DH mostrou-se mais sensível às mudanças na pluviosidade e na temperatura do ar
722 que a Lagoa Carioca, o que pode ser notado pelo maior aquecimento das águas no lago DH
723 em 2012. A mesma profundidade, a diferença entre a temperatura da água em 2012 e em
724 2011, foi maior no Lago DH que na Lagoa Carioca (Fig. 7).

725 Essa maior sensibilidade pode ser explicada pelo fato da Lagoa Carioca ser mais
726 escura e rica em matéria orgânica dissolvida colorida (CDOM – Máxima = 22.5 mg l⁻¹ Média

727 = 14.3 mg l⁻¹ Mínima = 9.9 mg l⁻¹; Kd – coeficiente de atenuação da luz – Máxima = 1.46 m⁻¹
 728 Média = 1.05 m⁻¹ Mínima = 0.57 m⁻¹; abril/2011 a dezembro/2012) quando comparada ao DH
 729 (CDOM – Máxima = 12.0 mg l⁻¹ Média = 6.9 mg l⁻¹ Mínima = 7.2 mg l⁻¹; Kd – coeficiente de
 730 atenuação da luz – Máxima = 1.18 m⁻¹ Média = 0.71 m⁻¹ Mínima = 0.37 m⁻¹; abril/2011 a
 731 dezembro/2012;). Segundo Read & Rose (2013), lagos escuros, ricos em matéria orgânica,
 732 decompõem a radiação solar que chega à superfície da água, fazendo com que haja grande
 733 fluxo de calor para fora do lago e, portanto possuem águas mais frias que lagos mais claros.
 734 Os lagos mais claros, por sua vez, possuem menor resistência a mistura vertical e penetração
 735 mais profunda da radiação solar, permitindo que a mudança climática atinja maior
 736 profundidade, sendo, conseqüentemente mais sensíveis a variações no clima.
 737



738
 739 **Figura 7.** Diferença média na temperatura de cada sensor entre os anos de 2012 e 2011 (ΔT)
 740 nos lagos Carioca e DH. Os dados dos sensores mais profundos que 8 m do lago Dom
 741 Helvécio foram omitidos para melhor comparação entre as lagoas.

742
 743 Modelos de mudanças climáticas regionais da América do Sul prevêem para a maior
 744 parte das áreas sulamericanas maior frequência de tempestades e, ao mesmo tempo, períodos
 745 mais longos de seca (Marengo et al. 2009), o que diminuiria a previsibilidade das chuvas

746 sazonais e dos processos associados a ela. Sendo assim, este estudo compõe um excelente
747 cenário para avaliar os efeitos dessa variação na precipitação e suas conseqüências para a
748 estrutura térmica e dinâmica de mistura dos lagos tropicais brasileiros, bem como as
749 conseqüências desses efeitos para os serviços ecossistêmicos que esses ambientes
750 providenciam.

751

752 **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- 753 Bezerra-Neto, J. F., L. S. Briguenti, & R. M. Pinto-Coelho. 2010. A new morphometric study
754 of Carioca Lake, Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais State, Brazil. *Acta*
755 *Sci. Biol. Sci.* **32**: 49–54.
- 756 Bezerra-Neto, J. F., & R. M. Pinto-Coelho. 2008. Morphometric study of Lake Dom Helvécio
757 , Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais , Brazil : a re-evaluation. *Acta*
758 *Limnol. Bras.* **20**: 161–167.
- 759 Cole, J. J., M. L. Pace, S. R. Carpenter, & J. F. Kitchell. 2000. Persistence of net heterotrophy
760 in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnol. Oceanogr.* **45**:
761 1718–1730.
- 762 Hambright, K., M. Gophen, & S. Serruya. 1994. Influence of long-term climatic changes on
763 the stratification of a subtropical, warm monomictic lake. *Limnol. Oceanogr.* **39**: 1233–
764 1242.
- 765 Henry, R. 1995. The thermal structure of some lakes and reservoirs in Brazil, p. 351–361. *In*
766 J.G. Tundisi, C.E. Bicudo, & T. Matsumura-Tundisi [eds.], *Limnology in Brazil*. SBL.
- 767 Lamont, G., B. Laval, R. Pawlowicz, R. Pieters, & G. A. Lawrence. 2004. Physical
768 mechanisms leading to upwelling of anoxic bottom water in Nitinat Lake. *17th ASCE*
769 *Engineering Mechanics Conference*. 1–8.
- 770 Lohrenz, S. E., G. L. Fahnenstiel, D. G. Redalje, G. a. Lang, M. J. Dagg, T. E. Whittedge, &
771 Q. Dortch. 1999. Nutrients, irradiance, and mixing as factors regulating primary
772 production in coastal waters impacted by the Mississippi River plume. *Cont. Shelf Res.*
773 **19**: 1113–1141.
- 774 MacIntyre, S., K. M. Flynn, R. Jellison, & J. Romero. 1999. Boundary mixing and nutrient
775 fluxes in Mono Lake, California. *Limnol. Oceanogr.* **44**: 512–529.
- 776 MacIntyre, S., J. P. Fram, P. J. Kushner, N. D. Bettez, W. J. O. Brien, J. E. Hobbie, & G. W.
777 Kling. 2009. Climate-related variations in mixing dynamics in an Alaskan arctic lake.
778 *Limnol. Oceanogr.* **54**: 2401–2417.

- 779 Mannich, M., J. Bernardo, B. Polli, E. Zahn, T. B. Bleninger, & C. V. S. Fernandes. 2013.
780 Análise da estratificação térmica no reservatório de Vossoroça através de índices físicos.
781 *XX Simpósio Brasileiro de Recursos Hídricos*. 1–8.
- 782 Marengo, J. a., T. Ambrizzi, R. P. da Rocha, L. M. Alves, S. V. Cuadra, M. C. Valverde, R.
783 R. Torres, D. C. Santos, & S. E. T. Ferraz. 2009. Future change of climate in South
784 America in the late twenty-first century: intercomparison of scenarios from three
785 regional climate models. *Clim. Dyn.* **35**: 1073–1097.
- 786 Monismith, S. G., & S. MacIntyre. 2009. The surface mixed layer in lakes and reservoirs.
787 *Encycl. Inl. Waters* 636–650.
- 788 Read, J. S., D. P. Hamilton, I. D. Jones, K. Muraoka, L. A. Winslow, R. Kroiss, C. H. Wu, &
789 E. Gaiser. 2011. Derivation of lake mixing and stratification indices from high-resolution
790 lake buoy data. *Environ. Model. Softw.* **26**: 1325–1336.
- 791 Read, J. S., & K. C. Rose. 2013. Physical responses of small temperate lakes to variation in
792 dissolved organic carbon concentrations. *Limnol. Oceanogr.* **58**: 921–931.
- 793 Wetzel, R. G. 2001. *Limnology: lake and river ecosystems*, 3rd ed. Academic Press.
- 794 Williamson, C. E., J. E. Saros, W. F. Vincent, & J. P. Smol. 2009. Lakes and reservoirs as
795 sentinels, integrators, and regulators of climate change. *Limnol. Oceanogr.* **54**: 2273–
796 2282.
- 797 Wüest, A., & A. Lorke. 2009. Small-scale turbulence and mixing: energy fluxes in stratified
798 lakes. *Encycl. Inl. Waters* 628–635.
- 799
- 800
- 801
- 802
- 803
- 804
- 805
- 806
- 807
- 808
- 809

CAPÍTULO 2

810

811

812 **Avaliação de modelos para estimativas de metabolismo em lagos tropicais**

813 Ludmila S. Brighenti, Laura M. Gagliardi, Peter A. Staehr, José F. Bezerra-Neto

814

815 **RESUMO:** Lagos atuam como fonte ou sumidouro de carbono atmosférico e são importantes
816 compartimentos do ciclo global do carbono. Os principais processos biológicos que governam
817 a dinâmica do carbono em lagos são a produção primária e a respiração, usualmente medidas
818 através da variação do oxigênio dissolvido (OD) no sistema. Existem diversas maneiras de
819 estimar o metabolismo utilizando dados de oxigênio em água-livre, entre elas, a modelagem
820 inversa (IMA). Nessa abordagem, diferentes equações podem ser utilizadas dependendo das
821 variáveis que atuam sobre a produção e a respiração e do modelo de fluxo de oxigênio na
822 interface ar-água selecionado. Nosso objetivo foi avaliar o desempenho de sete equações
823 utilizadas para estimar as taxas metabólicas a partir da variação do OD em dois lagos
824 tropicais. Os modelos que consideraram a fotoinibição para o cálculo da produção primária
825 bruta apresentaram o melhor desempenho de acordo com o critério de informação de Akaike
826 (AIC), evidenciando a importância desse processo para os lagos estudados. A escolha do
827 modelo adequado a cada ambiente mostrou-se de grande importância para obter estimativas
828 mais fidedignas do papel dos lagos no balanço do carbono.

829 **Palavras-chave:** produção primária bruta, respiração, produtividade líquida do ecossistema,
830 dados de alta-frequência, trópicos.

831

832

833

834

835 INTRODUÇÃO

836 O metabolismo dos ecossistemas é constituído por 3 componentes principais, a
837 produção primária bruta (GPP), a respiração (R) e a produção líquida do ecossistema (NEP).
838 GPP é a produção de matéria orgânica pela fotossíntese, R é a degradação da matéria orgânica
839 pelos organismos aeróbicos e NEP representa o ganho ou a perda de matéria orgânica pelo
840 ecossistema. Os processos de fotossíntese e respiração envolvem o fluxo de dois compostos
841 principais, o carbono e o oxigênio, ambos largamente utilizados para a mensuração do
842 metabolismo dos ecossistemas (Prairie et al. 2002; Hanson et al. 2003; Marotta 2006). Entre
843 os diversos métodos utilizados na mensuração do metabolismo ecossistêmico, o método de
844 *água livre*, que consiste na mensuração contínua da concentração de oxigênio dissolvido
845 (OD) tem se tornado cada vez mais comum em lagos (Cole et al. 2000; Sadro et al. 2011b;
846 Staehr et al. 2012; Laas et al. 2012; Solomon et al. 2013).

847 Vários autores desenvolveram diversos métodos para calcular GPP, R e NEP usando a
848 variação na concentração de OD. O método conhecido como *bookkeeping* (Staehr et al. 2010),
849 considera que a variação no OD durante a noite é igual a R e que a taxa de respiração noturna
850 é a mesma ao longo do dia. Esse método não permite calcular a incerteza nas estimativas de
851 GPP e R devido a ruídos no sinal de OD e nem considera esses erros no cálculo das taxas
852 metabólicas (Batt & Carpenter 2012). Outra abordagem, conhecida como modelagem inversa
853 (IMA), utiliza modelos para prever séries temporais de OD a partir de dados observados de
854 diversas variáveis (Sadro et al. 2011a; Solomon et al. 2013; Christensen et al. 2013) e tem
855 como vantagem o fato de permitir testar a adequação do modelo e calcular intervalos de
856 confiança (McNair et al. 2013).

857 Na IMA, GPP e R podem ser calculados utilizando diferentes equações. GPP pode ser
858 descrita como uma função linear (Batt & Carpenter 2012; Solomon et al. 2013) ou não-linear
859 da irradiância (Jassby & Platt 1976). R pode ser estimado levando em consideração a

860 termodependência do consumo de energia pelos organismos (Yvon-Durocher et al. 2012), ou
861 ainda a relação entre o histórico de luz e a respiração (Brookes et al. 2003). Essas equações
862 baseiam-se em estudos com organismos e células que demonstram a influência de diferentes
863 processos no metabolismo e, portanto, espera-se que influenciem também o sinal de OD em
864 nível ecossistêmico. Dentre os processos podemos citar a fotorrespiração (Osmond & Grace
865 1995), a fotoinibição (Platt et al. 1980) e a fotooxidação da matéria orgânica dissolvida
866 (Granéli et al. 1998).

867 Diversos trabalhos têm sido dedicados a comparar as diferentes abordagens de
868 estimativa do metabolismo ecossistêmico a partir da IMA, com vistas a propor aquela com
869 maior poder de resposta (Hanson et al. 2008; Batt & Carpenter 2012; Christensen et al. 2013;
870 McNair et al. 2013). Contudo, os diferentes modelos apresentam diferentes resultados de
871 acordo com o ambiente e a escala temporal de estudo. Hanson et al. (2008) não observaram
872 diferença entre o modelo linear e o não-linear para estimativa de GPP e nem entre os modelos
873 de R simples ou que consideravam o histórico de luz, sugerindo que a produção nunca alcança
874 o ponto de saturação luminosa. Assim, a GPP calculada como função linear da luz se ajusta
875 tão bem quanto a calculada pela função não-linear. No entanto, essa mesma premissa pode
876 não se aplicar a outros sistemas, uma vez que, em experimentos *ex situ*, sabe-se que o
877 fitoplâncton pode atingir a saturação luminosa (Jassby & Platt 1976). Portanto, é possível que
878 em dias com alta incidência de luz e em lagos com alta transparência, a GPP atinja o ponto de
879 saturação luminosa.

880 Tendo em vista, ainda, que os trabalhos de comparação de modelos de GPP e R foram
881 conduzidos em lagos temperados e considerando que lagos tropicais não se comportam da
882 mesma maneira que estes lagos (Lewis 2010), o principal objetivo desse trabalho foi avaliar o
883 desempenho de diferentes modelos para o cálculo do metabolismo em lagos tropicais. Nessa
884 avaliação, foram consideradas as seguintes questões: 1) Modelos que incluam saturação

885 luminosa e fotoinibição terão melhor desempenho? 2) A escolha do modelo modifica a
886 classificação do lago de autotrófico para heterotrófico ou vice-versa? Para respondê-las foram
887 utilizados dados obtidos através de sensores de alta frequência instalados em uma bóia no
888 ponto central de dois lagos tropicais (Carioca e Dom Helvécio, Minas Gerais, Brasil) durante
889 os anos de 2011 e 2012.

890

891 **MATERIAIS E MÉTODOS**

892 *Obtenção dos dados*

893 Este estudo foi realizado em dois lagos tropicais naturais, Lagoa Carioca e Dom
894 Helvécio (ponto central = 19° 45'S, 42° 37'O e 19° 46'S, 42° 35'O respectivamente). Ambos
895 são circundados por Mata Atlântica e estão localizados na porção sul do Parque Estadual do
896 Rio Doce (PERD), Minas Gerais. Os dois lagos são contrastantes em relação à morfometria e
897 às variáveis limnológicas. A Lagoa Carioca é menor, mais rasa, menos dentrítica e
898 mesotrófica enquanto o Lago Dom Helvécio (DH) é dendrítico, mais transparente,
899 oligotrófico e é o maior e mais profundo lago do Sistema Lacustre do Médio Rio Doce
900 (Tabela 1).

901 Os dados para cálculo do metabolismo foram obtidos por sensores de alta-frequência
902 (coleta de dados a cada 15 minutos) instalados em bóias de monitoramento nas regiões
903 centrais mais profundas dos lagos. Os seguintes parâmetros foram amostrados: oxigênio
904 dissolvido (OD) a 0,5 m de profundidade, cadeia de termístores, sensores de radiação
905 subaquática (0, 1, 2 e 3 m de profundidade), velocidade do vento, pressão barométrica e
906 radiação de superfície.

907

908

909

910 **Tabela 1.** Características morfométricas e limnológicas dos lagos Carioca e Dom Helvécio
 911 (DH). Z_{max} e Z_{med} são a profundidade máxima e média dos lagos, respectivamente. Os valores
 912 de fósforo total (PT), nitrogênio total (NT) e clorofila (Chl-a) corrigida para feofitina são
 913 relativos a amostras epilimnéticas. PT, NT, Chl-a e Secchi são os valores médios e desvio
 914 padrão de amostras mensais entre Abril/2011 a Dezembro/2012.

	Área (m ²)	Volume (m ³)	Perímetro (m)	Z_{max} (m)	Z_{med} (m)	PT ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	NT (mg.l^{-1})	Chl-a ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	Secchi (m)
Carioca	1,4x10 ⁵ ^a	6,7x10 ⁵ ^a	1718,0 ^a	11,8 ^a	4,8 ^a	14±6	0,4±0,1	7,7±5,1	1,7±0,4
DH	5,3x10 ⁶ ^b	5,9x10 ⁷ ^b	37700,0 ^b	39,3 ^b	11,2 ^b	8±2	0,4±0,1	4,2±2,8	2,7±0,7

915 ^aBezerra-Neto et al. (2010); ^bBezerra-Neto & Pinto-Coelho (2008).

916

917 *Análises dos modelos de metabolismo*

918 As variações nas concentrações de oxigênio dissolvido (OD) foram descritas usando o
 919 modelo baseado em Odum (1956), que considera a variação na concentração de oxigênio
 920 como resultante da produção primária, da respiração e do fluxo com a atmosfera. Para cada
 921 processo descrito na formulação geral foram testadas diferentes equações (Tabela 2) através
 922 do ajuste de curva. Essas equações foram selecionadas por terem sido utilizadas em outros
 923 trabalhos para o cálculo desses processos e também por representarem diferentes tipos de
 924 respostas do processo a determinado fator ambiental. A produção primária bruta (GPP), por
 925 exemplo, foi calculada usando-se três equações diferentes. A Eq. 1 considera que a
 926 produtividade aumenta linearmente com o aumento da disponibilidade de luz. A Eq. 2, por
 927 sua vez, considera que a GPP aumenta linearmente com a disponibilidade de luz até atingir
 928 um ponto de saturação luminosa, no qual a produção é máxima (P_{max}) e, portanto, a partir
 929 deste ponto, o aumento da disponibilidade de luz não resulta em aumento da produção. Já a
 930 Eq. 3 considera que o aumento da luz pode não só levar a saturação luminosa, como também
 931 a uma diminuição da produção devido a fotoinibição. Todos os três tipos de respostas (*i.e.*
 932 linear, saturação e fotoinibição) foram descritas em diferentes trabalhos (Platt et al. 1980;
 933 Diehl et al. 2002; Hanson et al. 2008; Domingues et al. 2011).

934 **Tabela 2.** Equações usadas para modelar a produção primária bruta (GPP), respiração (R),
 935 fluxo de oxigênio atmosfera-água (F) e dinâmica do oxigênio.

Equação		Referência
1.	$OD_{t+1} = OD_t + GPP - R + F$	(Odum 1956)
2a.	$GPP = \alpha \times I_t$	(Hanson et al. 2008)
2b.	$GPP = P_{max} \times \left(1 - e^{\left(-\alpha I_t / P_{max}\right)}\right)$	(Webb et al. 1974)
2c.	$GPP = P_{max} \times \left(1 - e^{\left(-\alpha I_t / P_{max}\right)}\right) \times \left(e^{\left(-\beta I_t / P_{max}\right)}\right)$	(Platt et al. 1980)
3a.	$R = \gamma \times \ln T_t$	(Batt & Carpenter 2012)
3b.	$R = R_{max} \times 1.07^{(T_t - 30)}$	(Christensen et al. 2013)
4.	$F = k(O_2 - O_{sat}) / Z_{mix}$	(Staehr et al. 2010)
5a.	$k = (2.07 + 0.215 \times U_{10}^{1.7}) / 100$	(Cole & Caraco 1998)
5b.	$k = (1.74 \times U_{10} - 0.15) / 100$ se $T_{t+1} > T_t$ $k = (2.04 \times U_{10} + 2.0) / 100$ se $T_{t+1} < T_t$	(MacIntyre et al. 2010)
Variáveis observadas e calculadas		Parâmetros livres
OD_t	oxigênio dissolvido (mg L^{-1}) no tempo t	P_{max} produtividade primária máxima
I_t	radiação fotossinteticamente ativa (PAR, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) no tempo t	α produtividade primária por unidade de PAR
T_t	temperatura a profundidade do OD ($^{\circ}\text{C}$) no tempo t	β grau de fotoinibição por unidade de PAR
Z_{mix}	profundidade da camada de mistura (m)	γ Respiração por unidade logaritmica da temperatura
k	Coefficiente de troca gasosa do OD	R_{max} respiração máxima a 30°C
U_{10}	Velocidade do vento a 10 m (m s^{-1})	

936

937 A respiração foi considerada como dependente da temperatura da água e foram
 938 testadas duas equações. A Eq. 3a que considera a respiração em função do logaritmo natural
 939 da temperatura e a Eq. 3b de Arrhenius que também considera a temperatura como fator
 940 influenciador da respiração, mas considera que há uma taxa máxima de R relativa à
 941 temperatura de 30°C (Christensen et al. 2013).

942 Já para o cálculo do coeficiente de troca gasosa do oxigênio entre a atmosfera e a água
 943 (k) foram testadas duas equações. A Eq. 5a descreve o coeficiente de troca como dependente
 944 da velocidade do vento e a Eq. 5b considera além da velocidade do vento, o efeito do

945 resfriamento e aquecimento das águas de superfície para o cálculo do coeficiente de troca
 946 gasosa (MacIntyre et al. 2010).

947 Para cada lago e cada dia de sondagem, os parâmetros livres descritos na Tabela 2
 948 foram ajustados usando um algoritmo de otimização (função: “optim”) que minimiza a soma
 949 dos erros quadrados entre os valores de OD estimados e os observados (R Development Core
 950 Team 2009).

951 Combinando as diferentes equações obtivemos a lista de modelos encontrados na
 952 Tabela 3.

953 O teste de desempenho dos modelos foi feito através do critério de informação de
 954 Akaike (AIC):

$$AIC = n \times \ln\left(\frac{SEQ}{n}\right) \times 2P$$

955 Onde n é o número de dados observados, SEQ é a soma dos erros quadrados e P é o número
 956 de parâmetros livres presente no modelo. Quanto menor o valor de AIC melhor o modelo.

957

958 **Tabela 3.** Lista de modelos com as equações utilizadas e o número de parâmetros livres de
 959 cada modelo (P). Siglas e abreviaturas são as mesmas apresentadas na tabela 2.

Modelo	GPP			R		F		P
	Eq. 2a	Eq. 2b	Eq. 2c	Eq. 3a	Eq. 3b	Eq. 5a	Eq. 5b	
1	X			X		X		2
2	X			X			X	2
3	X				X	X		2
4	X				X		X	2
5		X		X		X		3
6		X		X			X	3
7		X			X	X		3
8		X			X		X	3
9			X	X		X		4
10			X	X			X	4
11			X		X	X		4
12			X		X		X	4

960

961 Foi calculado também o peso do AIC (W_i) para facilitar a comparação dos modelos
962 através da ponderação do critério de AIC de cada modelo em relação ao modelo com melhor
963 desempenho.

$$W_i = \frac{\exp\left(-\frac{\Delta_i}{2}\right)}{\sum_{m=1}^m \exp\left(-\frac{\Delta_i}{2}\right)}$$

964 Onde m é o número de modelos testados e Δ_i é a diferença entre o AIC do melhor modelo
965 (menor valor de AIC) e o AIC do i -ésimo modelo.

966 Outra forma de analisar o desempenho dos modelos foi através da regressão linear
967 entre os valores de OD observado e os de OD estimado utilizando os parâmetros ajustados
968 para cada dia de sondagem. Considerando a porcentagem de dias em que o *p.valor* fosse
969 menor que 0,05 e também a porcentagem de dias que o R^2 seria maior que 0,6.

970 Foram excluídos dos cálculos das taxas metabólicas, do fluxo de oxigênio entre a
971 atmosfera e a água e do AIC dias em que houve perda de mais de 20% dos dados de oxigênio.
972 Além disso, foram excluídos do cálculo de AIC e das taxas metabólicas os dias em que a
973 soma dos erros quadrados (SEQ) foi maior que 50. Para o cálculo de GPP, R, NEP foram
974 excluídos também os dias em que *p.valor* > 0,05, de acordo com cada modelo.

975

976 **RESULTADOS**

977 O modelo com menor valor de AIC para as duas lagoas foi o M11, seguido do M12
978 (Tabela 4). O peso do M11 foi acima de 0,88 nas duas lagoas, isso significa que há uma
979 probabilidade de aproximadamente 88% do M11 ser o melhor modelo. O *evidence ratio*
980 (razão entre o peso de AIC do modelo M11 e o peso de AIC dos demais modelos) entre o
981 M11 e o M12 é 7,6 na Lagoa Carioca e 59 no DH, isso indica que o M11 é 7 vezes melhor
982 que o M12 para a Carioca e 59 vezes melhor no DH.

983

984 **Tabela 4.** Critérios de comparação de desempenho de cada modelo: AIC – Critério de
 985 Informação de Akaike; Δ_i - diferença entre o menor AIC e o valor de AIC do respectivo
 986 modelo; W_i - peso de Akaike; *Evidence ratio*: razão entre o valor de W_i do respectivo modelo
 987 e o W_i do melhor modelo; percentagem dos dias com $p.valor < 0,05$ e $R^2 > 0,60$ obtidos pela
 988 análise de regressão entre os valores observados de oxigênio dissolvido e os valores
 989 estimados; n - número de dias utilizados para cálculo do AIC em cada modelo. Os menores
 990 valores de AIC e os valores de W_i mais próximos de 1 representam os modelos que melhor
 991 descrevem a variabilidade dos dados. CA – Lagoa Carioca e DH – Lago Dom Helvécio.

	AIC	Δ_i	W_i	$\frac{W_{<}}{W_i}$	$p < 0,05$	$R^2 > 0,60$	n	
CA	M1	561,22	138,13	$8,93 \times 10^{-31}$	$9,9 \times 10^{+29}$	98%	65%	588
	M2	565,15	142,07	$1,25 \times 10^{-31}$	$7,1 \times 10^{+30}$	98%	64%	588
	M3	568,68	145,59	$2,15 \times 10^{-32}$	$4,1 \times 10^{+31}$	99%	65%	588
	M4	573,61	150,52	$1,82 \times 10^{-33}$	$4,9 \times 10^{+32}$	98%	63%	588
	M5	832,48	409,39	$1,12 \times 10^{-89}$	$7,9 \times 10^{+88}$	97%	63%	581
	M6	781,88	358,80	$1,08 \times 10^{-78}$	$8,2 \times 10^{+77}$	97%	62%	575
	M7	659,79	236,70	$3,52 \times 10^{-52}$	$2,5 \times 10^{+51}$	96%	65%	584
	M8	677,40	254,31	$5,28 \times 10^{-56}$	$1,7 \times 10^{+55}$	97%	62%	583
	M9	641,84	218,76	$2,78 \times 10^{-48}$	$3,2 \times 10^{+47}$	99%	74%	587
	M10	615,78	192,69	$1,27 \times 10^{-42}$	$7,0 \times 10^{+41}$	99%	72%	585
	M11	423,09	0,00	$8,84 \times 10^{-1}$	$1,0 \times 10^0$	100%	76%	587
	M12	427,14	4,06	$1,16 \times 10^{-1}$	$7,6 \times 10^0$	99%	75%	587
DH	M1	83,92	150,15	$2,44 \times 10^{-33}$	$4,0 \times 10^{+32}$	93%	60%	554
	M2	120,14	186,37	$3,33 \times 10^{-41}$	$3,0 \times 10^{+40}$	93%	59%	554
	M3	10,22	76,45	$2,46 \times 10^{-17}$	$4,0 \times 10^{+16}$	93%	61%	554
	M4	38,45	104,69	$1,82 \times 10^{-23}$	$5,4 \times 10^{+22}$	92%	60%	554
	M5	692,31	758,54	$1,89 \times 10^{-165}$	$5,2 \times 10^{+164}$	92%	57%	552
	M6	677,61	743,84	$2,95 \times 10^{-162}$	$3,3 \times 10^{+161}$	91%	55%	552
	M7	391,86	458,09	$3,31 \times 10^{-100}$	$3,0 \times 10^{+99}$	91%	57%	552
	M8	499,05	565,28	$1,75 \times 10^{-123}$	$5,6 \times 10^{+122}$	91%	55%	553
	M9	218,02	284,26	$1,85 \times 10^{-62}$	$5,3 \times 10^{+61}$	97%	69%	554
	M10	193,92	260,15	$3,18 \times 10^{-57}$	$3,1 \times 10^{+56}$	97%	68%	554
	M11	-66,23	0,00	$9,83 \times 10^{-1}$	$1,0 \times 10^0$	97%	70%	552
	M12	-58,08	8,15	$1,67 \times 10^{-2}$	$5,9 \times 10^{+1}$	96%	70%	553

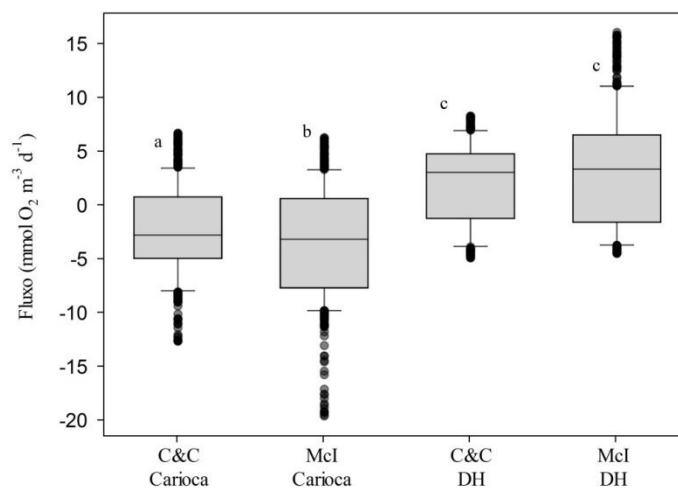
992

993 Os 2 melhores modelos, de acordo com o AIC, foram aqueles que utilizaram a
 994 fotoinibição (M11 e M12; Eq. 2c), seguido dos modelos lineares de cálculo do GPP (M1-M4;
 995 Eq. 2b) e por último os modelos que utilizavam a equação 2c (M5-M8).

996 Em todos os modelos, mais de 91% dos dias apresentaram $p.valor < 0,05$ e para mais
 997 de 55% dos dias R^2 foi maior que 0,6 (Tabela 4). Em concordância com o critério AIC, os

998 modelos 11 e 12 foram os que obtiveram maior porcentagem de dias com $p.valor < 0,05$
999 (Carioca 100 e 99%; DH 97 e 96%) e com $R^2 > 0,6$ (Carioca 75 e 76%; DH 70%).

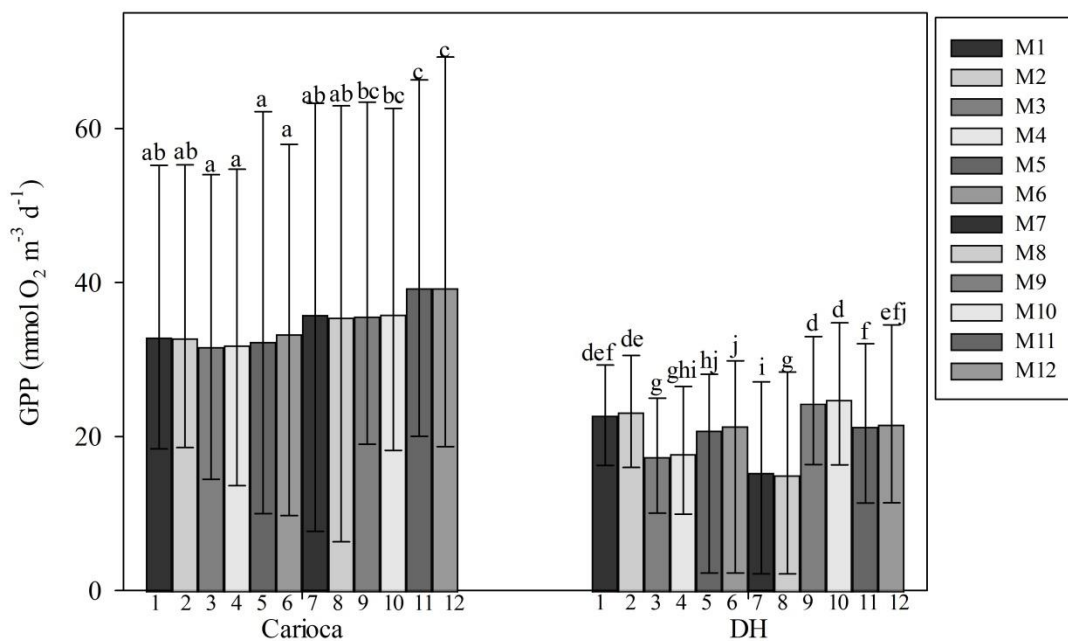
1000 Os valores de fluxo de oxigênio entre água e a atmosfera foram estatisticamente
1001 diferentes entre as duas lagoas (Análise de Variância de Kruskal-Wallis em Categorias $p <$
1002 $0,001$ seguida de Teste Dunn $p < 0,05$; Fig 1). Comparando as duas abordagens para o cálculo
1003 de fluxo (C&C – Eq. 5a; ou McI – Eq. 5b), houve diferença estatística entre as duas
1004 abordagens na Lagoa Carioca (Análise de Variância de Kruskal-Wallis em Categorias $p <$
1005 $0,001$ seguida de Teste Dunn - $Q = 2,08$; $p < 0,05$), mas no lago Dom Helvécio os valores de
1006 fluxo foram estatisticamente iguais. Ao longo dos dois anos de estudo a média do fluxo na
1007 lagoa Carioca foi de $-2,319 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (C&C) e $-3,629 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (McI) e na lagoa
1008 DH foi de $2,051 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (C&C) e $3,100 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (McI). Sendo que no Lago
1009 DH, o fluxo foi positivo na maior parte do período de estudo (68% dos dias), indicando fluxo
1010 líquido de oxigênio da atmosfera para a água.



1011

1012 **Figura 1.** Fluxo de oxigênio entre atmosfera e água nos lagos Carioca e Dom Helvécio (DH)
1013 entre maio-2011 e dezembro-2012. C&C (Cole & Caraco 1998, Eq. 5a) e McI (MacIntyre et
1014 al. 2010; Eq. 5b). Letras iguais significam que não há diferença estatística entre os fluxos. As
1015 linhas horizontais nas caixas indicam 90, 75, 50 (mediana), 25 e 10 percentis e os pontos
1016 representam *outliers*.

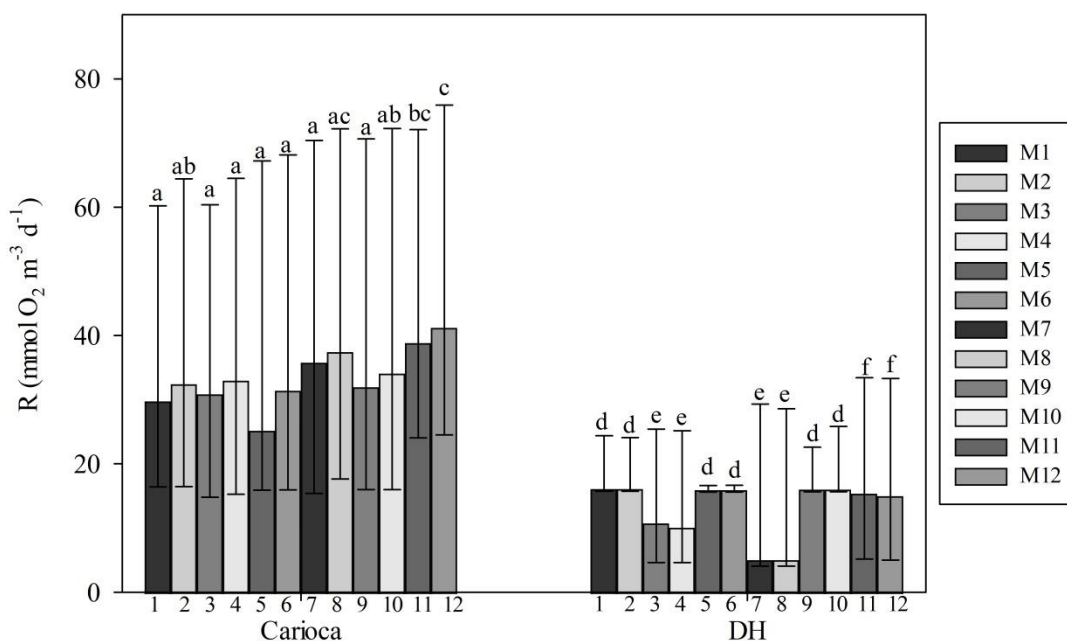
1017 As taxas metabólicas, por sua vez, apresentaram valores diferentes de acordo com o
 1018 modelo escolhido (Fig. 2 a 4). As médias das taxas diárias de GPP e R mais altas foram as do
 1019 modelo 12 na Lagoa Carioca (GPP 55,06 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹; R 59,40 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹) e as do
 1020 modelo 10 no Lago DH (GPP 29,66 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹; R 26,93 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹) e as menores
 1021 foram as do modelo 3 na Lagoa Carioca (GPP 43,38 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹; R 45.66 55,06 mmol
 1022 O₂ m⁻³ d⁻¹) e as do modelo 7 (GPP 20,54 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹) e 4 no Lago DH (R 18.64 mmol O₂
 1023 m⁻³ d⁻¹). Com exceção dos modelos M5 a M8, a média diária da produtividade líquida (NEP)
 1024 no Lago DH foi positiva. Já a produtividade líquida média da Lagoa Carioca foi negativa em
 1025 todos os modelos.



1026
 1027 **Figura 2.** Produção primária bruta (GPP) na camada de mistura dos lagos Carioca e Dom
 1028 Helvécio (DH), entre maio-2011 e dezembro-2012. Barras de erro representam 75 e 25
 1029 percentis e as colunas representam a mediana. Letras iguais significam que não há diferença
 1030 estatística entre os modelos (análise de variância em categorias de Kruskal-Wallis $p < 0,001$
 1031 seguida de teste de Dunn $p < 0,05$).

1032 Para avaliar se havia diferença significativa entre os modelos foi realizada a análise de
 1033 variância em categorias de Kruskal-Wallis, uma vez que os dados não apresentavam

1034 distribuição normal. Essa análise demonstrou que havia diferença entre as taxas metabólicas
 1035 de acordo com o modelo utilizado (GPP Carioca: $H = 97,559$ $p < 0,001$; GPP DH: $H =$
 1036 $486,036$ $p < 0,001$; R Carioca: $H = 72,053$ $p < 0,001$; R DH: $H = 486,026$ $p < 0,001$; NEP
 1037 Carioca: $H = 29,847$ $p < 0,001$; NEP DH: $H = 101,321$ $p < 0,001$). Em seguida, para se avaliar
 1038 entre quais modelos estava a diferença foi realizada uma comparação múltiplas de pares
 1039 através do teste de Dunn.



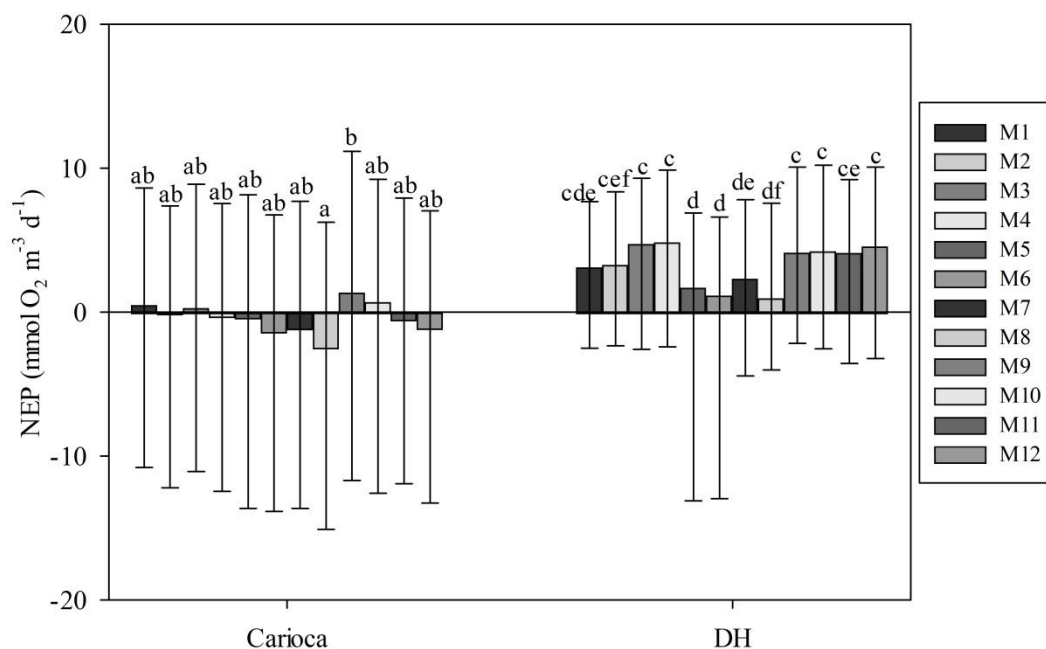
1040

1041 **Figura 3.** Respiração ecossistêmica (R) na camada de mistura dos lagos Carioca e Dom
 1042 Helvécio (DH), entre maio-2011 e dezembro-2012. Barras de erro representam 75 e 25
 1043 percentis e as colunas representam a mediana. Letras iguais significam que não há diferença
 1044 estatística entre os modelos (análise de variância em categorias de Kruskal-Wallis $p < 0,001$
 1045 seguida de teste de Dunn $p < 0,05$).

1046

1047 Em geral, os modelos que utilizaram a mesma equação para GPP e R resultaram em
 1048 valores muito similares de GPP (Fig. 2). Em relação à respiração, a escolha do modelo
 1049 resultou quase sempre em taxas similares de respiração, sendo os modelos 11 e 12 os mais
 diferentes (Fig. 3). Já os valores da produtividade líquida do ecossistema não apresentaram

1050 diferença estatística entre quase todos os modelos, especialmente na Lagoa Carioca, na qual
 1051 apenas os modelos 8 e 9 foram estatisticamente diferentes (Fig. 4).
 1052



1053
 1054 **Figura 4.** Produção primária líquida (NEP) na camada de mistura dos lagos Carioca e Dom
 1055 Helvécio (DH), entre maio-2011 e dezembro-2012. Barras de erro representam 75 e 25
 1056 percentis e as colunas representam a mediana. Letras iguais significam que não há diferença
 1057 estatística entre os modelos (análise de variância em categorias de Kruskal-Wallis $p < 0,001$
 1058 seguida de teste de Dunn $p < 0,05$).

1059 A variabilidade das taxas metabólicas foi acompanhada pela variação dos parâmetros
 1060 livres entre as diferentes equações. No entanto, entre os modelos que utilizaram as mesmas
 1061 equações para cada processo, os parâmetros foram similares (Tabela 5).

1062 A variação nas taxas de GPP pode ser entendida pela variação dos parâmetros P_{max} , α
 1063 e β , uma vez que esses parâmetros foram similares entre os modelos que utilizavam as
 1064 mesmas equações para o cálculo de GPP. Nos modelos 1 a 4, nos quais o GPP foi calculado
 1065 como uma função linear da radiação PAR (Eq. 2a), o valor médio de α foi $3,7 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$
 1066 ¹ por unidade de PAR ($\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) na Lagoa Carioca e 1,95 no Lago DH. Em ambos

1067 os lagos, o valor médio de P_{\max} foi mais elevado nos modelos que consideraram a
 1068 fotoinibição, M9 a M12 (Carioca 51,79 a 61,36 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹; DH 33,83 a 46,25 mmol O₂
 1069 m⁻³ d⁻¹) do que nos modelos 5 a 8 (Carioca 26,64 a 27,87 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹; DH 16,65 a 20,40
 1070 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹). O mesmo pode ser observado para os valores de α .

1071

1072 **Tabela 5.** Média e desvio padrão dos parâmetros livres estimados em cada modelo para as
 1073 lagoas Carioca e Dom Helvécio entre maio-2011 e dezembro-2012. P_{\max} , γ , R_{\max} estão
 1074 expressos em mmol O₂ m⁻³ d⁻¹. α e β estão expressos em mmol O₂ m⁻³ d⁻¹ por unidade de PAR
 1075 (radiação fotossinteticamente ativa; $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

		P_{\max}	A	B	Γ	R_{\max}	n
CA	M1	-	3,7 ± 3,5	-	0,30 ± 0,29	-	576
	M2	-	3,8 ± 3,5	-	0,31 ± 0,30	-	575
	M3	-	3,6 ± 3,5	-	-	1,29 ± 1,43	581
	M4	-	3,7 ± 3,5	-	-	1,33 ± 1,44	578
	M5	26,88 ± 34,81	62,3 ± 196,5	-	0,33 ± 0,37	-	563
	M6	27,87 ± 35,91	59,1 ± 187,2	-	0,34 ± 0,37	-	555
	M7	27,20 ± 35,50	52,1 ± 164,5	-	-	1,52 ± 1,79	563
	M8	26,64 ± 35,84	55,3 ± 172,2	-	-	1,56 ± 1,79	564
	M9	51,79 ± 38,18	27,7 ± 82,2	67,32 ± 130,6	0,34 ± 0,37	-	580
	M10	53,70 ± 38,84	30,4 ± 93,4	68,61 ± 133,3	0,35 ± 0,36	-	579
	M11	61,24 ± 38,89	32,8 ± 96,1	87,49 ± 141,7	-	1,63 ± 1,74	585
	M12	61,36 ± 38,91	37,2 ± 111,3	90,36 ± 145,9	-	1,25 ± 1,25	583
DH	M1	-	2,1 ± 1,6	-	0,15 ± 0,11	-	516
	M2	-	2,1 ± 1,6	-	0,15 ± 0,11	-	513
	M3	-	1,8 ± 1,6	-	-	0,51 ± 0,61	513
	M4	-	1,8 ± 1,7	-	-	0,51 ± 0,62	512
	M5	16,94 ± 24,89	153,9 ± 333,7	-	0,16 ± 0,15	-	506
	M6	16,65 ± 25,20	154,6 ± 331,9	-	0,16 ± 0,15	-	503
	M7	20,40 ± 29,31	67,6 ± 212,4	-	-	0,59 ± 0,77	505
	M8	19,33 ± 29,23	76,9 ± 229,5	-	-	0,59 ± 0,77	505
	M9	36,73 ± 34,21	55,0 ± 169,1	85,63 ± 178,9	0,17 ± 0,15	-	540
	M10	33,83 ± 32,91	71,1 ± 200,1	78,93 ± 174,5	0,17 ± 0,15	-	537
	M11	45,08 ± 35,34	40,7 ± 135,0	99,31 ± 183,5	-	0,68 ± 0,79	535
	M12	46,25 ± 35,76	49,5 ± 153,6	103,83 ± 183,1	-	0,68 ± 0,80	532

1076

1077

1078

1079

1080 **DISCUSSÃO**

1081 Os modelos que incluíam a fotoinibição foram os modelos que apresentaram melhor
1082 desempenho, sendo que segundo o critério de AIC o modelo M11 teve o desempenho muitas
1083 vezes melhor que os demais modelos. Ao contrário do esperado os modelos de saturação
1084 luminosa apresentaram pior desempenho, considerando os valores de AIC, que os modelos
1085 lineares.

1086 O melhor desempenho dos modelos que consideraram a fotoinibição (M9 a M12)
1087 indica que esse é um fenômeno importante para os lagos Carioca e DH. A maior porcentagem
1088 de dias com R^2 acima de 60 e $p < 0,05$ nos modelos M9 a M12, em comparação aos modelos
1089 que não consideraram a fotoinibição, demonstrou a ocorrência de fotoinibição em vários dias
1090 do estudo. Apesar de ter sido observada em experimentos *ex situ*, a diminuição da
1091 produção após nível crítico de luz em lagos não é relatada com frequência (Torremorell et al.
1092 2009). Esse fato é decorrente da atenuação da luz na coluna d'água, o que diminui a
1093 quantidade de luz disponível para os organismos fotossintetizantes (Ostrovsky & Yacobi
1094 2010).

1095 A penetração da radiação solar é determinada pela presença de componentes que
1096 diminuem a quantidade de luz na coluna d'água através da refração e da absorção da energia
1097 luminosa, tais como matéria orgânica dissolvida colorida e sólidos em suspensão (Wetzel
1098 2001). Sendo assim, lagos com baixa concentração de partículas suspensas e baixa
1099 concentração de material dissolvido, como os lagos Carioca e DH, possuem transparência da
1100 água relativamente alta. Isso, somado ao fato de estarem localizados nos trópicos, onde a
1101 incidência solar é alta durante todo o ano, faz com que haja alta quantidade de luz disponível
1102 na coluna d'água em ambos os lagos. Além disso, os dois lagos possuem baixa concentração
1103 de nutrientes no epilímnio, o que pode levar a maior índice de inibição solar devido ao
1104 estresse da baixa de nutrientes dos organismos fotossintetizantes (Kriedemann 1999).

1105 Considerando que os lagos Carioca e DH experimentaram dias com fotoinibição, era
1106 esperado que os modelos com saturação luminosa (M5 a M8) apresentassem melhor
1107 desempenho que os modelos lineares (M1 a M4), porém isso não aconteceu. Apesar do pior
1108 desempenho dos modelos 5 a 8 (saturação luminosa), as estimativas de GPP e R foram
1109 similares entre os modelos 1 a 8, o que levou a resultados de NEP similares entre esses
1110 modelos. Tudo isso demonstra que a escolha entre os modelos lineares (M1 a M4) e de
1111 saturação luminosa (M5 a M8) leva, em geral, a resultados semelhantes. Porém, valores
1112 diferentes de GPP, R e NEP entre os modelos demonstram que a escolha dos modelos é
1113 importante para entender o metabolismo dos lagos, podendo haver, sub ou super, estimativas
1114 das taxas de GPP o que leva a diferenças na estimativa da produtividade líquida do sistema e
1115 a interpretação equivocada do papel do corpo d'água no ciclo do carbono.

1116 Em relação ao fluxo de oxigênio entre a atmosfera e a água, não houve diferença
1117 estatística entre as duas abordagens utilizadas no lago DH. O fluxo na interface ar-água
1118 depende de dois fatores principais: o gradiente de concentração do gás e o coeficiente de
1119 transferência gasosa (k). Este último é usualmente estimado usando modelos baseados na
1120 velocidade do vento (U), no entanto a relação de k com a velocidade do vento é praticamente
1121 inexistente quando $U < 3 \text{ m.s}^{-1}$ (Cole & Caraco 1998). Além do vento, a convecção e eventos
1122 de chuva são outros fatores determinantes de k . Apenas em 7% do tempo o vento na Lagoa
1123 Carioca foi acima de 3 m.s^{-1} e no Lago DH, apenas em 8% do tempo, sendo provável que
1124 outros fatores, tais como eventos de chuva, sejam mais importantes que o vento para o fluxo
1125 na interface ar-água nesses dois lagos. A diferença significativa entre os valores de fluxo
1126 estimados pela abordagem C&C (Eq. 5a) e a abordagem McI (Eq. 5b) ocorreu apenas para a
1127 Lagoa Carioca. De fato, em lagos menores, a contribuição relativa do processo de convecção
1128 para a velocidade da transferência gasosa entre a atmosfera e a água é maior do que a da

1129 velocidade do vento (Read et al 2012), sendo que, apenas a abordagem McI (Eq. 5b) leva em
1130 consideração a variação na temperatura da camada de mistura para o cálculo de k .

1131 Tanto na Lagoa Carioca, quanto no Lago DH, os modelos 11 e 12 apresentaram os
1132 melhores desempenho. Porém, esse resultado pode ser diferente em lagos com condições
1133 ambientais distintas. Lagos com alta turbidez e eutróficos podem nunca chegar a atingir a
1134 saturação e muito menos experienciar fotoinibição. Nesse caso os modelos mais simples (*i.e.*
1135 com menos parâmetros) poderão ser suficientes para explicar a variação na concentração de
1136 oxigênio. Da mesma forma, lagos sujeitos a ventos mais fortes podem apresentar diferenças
1137 relativas ao modelo de fluxo ar-água utilizado. Embora os modelos testados tenham tido
1138 desempenho adequado, a variação de oxigênio em alguns dias permaneceu não explicada. As
1139 causas dessa variação podem ser ruídos inerentes aos sensores de oxigênio dissolvido (Coloso
1140 et al. 2011) ou ainda processos não abordados como fotorrespiração, troca de oxigênio entre
1141 as camadas do lago (Sadro et al. 2011a) ou entrada de água com diferentes concentrações de
1142 oxigênio na camada de mistura (MacIntyre et al. 2010).

1143 A inclusão da fotoinibição foi de extrema importância para as estimativas do
1144 metabolismo na Lagoa Carioca e DH, aumentando o poder de respostas dos modelos
1145 avaliados. É importante que o mesmo teste seja feito em um conjunto maior de lagos que
1146 compreendam diferentes gradientes de condições ambientais para que possamos averiguar a
1147 possibilidade de padronização metodológica ou se será necessário adequar o modelo para
1148 cada ambiente estudado.

1149

1150 **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

1151 Batt, R. D., and S. R. Carpenter. 2012. Free-water lake metabolism : addressing noisy time
1152 series with a Kalman filter. *Limnol. Oceanogr. Methods* **10**: 20–30.

- 1153 Bezerra-Neto, J. F., L. S. Briguenti, and R. M. Pinto-Coelho. 2010. A new morphometric
1154 study of Carioca Lake, Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais State,
1155 Brazil. *Acta Sci. Biol. Sci.* **32**: 49–54.
- 1156 Bezerra-Neto, J. F., and R. M. Pinto-Coelho. 2008. Morphometric study of Lake Dom
1157 Helvécio , Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais , Brazil : a re-
1158 evaluation. *Acta Limnol. Bras.* **20**: 161–167.
- 1159 Brookes, J. D., R. H. Regel, and G. G. Ganf. 2003. Changes in the photo-chemistry of
1160 *Microcystis aeruginosa* in response to light and mixing. *New Phytol.* **158**: 151–164.
- 1161 Christensen, J. P. A., K. Sand-Jensen, and P. A. Staehr. 2013. Fluctuating water levels control
1162 water chemistry and metabolism of a charophyte-dominated pond. *Freshw. Biol.* **58**:
1163 1353–1365.
- 1164 Cole, J. I., and N. F. Caraco. 1998. Atmospheric exchange of carbon dioxide in a low-wind
1165 oligotrophic the addition of SF , lake measured by. *Limnol. Oceanogr.* **43**: 647–656.
- 1166 Cole, J. J., M. L. Pace, S. R. Carpenter, and J. F. Kitchell. 2000. Persistence of net
1167 heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnol.*
1168 *Oceanogr.* **45**: 1718–1730.
- 1169 Coloso, J. J., J. J. Cole, and M. L. Pace. 2011. Difficulty in Discerning Drivers of Lake
1170 Ecosystem Metabolism with High-Frequency Data. *Ecosystems* **14**: 935–948.
- 1171 Diehl, S., S. Berger, R. Ptacnik, and A. Wild. 2002. Phytoplankton, light, and nutrients in a
1172 gradient of mixing depths: field experiments. *Ecology* **83**: 399–411.
- 1173 Domingues, R. B., T. P. Anselmo, A. B. Barbosa, U. Sommer, and H. M. Galvão. 2011. Light
1174 as a driver of phytoplankton growth and production in the freshwater tidal zone of a
1175 turbid estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **91**: 526–535.
- 1176 Granéli, W., M. Lindell, B. De Faria, and F. de A. Esteves. 1998. Photoproduction of
1177 dissolved inorganic carbon in temperate and tropical lakes—dependence on wavelength
1178 band and dissolved organic carbon concentration. *Biogeochemistry* **43**: 175–195.
- 1179 Hanson, P. C., D. L. Bade, S. R. Carpenter, and T. K. Kratz. 2003. Lake metabolism:
1180 Relationships with dissolved organic carbon and phosphorus. *Limnol. Oceanogr.* **48**:
1181 1112–1119.
- 1182 Hanson, P. C., S. R. Carpenter, N. Kimura, C. Wu, S. P. Cornelius, and T. K. Kratz. 2008.
1183 Evaluation of metabolism models for free-water dissolved oxygen methods in lakes.
1184 *Limnol. Oceanogr. Methods* **6**: 454–465.
- 1185 Jassby, A. D., and T. Platt. 1976. Mathematical formulation of the relationship between
1186 photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **21**: 540–547.
- 1187 Kriedemann, P. E. 1999. Photoinhibition and photoprotection, *In* B.J. Atwell, P.E.
1188 Kriedemann, and C.G.N. Turnbull [eds.], *Plants in Action Adaptation in Nature,*
1189 *Performance in Cultivation.* Macmillan Education Australia Pty Ltd.

- 1190 Laas, A., P. Nõges, T. Kõiv, and T. Nõges. 2012. High-frequency metabolism study in a large
1191 and shallow temperate lake reveals seasonal switching between net autotrophy and net
1192 heterotrophy. *Hydrobiologia* **694**: 57–74.
- 1193 Lewis, W. 2010. Biogeochemistry of tropical lakes. *Verh Int Verein Limnol* **30**: 1595–1603.
- 1194 MacIntyre, S., A. Jonsson, M. Jansson, J. Aberg, D. E. Turney, and S. D. Miller. 2010.
1195 Buoyancy flux, turbulence, and the gas transfer coefficient in a stratified lake. *Geophys.*
1196 *Res. Lett.* **37**: n/a–n/a.
- 1197 Marotta, H. 2006. Os fatores reguladores do metabolismo aquático e sua influência sobre o
1198 fluxo de dióxido de carbono entre os lagos ea atmosfera. *Oecologia Bras.* **10**: 177–185.
- 1199 McNair, J. N., L. C. Gereaux, A. D. Weinke, M. R. Sesselmann, S. T. Kendall, and B. a.
1200 Biddanda. 2013. New methods for estimating components of lake metabolism based on
1201 free-water dissolved-oxygen dynamics. *Ecol. Modell.* **263**: 251–263.
- 1202 Monteith, J. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J. Appl. Ecol.* **9**:
1203 747–766.
- 1204 Odum, H. T. 1956. Primary Production in Flowing Waters. *Limnol. Oceanogr.* 103–117.
- 1205 Osmond, C. B., and S. C. Grace. 1995. Perspectives on photoinhibition and photorespiration
1206 in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of
1207 photosynthesis? *J. Exp. Bot.* **46**: 1351–1362.
- 1208 Ostrovsky, I., and Y. Z. Yacobi. 2010. Sedimentation flux in a large subtropical lake:
1209 Spatiotemporal variations and relation to primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* **55**:
1210 1918–1931.
- 1211 Platt, T., C. L. Gallegos, and W. G. Harrison. 1980. Photoinhibition of photosynthesis in
1212 natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.* **38**: 687–701.
- 1213 Prairie, Y. T., D. F. Bird, and J. J. Cole. 2002. The summer metabolic balance in the
1214 epilimnion of southeastern Quebec lakes. *Limnol. Oceanogr.* **47**: 316–321.
- 1215 R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing.
1216 R Foundation for Statistical Computing.
- 1217 Read, J. S., D. P. Hamilton, A. R. Desai, K. C. Rose, S. MacIntyre, J. D. Lenters, R. L.
1218 Smyth, P. 597 C. Hanson, J. J. Cole, P. A. Staehr, J. A. Rusak, D. C. Pierson, J. D.
1219 Brookes, A. Laas, and 598 C. H. Wu1. 2012. Lake-size dependency of wind shear and
1220 convection as controls on gas 599 exchange. *Geophys. Res. Lett.* **39**: n/a–n/a, doi:
1221 10.1029/2012GL051886
- 1222 Sadro, S., J. M. Melack, and S. MacIntyre. 2011a. Depth-integrated estimates of ecosystem
1223 metabolism in a high-elevation lake (Emerald Lake, Sierra Nevada, California). *Limnol.*
1224 *Oceanogr.* **56**: 1764–1780.

- 1225 Sadro, S., J. M. Melack, and S. MacIntyre. 2011b. Spatial and Temporal Variability in the
 1226 Ecosystem Metabolism of a High-elevation Lake: Integrating Benthic and Pelagic
 1227 Habitats. *Ecosystems* **14**: 1123–1140.
- 1228 Solomon, C. T., D. A. Bruesewitz, D. C. Richardson, K. C. Rose, M. C. Van de Bogert, P. C.
 1229 Hanson, T. K. Kratz, B. Larget, R. Adrian, B. L. Babin, C.-Y. Chiu, D. P. Hamilton, E.
 1230 E. Gaiser, S. Hendricks, V. Istvánovics, A. Laas, D. M. O'Donnell, M. L. Pace, E.
 1231 Ryder, P. A. Staehr, T. Torgersen, M. J. Vanni, K. C. Weathers, and G. Zhu. 2013.
 1232 Ecosystem respiration: Drivers of daily variability and background respiration in lakes
 1233 around the globe. *Limnol. Oceanogr.* **58**: 849–866.
- 1234 Staehr, P. A., D. Bade, M. C. Van de Bogert, G. R. Koch, C. Williamson, P. Hanson, J. J.
 1235 Cole, and T. Kratz. 2010. Lake metabolism and the diel oxygen technique: State of the
 1236 science. *Limnol. Oceanogr. Methods* **8**: 628–644.
- 1237 Staehr, P. A., J. M. Testa, W. M. Kemp, J. J. Cole, K. Sand-Jensen, and S. V. Smith. 2012.
 1238 The metabolism of aquatic ecosystems: history, applications, and future challenges.
 1239 *Aquat. Sci.* **74**: 15–29.
- 1240 Torremorell, A., M. E. Llamas, G. L. Pérez, R. Escaray, J. Bustingorry, and H. Zagarese.
 1241 2009. Annual patterns of phytoplankton density and primary production in a large,
 1242 shallow lake: the central role of light. *Freshw. Biol.* **54**: 437–449.
- 1243 Webb, W. L., M. Newton, and D. Starr. 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*.
 1244 *Oecologia* **17**: 281–291.
- 1245 Wetzel, R. G. 2001. *Limnology: lake and river ecosystems*, 1st ed. Academic Press.
- 1246 Yvon-Durocher, G., J. M. Caffrey, A. Cescatti, M. Dossena, P. del Giorgio, J. M. Gasol, J. M.
 1247 Montoya, J. Pumpanen, P. a Staehr, M. Trimmer, G. Woodward, and A. P. Allen. 2012.
 1248 Reconciling the temperature dependence of respiration across timescales and ecosystem
 1249 types. *Nature* **487**: 472–6.

1250

CAPÍTULO 3

1251

Submetido a Limnology and Oceanography

1252

1253 **Seasonal changes in metabolic rates of two tropical lakes: The role of water column**

1254

stability

1255

1256 Ludmila Silva Brighenti^{1*}, Laura Martins Gagliardi¹, Peter Anton Staehr², Luciana Pena

1257 Mello Brandão¹, Eliane Côrrea Elias¹, Nelson Azevedo Santos Teixeira de Mello¹, Francisco

1258 Antônio Rodrigues Barbosa¹, José Fernandes Bezerra-Neto¹

1259

1260 *Corresponding author: ludmilasb@gmail.com

1261

1262

1263

1264 **Keywords:** primary production; respiration; seasonality; tropics; mixing; photo-inhibition;

1265 light saturation

1266

1267

1268

1269

1270 **Running head:** Drivers of metabolism in tropical lakes

1271

1272 ACKNOWLEDGMENTS

1273 We thank the Global Lake Ecological Observatory Network (GLEON) for providing
1274 the opportunity to start the collaborations that made this work possible. We are also grateful
1275 for the logistic support by the staff of the Parque Estadual do Rio Doce (PERD) and for the
1276 meteorological data provided by Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE). This study
1277 was funded by Pesquisas Ecológicas de Longa Duração/Conselho Nacional de
1278 Desenvolvimento Científico e Tecnológico (PELD/CNPq) Proc. nº 403698/2012-0 in addition
1279 to support from Fapemig (Proc nº CRA-APQ-02623-10) and from Coordenação de
1280 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) Proc nº 88881.030499/2013-01.
1281 L.S.B. was supported by CAPES. P.A.S. was supported by the Danish Council for
1282 Independent Research Natural Sciences grant nº 10-085238. We also thank two anonymous
1283 reviewers for comments on an earlier version of the manuscript.
1284

1285 ABSTRACT

1286 We studied the importance of environmental drivers for the seasonal dynamics of
1287 gross primary production (GPP), ecosystem respiration (R) and net ecosystem production
1288 (NEP) in two tropical lakes in southeast Brazil (Carioca – CA; and Dom Helvécio - DH),
1289 during 2011 and 2012, using high frequency measurements of dissolved oxygen (DO).
1290 Metabolic rates were approximately twice as high during the fully-mixed winter periods (CA
1291 GPP 86.7 ± 58.2 mmol O₂ m⁻³d⁻¹; R 92.6 ± 75.5 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹; DH GPP 38.6 ± 22.5 mmol
1292 O₂ m⁻³ d⁻¹; R 43.5 ± 34.6 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹; mean \pm standard deviation), compared to the
1293 summer periods (CA GPP 39.0 ± 22.7 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹; R 42.6 ± 31.0 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹; DH
1294 GPP 23.0 ± 13.0 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹; R 17.9 ± 19.0 mmol O₂ m⁻³ d⁻¹). For both lakes, GPP was
1295 ca 30% lower during the warmer and dryer spring of 2012 compared to 2011. Seasonal
1296 changes in GPP and R were negatively correlated to water column stability (GPP $r = -0.82$, p
1297 < 0.001 ; R $r = -0.80$, $p < 0.001$). Periods with high stability coincided with warm waters
1298 which reduced mixing and internal inputs of nutrients from hypolimnetic waters. GPP was
1299 accordingly suppressed in both lakes during summer due to a combination of nutrient
1300 depletion and photo-inhibition. These conditions were more pronounced during the warm and
1301 dry year of 2012, indicating ecosystem responses in carbon cycling to the ongoing regional
1302 climate changes.

1303

1304

1305 INTRODUCTION

1306 Although lakes represent less than 4% of the global surface area (Downing et al.
1307 2006), there is a growing appreciation that they function as hot spots in the global carbon
1308 cycle, due to high terrestrial inputs of organic matter and nutrients stimulating both primary
1309 production and rates of degradation in the lake ecosystem. Studies on air-water gas exchange
1310 suggest that lakes are generally net heterotrophic and a source of CO₂ to the atmosphere with
1311 net carbon fluxes similar to the receiving sea (Cole et al. 2007). Hence gross carbon fixation
1312 from primary production (GPP) is surpassed by rates of carbon mineralization through
1313 autotrophic and heterotrophic respiration (R) causing the net ecosystem production (NEP =
1314 GPP – R) to be overall negative on an annual scale.

1315 Despite the increasing number of studies on lake metabolism, tropical lakes remain
1316 poorly studied, causing a potential bias in our understanding of the importance of
1317 environmental drivers of seasonal changes in carbon cycling in these lakes and their
1318 sensitivity to changes in land use and climate change (Staehr et al. 2012c). As lakes situated
1319 closer to the equator experience less seasonality (Lewis 2010), light is expected to be overall
1320 less limiting in tropical lakes, favoring slightly higher GPP and more net autotrophic
1321 conditions on an annual basis compared to temperate lakes. On the other hand, ultraviolet
1322 radiation (UV) is also associated with photodegradation of organic compounds enhancing the
1323 availability of dissolved organic carbon to bacterial consumption (Amaral et al. 2013) thus
1324 increasing respiration rates. Higher water temperatures in tropical lakes, are also likely to
1325 intensify metabolic processes, including mineralization of organic compounds, leading to net
1326 heterotrophy of many tropical lakes (Marotta et al. 2010).

1327 Tropical lakes, deep enough to stratify, tend to have a short period of vertical mixing
1328 during winter (2-3 months) and remain stratified in the rest of the year (Lewis, 2000). As
1329 internal loading is considered the major nutrient source in large and deep tropical lakes

1330 (O'Reilly et al. 2003), a long stratification period increases the likelihood of nutrient
1331 limitation of the upper mixed layer, potentially reducing GPP more in tropical than temperate
1332 lakes (Lewis 2010). The extent, to which lake mixing stimulates lake primary production or
1333 respiration, therefore likely depends on the magnitude of mixing and allochthonous inputs from
1334 the surrounding catchment.

1335 The aim of this study was to determine the seasonal magnitude and variability in
1336 metabolic rates of two tropical lakes situated in the Atlantic forest (Brazil), and investigate the
1337 importance of limnological and meteorological drivers on observed patterns. We examined
1338 the following hypotheses: (1) High light availability allows primary production of the upper
1339 mixed layer to be light saturated most of the year and exhibit photo-inhibition especially
1340 during summer periods with a shallow mixed layer. (2) The combination of light saturated
1341 conditions and a stable shallow mixed layer during summer causes nutrient depletion of
1342 phytoplankton and lower rates of primary production in the upper mixed layer compared to
1343 the colder, de-stratified and more nutrient rich winter period.

1344

1345 METHODS

1346 *Study area*

1347 The study was conducted in two tropical natural lakes surrounded by rain forest,
1348 Carioca Lake (CA, -19.75°S -42.6°W) and Dom Helvécio Lake (DH, -19.76°S -42.58°W).
1349 These lakes belong to a very unique lake system in Brazil, the Middle Rio Doce, with more
1350 than 250 natural lakes (Fig. 1). The Middle Rio Doce area usually has two well defined
1351 seasons, a dry season (May-September) and a wet season (October-March)
1352 (<http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=bdmep/bdmep>).

1353 CA is a small (perimeter: 1718.6 m, area: 0.14 km², volume: 6.71x10⁵ m³, maximum
1354 depth: 11.8 m, mean depth: 4.8 m; Bezerra-Neto et al. 2010), mesotrophic lake (total

1355 phosphorus 5.6 to 26.3 $\mu\text{g L}^{-1}$; Chlorophyll-a 1.4 to 16.6 $\mu\text{g L}^{-1}$; pH 6.4 to 7.5; measured at 0.5
1356 m between April-2011 and December-2012), with a mixing period through May to August.
1357 DH is a deeper (perimeter: 37700.0 m, area: 5.3 km^2 , volume: $5.94 \times 10^7 \text{ m}^3$, maximum depth:
1358 39.3 m and mean depth 11.2 m; Bezerra-Neto and Pinto-Coelho 2008) and oligotrophic lake
1359 (total phosphorus 4.6 to 12.8 $\mu\text{g L}^{-1}$; Chlorophyll-a 0.6 to 8.9 $\mu\text{g L}^{-1}$; pH 6.6 to 7.8; measured
1360 at 0.5 m between April-2011 and December-2012) with a mixing period through June and
1361 August.

1362

1363 *Environmental variables*

1364 High-frequency data were sampled at every 15 minutes from instrumentation deployed
1365 at the central deep region of each lake for 20 months (from May-2011 to December-2012).
1366 Each buoy was equipped with: 1 dissolved oxygen (DO) and temperature sensor at a depth of
1367 0.5 m (D-OptoLogger, Zebra Tech Ltda.); 1 wind speed sensor at 1 m above the surface
1368 (WE550, Global Water[®]); 1 barometric pressure sensor (WE100, Global Water[®]); 1 solar
1369 radiation sensor at 1.0 m height (only at DH; WE300, Global Water[®]); 1 thermistor chain
1370 (WQ101, Global Water[®]) with sensors placed at depths of 2.5, 3.5, 4.5, 5.5 and 7 m in CA
1371 and at depths of 2.0, 3.5, 4.5, 5.5, 6.5, 7.5, 9.0, 10.0, 12.0, 15.0 and 21.0 m in DH; and light
1372 profiles were measured, between May-2012 and December-2012, at depths of 0.1, 1.0, 2.0
1373 and 3.0 m using a model UA-002 light sensors (HOBO[®]). Air temperature and accumulated
1374 rainfall recorded at every three hours were obtained from a meteorological station located less
1375 than 2 km away from the lakes (<http://sinda.crn2.inpe.br/PCD/>).

1376 Water samples were taken monthly from the upper mixed layer (0.5 m) and analyzed
1377 for chlorophyll-a (Chl-a), total phosphorus (TP), total nitrogen (TN), total suspended solids
1378 (TSS), dissolved organic carbon (DOC) and colored dissolved organic matter (CDOM). Chl-a
1379 was estimated by extraction in 90% acetone adapted from APHA (2005). Total phosphorus

1380 was determined from unfiltered samples according to Mackereth et al. (1978). Total nitrogen
1381 (unfiltered samples) was determined with a TOC analyzer (Shimadzu TOC-5000). For TSS
1382 measurements was used the gravimetric method (AP40 filter). Samples for DOC and CDOM
1383 were 0.22 μm (Whatman GF/F glass-fiber) filtered immediately after collected and stored in
1384 the dark at 4°C. The DOC concentrations were obtained by the method of high temperature
1385 catalytic oxidation using a TOC Analyzer (Shimadzu TOC – 5000A). The CDOM absorption
1386 spectra were measured using a spectrophotometer (Shimadzu UV-1700), between 250 and
1387 700 nm at 1 nm intervals using a 5-cm quartz cuvette and Milli-Q water as a reference. The
1388 absorption coefficients were calculated by the following equation: $a_{\text{CDOM}}(\lambda) = 2.303 \times A / L$,
1389 where "A" is the absorbance at λ and "L" is the cuvette path length in meter. The absorption
1390 coefficient at 700 nm was subtracted from the spectrum to correct for background noise. The
1391 concentrations of CDOM were determined as the absorbance coefficient at 272 nm (Bracchini
1392 et al. 2004).

1393 Underwater light values (lux) obtained from 4 HOBO® light sensors placed at
1394 different depths were converted to photosynthetically active radiation (PAR) according to
1395 Sager and McFarlane (1997) and then log10 transformed. The diffuse light attenuation
1396 coefficient (K_d) was then determined as the linear slope between depth and light. Slopes from
1397 regressions that $R^2 < 0.8$ were excluded of further analysis. K_d values were normalized for
1398 monthly light profiles made with a LiCor underwater radiometer (mod. Li-193SA). Surface
1399 radiation in W m^{-2} was converted to $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ by multiplying by 2.081 according
1400 to Oliveira (2010). Mean daily available light at the upper mixed layer (E_{mean} ; $\text{mol photons m}^{-2}$
1401 s^{-1}) were estimated according to Staehr and Sand-Jensen (2007).

1402 To characterize the water column stability and to identify minor and major mixing
1403 events, we determined the mixing depth (Z_{mix}) and Schmidt Stability (St) using the software
1404 Lake Analyzer (Read et al. 2011).

1405

1406 *Metabolic dynamics*

1407 DO fluctuations were described using the following equation adapted from Odum
1408 (1956):

$$1409 \quad DO_{t+1} = DO_t + GPP - R + F + \varepsilon \quad (1)$$

1410 where DO_{t+1} and DO_t are the DO concentrations (mgL^{-1}) at times $t + 1$ and t ; F is the flux of
1411 O_2 between the lake and the atmosphere; and ε is the process error associated with vertical
1412 and horizontal exchanges of oxygen.

1413 The atmospheric flux was calculated as described by Staehr et al. (2010a):

$$1414 \quad F = k (O_2 - O_{2sat}) / Z_{mix} \quad (2)$$

1415 where O_2 is the actual concentration in the water and O_{2sat} is the concentration in water at
1416 equilibrium with the atmosphere at ambient temperature and pressure, k is the coefficient of
1417 gas exchange for O_2 and Z_{mix} is the mixed layer depth (m). k was calculated as a function of
1418 wind speed at 10 m height (U_{10}) depending on the heating ($T_{t+1} > T_t$) or cooling ($T_{t+1} < T_t$) of
1419 the upper water column according to MacIntyre et al. (2010):

$$1420 \quad k = (1.74 \times U_{10} - 0.15) / 100 \quad \text{if } T_{t+1} > T_t$$
$$1421 \quad k = (2.04 \times U_{10} + 2.0) / 100 \quad \text{if } T_{t+1} < T_t$$

1422 The MacIntyre model was chosen as advective mixing in surface layers are likely a
1423 common phenomenon during night time cooling in tropical lakes (MacIntyre and Melack
1424 1982) and strongly affects the rate of gas exchange with the atmosphere (Read et al. 2012).
1425 Furthermore there are no models available which have been validated for tropical lakes in our
1426 region.

1427 Gross primary production (GPP) was considered as a non-linear function of irradiance
1428 with a degree of photo-inhibition according to the model of Platt et al. (1980).

$$1429 \quad GPP = P_{max} \times \left(1 - e^{(-\alpha I_t / P_{max})}\right) \times \left(e^{(-\beta I_t / P_{max})}\right) \quad (3)$$

1430 where P_{max} is the light saturation point, α is the initial linear slope of the photosynthesis vs.
1431 light relationship, describing the average rate of photosynthesis per unit of PAR, I_t is the
1432 surface PAR ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) measured at time t and β is the degree of photo-inhibition.

1433 Ecosystem respiration (R) was considered as a function of water temperature based on
1434 Christensen et al. (2013):

$$1435 \quad R = R_{max} \times 1.07^{(T_t-30)} \quad (4)$$

1436 where R_{max} is the respiration rate at 30°C and T_t is the water temperature (°C) at time t and at
1437 the same depth of the DO sensor.

1438 The reference point temperature of 30°C was used as the water temperature at the
1439 depth of the DO sensors varied between 23.0 and 33.0 °C and was in average around 27.0 °C.

1440 The parameters of the equations (3) and (4), P_{max} , α , β and R_{max} , were found using an
1441 conjugate-gradient optimization algorithm that minimized the sum of squared errors between
1442 estimated and observed DO for each sonde day and allows to specify lower and upper bound
1443 for each variable (R Development Core Team 2009). R code of the analysis is available upon
1444 first author request.

1445 The parameters P_{max} , α , β and R_{max} were used to estimate DO concentrations at every
1446 30 minutes using the equations above. Then we performed a linear regression between
1447 estimated DO and observed DO, obtaining a p value for each sonde day. The optimized
1448 parameters, P_{max} , α , β and R_{max} , from the days with $p < 0.05$ were subsequently used to
1449 calculate daily metabolic rates using equations 3 and 4 and inserting the 30 minute interval
1450 recordings of surface light and water temperature. NEP was finally calculated as the
1451 difference between daily GPP and R ($NEP = GPP - R$, using positive values for R).

1452

1453

1454

1455 *Degree of light saturation and photo-inhibition*

1456 The degree of light saturation (I_{sat} ; unitless) and photo-inhibition (I_{β} ; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ per
1457 unit of PAR) were calculated using the following equations.

$$1458 \quad I_{\text{sat}} = \tanh\left(\frac{\alpha \times I_0}{P_{\text{max}}}\right) \quad I_{\beta} = \frac{P_{\text{max}}}{\beta} \quad (5,6)$$

1459 where P_{max} , α and β are as described for equation 3 and I_0 is the light hours daily mean of
1460 surface PAR ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

1461 High values of I_{sat} indicate high degree of light saturation (absence of light limitation)
1462 for a given day and high values of I_{β} indicate low degree of photo-inhibition for a given day.
1463 In order to facilitate interpretation and get an index between 0 and 1, I_{β} was divided by the
1464 highest value for each lake.

1465

1466 *Statistical analysis*

1467 Spearman correlation analysis was used to evaluate the relationship between metabolic
1468 rates and environmental variables. Then environmental variables were used as candidate
1469 predictors that maximized the percentage deviance explained in GPP and R through
1470 Generalized Linear Models (GLM). In these models, were assumed Gaussian distribution
1471 with inverse link to predict GPP as a function of water column stability, light availability,
1472 nutrients, DOC, CDOM and Chl-a concentrations and to predict R as a function of water
1473 column stability, water temperature, DOC, CDOM and Chl-a concentrations. The minimal
1474 models were constructed by removing non-significant explanatory variables ($p > 0.05$) from
1475 the complete model, followed by residual analyses and assessment of error distribution
1476 adequacy (Crawley 2007).

1477 The results from GLM and correlation analysis were used to construct a conceptual
1478 diagram of the effects of water column stability on seasonal changes in epilimnic metabolic
1479 rates in CA and DH lakes. The paths coefficients in the diagram were calculated as linear

1480 regression coefficients of the standardized variables, which were obtained though subtracting
1481 the sample mean from all input variable values and then dividing the input variables by their
1482 sample standard deviations (Schielzeth 2010). Z_{mix} for each lake was divided by the
1483 maximum depth of the lake, so values were between 0 and 1. Chl-a was considered as a proxy
1484 for autotrophic biomass. Total suspended solids (TSS) subtracted by Chl-a dry weight
1485 (Christian and Sheng 2003) was considered as a proxy for heterotrophic biomass, since
1486 inorganic suspended solids in CA and DH surface waters were virtually absent in almost
1487 every month, except May-2011 (CA 2.75 mg.l⁻¹; DH 1.3 mg.l⁻¹) and May-2012 (CA 2.0 mg.l⁻¹).
1488 ¹).

1489 Differences among years, seasons and lakes were assessed by parametric *t*-test (two-
1490 sided) or nonparametric Mann-Whitney *U*-test (two-sided) depending on whether
1491 requirements of the *t*-test (normal distribution of data and equality of variances) were
1492 fulfilled. All statistical tests were performed using the package R (R Development Core Team
1493 2009).

1494 To evaluate the coupling between R and GPP we performed geometric mean
1495 regression analysis, allowing us to determine the background respiration level (intercept on
1496 the y-axis) and the strength of the R and GPP coupling (from R^2 and *p*-values).

1497

1498 RESULTS

1499 *Environmental variables*

1500 The rainfall pattern was quite dissimilar between the studied years (Fig. 2). The total
1501 2012 rainfall (Jan-Dec) was 300 mm against 1413 mm in 2011 (Jan-Dec). In 2012, January
1502 was the wettest month and corresponded to 96% of the total rainfall of the year. The average
1503 air temperature in 2011 was 21.1°C (Jan-Dec) and in 2012 was 21.6°C (Jan-Dec), maximum
1504 temperature values occurred during wet seasons and minimum during dry seasons.

1505 Comparing data from May to December of each year, surface water temperatures
1506 were 1.0°C higher in 2012 compared to 2011 (2011 = CA $25.18 \pm 1.95^\circ\text{C}$, DH $25.75 \pm 1.50^\circ\text{C}$;
1507 2012 = CA $26.19 \pm 2.48^\circ\text{C}$, DH $26.86 \pm 2.03^\circ\text{C}$; average \pm standard deviation). As a
1508 consequence of warmer waters, water column stability (Schmidt stability) reached higher
1509 values during 2012 (CA $28.48 \pm 22.54 \text{ J m}^{-2}$; DH $301.35 \pm 158.10 \text{ J m}^{-2}$), than during 2011
1510 (CA $25.54 \pm 15.78 \text{ J m}^{-2}$; DH $190.50 \pm 125.10 \text{ J m}^{-2}$). During the dryer spring of 2012 (Oct-
1511 Dec), water column was furthermore significantly more stable compared to the same period of
1512 2011 (CA $U\text{-test} = 3058$, $p = 0.001$; DH $U\text{-test} = 5523$, $p < 0.001$). Wind speeds at 1 m height
1513 were consistently low in both lakes with values below 3 m s^{-1} during 98% of the time in CA
1514 and 97% of the time in DH. The highest wind speeds occurred during the rainy season (Oct-
1515 Mar) with winds up to 9.0 m s^{-1} in CA and 6.7 m s^{-1} in DH, both in October 2011.

1516 Large seasonal variation in the surface waters was found for both TP and TN reaching
1517 higher concentrations during the dry and colder winter seasons (Fig. 3). TN concentrations at
1518 0.5 m depth were significantly higher during full mixing than during stratified waters in both
1519 lakes (CA $t\text{-test} = -5.122$, $df = 19$, $p < 0.001$; DH $t\text{-test} = -4.795$, $df = 19$, $p < 0.001$). Chl-a
1520 concentrations in CA surface waters were also significantly higher during full vertical mixing
1521 (May-Aug) than in those with stratified waters ($t\text{-test} = -2.564$, $df = 17$, $p < 0.05$). DOC
1522 concentrations in DH upper mixed layer were significantly higher in 2011 than in 2012 in
1523 both mixing and stratified periods ($t\text{-test} = 3.255$, $df = 3$, $p < 0.05$; $t\text{-test} = 5.485$, $df = 6$, $p <$
1524 0.01 ; respectively). Surface waters TP, CDOM and TSS were significantly higher in CA than
1525 DH ($t\text{-test} = -4.284$, $df = 38$, $p < 0.001$; $t\text{-test} = -5.947$, $df = 41$, $p < 0.001$; $t\text{-test} = -3.519$, $df =$
1526 37 , $p < 0.001$; respectively).

1527

1528

1529

1530 *Metabolic dynamics*

1531 For the entire sample period, 99% of sonde days at CA (584 days) and 96% at DH
1532 (533 days) satisfied our model requirements ($p < 0.05$) and were used for estimate metabolic
1533 rates, totaling 1117 sonde days. Days with $p > 0.05$ seem to occur more during spring and
1534 summer, and this assumption means that our model was not good enough to predict DO
1535 variation at those days.

1536 GPP, R and NEP in surface waters (GPP_{epi} , R_{epi} and NEP_{epi} , respectively) varied
1537 considerably among lakes both at weekly and monthly time scales (Fig. 2, Table 2). GPP_{epi}
1538 and R_{epi} rates were greater in CA than in DH ($U\text{-test} = 74724$, $p < 0.001$; $U\text{-test} = 75034$, $p <$
1539 0.001 , respectively) and significantly higher during water mixing periods than during periods
1540 with stratified waters (CA GPP_{epi} $U\text{-test} = 16386$, $p < 0.001$; R_{epi} $U\text{-test} = 21830$, $p < 0.001$;
1541 DH GPP_{epi} $U\text{-test} = 13955$, $p < 0.001$; R_{epi} $U\text{-test} = 13871$ $p < 0.001$). NEP_{epi} rates were
1542 higher in DH than in CA ($U\text{-test} = 117974$, $p < 0.001$) and in DH periods with stratified
1543 waters furthermore had higher NEP_{epi} rates than during water mixing periods ($U\text{-test} = 17724$,
1544 $p < 0.001$) with median value indicating autotrophy during stratified periods (5.99 mmol O_2
1545 $\text{m}^{-3}\text{d}^{-1}$) and heterotrophy during water mixing ($-1.16 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-3}\text{d}^{-1}$). In CA, GPP_{epi} and R_{epi}
1546 daily rates were significantly higher during winter mixing period (May-Aug) of 2011 than
1547 during the same period in 2012 ($U\text{-test} = 1913$, $p < 0.001$; $U\text{-test} = 2674$, $p < 0.001$;
1548 respectively). GPP_{epi} was also significantly higher during spring 2011 than during the dryer
1549 spring in 2012 (CA $U\text{-test} = 1991$, $p < 0.001$; DH $U\text{-test} = 1107$, $p < 0.001$).

1550 Gross primary production in the upper mixed layer (GPP_{epi}) was significantly reduced
1551 during periods of high water column stability (Schmidt stability) and shallow mixed layer
1552 depth in both lakes CA ($r = -0.60$, $p < 0.001$ and $r = 0.49$, $p < 0.001$, respectively) and DH (r
1553 $= -0.50$, $p < 0.001$ and $r = 0.45$, $p < 0.001$, respectively). A similar pattern was observed for
1554 rates of epilimnic respiration in both lakes CA ($r = -0.46$, $p < 0.001$ and $r = 0.43$, $p < 0.001$,

1555 respectively) and DH ($r = -0.37, p < 0.001$ and $r = 0.56, p < 0.001$, respectively). The strong
1556 influence of water column stability and mixed layer depth on GPP_{epi} and R_{epi} was also evident
1557 when we analyzed data from the two lakes together (Table 3). Water column stability reached
1558 higher levels during summer, when GPP_{epi} and R_{epi} rates were low (Fig. 4). Peaks of GPP_{epi}
1559 and R_{epi} occurred during periods of very low water column stability and low wind speed,
1560 despite these periods were colder and with less sunlight.

1561 We evaluated the relative importance of environmental variables considered as
1562 predictors of GPP_{epi} and R_{epi} using a Generalized Linear Regression Model (GLM) For
1563 GPP_{epi} , the minimal adequate model included Schmidt stability (St), TP, TN, Chl-a, E_{mean} and
1564 explained 80.9% of the deviance (Table 4). For R_{epi} , the minimal adequate model included St,
1565 Chl-a, TSS, CDOM, water temperature (Tw) and explained 79.6% of the deviance (Table 4).

1566 Based on the understanding of relationships between lake variables and metabolic
1567 rates obtained via the Spearman correlation analysis (Table 3) and the GLM minimal
1568 adequate models (Table 4) we built a diagram of the effects of environmental drivers on the
1569 seasonal dynamics of GPP and R in the surface waters of CA and DH (Fig. 5). The effect of
1570 water column stability in GPP_{epi} and R_{epi} rates were indirect, being mediated by the influence
1571 of stability in the nutrient and CDOM concentrations in the epilimnion, in the light
1572 availability in the upper mixed layer (E_{mean}) and in autotrophic (i.e Chl-a) and heterotrophic
1573 (i.e TSS - Chl-a) biomass. These variables, on the other hand, have a direct influence on
1574 GPP_{epi} and R_{epi} rates.

1575 Both lakes had a strong coupling between GPP_{epi} and R_{epi} (CA $R^2 = 0.96, p < 0.001$;
1576 DH $R^2 = 0.82, p < 0.001$; geometric regression analysis) indicating that the respiration rates in
1577 the epilimnion are strongly dependent on the primary production occurring there (Fig. 6).
1578 Also the background respiration level (intercept on the y-axis) was not detectable in our
1579 study, suggesting it was very low for both lakes (CA -0.6 and $-7.5 \text{ mmol O}_2\text{m}^{-3}\text{d}^{-1}$; DH -14.0

1580 and $-21.7 \text{ mmol O}_2\text{m}^{-3}\text{d}^{-1}$; 5th and 95th confidence interval percentiles). For DH, especially,
1581 our data suggests that the rate of organic matter decomposition is so strongly coupled to the
1582 activity of the primary producers, that it is necessary a minimum level of GPP for us to
1583 determine R.

1584

1585 *Degree of light saturation and photo-inhibition*

1586 In both lakes, indexes of light saturation (I_{sat}) and photo-inhibition (I_{β}) levels in
1587 surface waters were highly variable during the entire period (Fig. 7). Also there was large
1588 variability in surface light, especially in summer (wet season), but consistently lower light
1589 levels during winter (dry season) (Fig. 2).

1590 The degree of light saturation and the photo-inhibition index were negatively
1591 correlated to E_{mean} in a monthly scale ($r = -0.35, p < 0.05$; $r = -0.46, p < 0.01$, respectively),
1592 which means that more light available in the upper mixed layer concurred with less saturation
1593 of primary production but more photo-inhibition (Table 3). I_{β} were also correlated to Chl-a (r
1594 $= 0.45, p < 0.01$), TP ($r = 0.35, p < 0.05$) and TN ($r = 0.60, p < 0.001$, respectively) indicating
1595 that more nutrients availability and more phytoplankton biomass in surface waters coincide
1596 with less photo-inhibition.

1597

1598 DISCUSSION

1599 *Mixing events and temporal metabolic dynamics*

1600 The magnitude and seasonal variation in metabolic rates in these two tropical lakes, as
1601 well as concentrations of nutrients and organic matter, were strongly influenced by the
1602 strength of the water column stratification and depth of the mixed layer and less on seasonal
1603 changes in light conditions. This indicates that rates of auto- and heterotrophic processes are
1604 strongly controlled by density driven fluxes of organic and inorganic matter within the water

1605 column. A deepening of the mixed layer depth, caused by a meteorologically driven decrease
1606 in water column stability, is therefore likely to cause an injection of nutrients from deeper
1607 layers and also organic matter due to sediment resuspension (Charlton and Lean 1987).
1608 Conversely, a strengthening of the water column stability will lower nutrients inputs to
1609 epilimnion, making phytoplankton nutrient deplete (Diehl et al. 2002), lowering their growth
1610 and biomass, and furthermore result in higher rates of algal loss due to sinking (Reynolds
1611 1989). Elevated water column stability has also been shown to lower DOC availability, as it
1612 reduces sediment resuspension, followed by a reduction in the bacterial biomass (Biddanda
1613 and Cotner 2002). Also, as higher stability decreases the depth of the mixed layer, this leads
1614 to a higher light availability in the upper mixed layer (E_{mean}). While this would normally
1615 stimulate pelagic primary production, we also found that it raises the likelihood of
1616 photosynthetic photo-inhibition. In combination, the meteorological conditions enhancing
1617 water column stability during summer, is likely to cause the observed decrease in GPP and R
1618 rates in the epilimnion (Fig. 5).

1619 Variations in the depth of the mixed layer is known to affect the metabolic balance in
1620 the water column as mixing events provides both inorganic nutrients to DO production by
1621 primary producers in the surface photic zone (Diehl et al. 2002), and organic substrates to DO
1622 consumption by the heterotrophs and dissolved and particulate material which also reduce
1623 light availability to autotrophic production (Cole et al. 2000). Data from a long term
1624 monitoring program conducted on lakes CA and DH supports this interpretation as the
1625 difference between nutrient concentration below and above Z_{mix} ($\Delta\text{Phosphate} = [\text{PO}_4^{-3}]_{\text{below}} -$
1626 $[\text{PO}_4^{-3}]_{\text{above}}$) is smaller during periods of lower water column stability (Table 5). It therefore
1627 seems likely that water column stability is a driving force for exchange of dissolved and
1628 particulate material between deeper and superficial layers. In line with O'Reilly et al. (2003)
1629 findings in an African tropical lake, we find that temperature driven increases in water

1630 column stability, decreases the availability of nutrients in the upper mixed layer thus
1631 decreasing production there. Larger phytoplankton production during fully-mixed period has
1632 also been reported in studies in the Middle Rio Doce area and was related with the nutrients
1633 circulation during dry season (Barbosa and Tundisi 1980; Petrucio and Barbosa 2004). While
1634 the dry, cold and well mixed winter season is the most productive period, it is also the period
1635 with the highest degree of net heterotrophy as indicated by the R vs GPP plots (Fig. 6). So
1636 while more nutrients are available during the full-mixed period, it seems that more organic
1637 matter, not related to primary producers in the system, also becomes available during this
1638 season. Most likely, this organic matter has accumulated in the hypolimnion during summer.
1639 In support of this, hypolimnetic DOC concentrations in CA during the stratified period
1640 (March to mid-May, 2013) were found to be 1.5-fold higher than DOC concentrations in the
1641 epilimnion, and this difference is negligible during the well mixed period (June, 2013) (L.S.
1642 Brighenti unpubl.).

1643 Higher respiration rates during the de-stratified period, due to a release of carbon
1644 substrate from the sediment, have also been reported for temperate lakes (Biddanda and
1645 Cotner 2002; Staehr and Sand-Jensen 2007). However, in those lakes, primary production was
1646 lower during the de-stratified period (winter), due to lower light availability causing a
1647 negative net metabolic balance. While light was slightly lower during the de-stratified winter
1648 period in CA and DH (Fig. 2) our analysis only showed modest levels of light limitation in
1649 this period and only slightly less photo-inhibition compared to summer conditions. Thus the
1650 overall higher metabolic rates in winter, coinciding with efficient vertical mixing with more
1651 nutrient rich bottom waters, indicates that nutrients rather light are the main limiting factor
1652 for primary production in the upper layers of these tropical environments.

1653 In another study conducted in two oligotrophic and shallow lakes (maximum depth
1654 below 10) also from the Middle Rio Doce system, Marotta et al. (2009) did not report

1655 significant differences between CO₂ emissions during stratified and de-stratified periods, and
1656 found that both lakes were prevalently net heterotrophic. The persistence of net heterotrophy
1657 also occurred in CA surface waters (NEP_{epi} < 0 in 54% of the days), in contrast to DH which
1658 had positive NEP_{epi} in 73% of the days during water column stratification against only 47% of
1659 the days during full mixing periods. The higher level of respiration and thus net heterotrophy
1660 in CA suggest higher inputs of allochthonous material, which is supported by higher
1661 concentrations of CDOM and TSS in CA surface waters.

1662 Metabolic rates in CA were 2-times higher than in DH. Although both lakes have low
1663 nutrients levels, algal biomass and rates of primary production reached higher values in CA,
1664 indicating higher inputs of organic matter and nutrients from the surrounding landscape.

1665 Previous studies (Hanson et al. 2007; Nõges, 2009; Staehr et al 2012a) have shown that small
1666 lakes are generally richer in nutrients, algal biomass and dissolved organic matter than large
1667 lakes located in the same surroundings. Since smaller and shallower lakes have higher ratio
1668 between catchment area and lake volume, small lakes are likely to be more influenced by the
1669 surroundings than large ones (Sand-Jensen and Staehr 2009; Staehr et al. 2012a).

1670 The importance of the water column stability to the metabolic processes in the mixed
1671 layer was further evidenced by the differences between the two years of this study. Higher
1672 temperatures coupled with reduced rainfall during spring of 2012 were reflected in increased
1673 stability of the water column resulting in reduction of nutrients and primary production in
1674 surface waters of both lakes. These results corroborate the predictions regarding climate
1675 change in the tropics, especially in regions of southeastern Brazil, indicating the increase in
1676 temperature and changes in the frequency of precipitation events, with overall less rainfall in
1677 all seasons (Marengo et al. 2009), leading to higher water column stability and so decreased
1678 nutrients concentrations in the upper layers and consequently decreasing primary production
1679 (O'Reilly et al. 2003).

1680

1681 *Light saturation and photo-inhibition*

1682 Confirming hypothesis 1, there were no strong seasonal pattern in light saturation (I_{sat})
1683 or photo-inhibition (I_{β}) levels in surface waters throughout the years for both lakes, as both
1684 indices were highly variable during the entire period. This was mostly due to overall high
1685 levels of surface irradiance but with a large day-to-day variability especially in the wet
1686 summer affected by clouds. Despite the low seasonality in surface irradiance, consistently
1687 lower light levels during winter (30% lower) concurred with less photo-inhibition (ca 50%
1688 lower) in the epilimnion than during summer.

1689 Lower nutrients concentrations (TN and TP) in the epilimnion during stratification
1690 periods (summer) concurred with higher photo-inhibition levels. Lack of nutrients can cause
1691 the photosynthetic apparatus of phytoplankton to be more susceptible to photo-inhibition as
1692 nutritional deficiency may reduce the tolerance of photosystem II to UVB stress (Bouchard et
1693 al. 2008). However, the occurrence of photo-inhibition was also observed during the winter,
1694 despite the higher nutrients concentrations in the water column during this period. Barbosa
1695 and Tundisi (1980) reported that the occurrence of photo-inhibition in surface waters of CA
1696 can be even more pronounced in winter than in summer, causing elevated rates of primary
1697 production to occur at depths corresponding to 50% of light penetration.

1698

1699 *Where is the production occurring?*

1700 In lakes deep enough to experience thermal stratification, the euphotic zone can
1701 extend throughout the mixed layer (Coloso et al. 2008; Obrador et al. 2014). And for warm-
1702 monomitic lakes, as CA and DH, this pattern can persist for an expressive part of the year,
1703 especially because, during summer, when thermal stratification is more intense water
1704 transparency is also higher and so light can reach layers below the bottom of the metalimnion,

1705 where the nutrient concentrations are higher than in the more superficial layers (Table 5).
1706 During the stratified summer period at least 65% of the lake volume was, according the
1707 hypsographic tables, likely affecting the 0.5 m sonde measurements in both lakes. However,
1708 as the euphotic zone was deeper than Z_{mix} , significant production was likely to occur below
1709 Z_{mix} . During summer stratification, the ratio of Z_{mix} to Z_{eu} was on average 0.8 in CA and 0.9
1710 in DH. According to Obrador et al. (2014) this implies that our current single sonde
1711 measurements are likely to miss 20% of total water column primary production in CA and
1712 10% in DH.

1713 As primary production in aquatic system is largely limited by nutrients and light, or by
1714 a combination of these two factors (Fahnenstiel et al. 2000) it is expected for lakes such as
1715 CA and DH to have a deep-water chlorophyll maxima (Fee 1976). Higher GPP and R rates in
1716 CA and DH are therefore likely to occur in the more nutrient rich metalimnion provided that
1717 sufficient light is available (Obrador et al. 2014). This assumption is supported by bottle
1718 incubations made at different depths during wet and dry season of 2011 by the long term
1719 ecological research program. During wet season (December 2011), production was 3 times
1720 higher in metalimnion than at surface in CA and 1.3 times higher in metalimnion than at
1721 surface in DH. During dry fully-mixed season (August 2011) in DH, primary production (PP)
1722 was 3.5 times higher at surface than in metalimnion and although CA still has higher
1723 production in deeper layers, primary production in the metalimnion was only 1.2 times higher
1724 in metalimnion than in surface waters (Barbosa, unpubl.). A study conducted in seven lakes of
1725 the Middle Rio Doce basin, including CA and DH, furthermore showed that the highest
1726 carbon fixation rates can occur at depths corresponding to 10% and 1% of incident light
1727 (Petrucio et al. 2006).

1728 The importance of GPP and R rates below the upper mixed layer have been discussed
1729 by many authors (e.g. Sadro et al. 2011a; Staehr et al. 2012b; Obrador et al. 2014), even

1730 though there is no consensus about how metabolic rates changes with depth. At Crampton
1731 Lake (Wisconsin, USA), for example, the rates of GPP decreased dramatically with depth
1732 (Coloso et al. 2008). Other than Sadro et al. (2011a) noticed that during periods of
1733 stratification, GPP and R tended to increase with depth while NEP decreased with depth.
1734 Even though, our study was representative to understand the surface water metabolism in
1735 these two tropical lakes, it is critical to assess metabolic rates at different depths and also in
1736 littoral habitat in order to discuss the whole lake metabolism (Coloso et al. 2008; Sadro et al.
1737 2011b; Staehr et al. 2012b).

1738 The present findings allowed us to confirm that primary production in the epilimnion
1739 experienced light saturation and photo-inhibition in all seasons, whereas increasing light
1740 availability raised the likelihood of photo-inhibition. Primary production accordingly
1741 appeared to be less light-dependent during stratified and nutrient depleted summer and more
1742 light-dependent during de-stratified nutrient rich winter. As increases in water column
1743 stability is associated with a lower Z_{mix} and clearer water, this leads to a higher mean light
1744 availability. Nevertheless reduced inputs of nutrients strongly impeded primary production in
1745 surface waters during summer. These findings confirmed our hypothesis that primary
1746 production and associated rates of respiration in the upper mixed layer were strongly
1747 influenced by mixing and stratification dynamics. Consequently, upwelling of waters rich in
1748 nutrients and organic matter during de-stratified periods resulted in higher GPP and R rates.
1749 This differs from seasonal studies in temperate lakes (Biddanda and Cortner 2002; Staehr et al
1750 2010b), where the upwelling of rich waters during de-stratification events in fall caused
1751 elevated respiration rates due to inputs of reduced organic substances from deeper waters, at
1752 the same time as primary production was limited by low surface light availability. In a climate
1753 change perspective, our study provided evidence of possible responses of carbon cycling in
1754 tropical lakes to ongoing and expected climate changes, which besides changes in

1755 precipitation, wind and air temperature (Marengo et al. 2009) will increase water column
1756 stability (Hambright et al. 1994; MacIntyre et al. 2009; Williamson et al. 2009), causing a
1757 shallower mixed layer and reduced inputs of nutrients to the epilimnion in our lakes. While
1758 this mechanism has previously been argued to decrease primary production in the upper
1759 mixed layer (O'Reilly et al. 2003), we furthermore found that photo-inhibition in the upper
1760 mixed layer is likely to increase, further reducing primary production in tropical lakes.
1761

1762

REFERENCES

- 1763 APHA. 2005. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater, 21st ed.
1764 American Public Health Association.
- 1765 Amaral, J., A. Suhett, S. Melo, and V. Farjalla. 2013. Seasonal variation and interaction of
1766 photodegradation and microbial metabolism of DOC in black water Amazonian
1767 ecosystems. *Aquat. Microb. Ecol.* **70**: 157–168, doi:10.3354/ame01651
- 1768 Barbosa, F. A. R., and J. G. Tundisi. 1980. Primary production of phytoplankton and
1769 environmental characteristics of a shallow quaternary lake at Eastern Brazil. *Arch. für*
1770 *Hydrobiol.* **90**: 139–161.
- 1771 Bezerra-Neto, J. F., L. S. Briguenti, and R. M. Pinto-Coelho. 2010. A new morphometric
1772 study of Carioca Lake, Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais State,
1773 Brazil. *Acta Sci. Biol. Sci.* **32**: 49–54, doi: 10.4025/actascibiolsci.v32i1.4990
- 1774 Bezerra-Neto, J. F., and R. M. Pinto-Coelho. 2008. Morphometric study of Lake Dom
1775 Helvécio , Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais , Brazil : a re-
1776 evaluation. *Acta Limnol. Bras.* **20**: 161–167.
- 1777 Biddanda, B. A., and J. B. Cotner. 2002. Love handles in aquatic ecosystems: the role of
1778 dissolved organic carbon drawdown, resuspended sediments, and terrigenous inputs in
1779 the carbon balance of Lake Michigan. *Ecosystems.* **5**: 431-445, doi: 10.1007/s10021-
1780 002-0163-z
- 1781 Bouchard, J. N., M. L. Longhi, S. Roy, D. A. Campbell, and G. Ferreyra. 2008. Interaction of
1782 nitrogen status and UVB sensitivity in a temperate phytoplankton assemblage. *J. Exp.*
1783 *Mar. Biol. Ecol.* **359**: 67-76, doi: 10.1016/j.jembe.2008.02.022
- 1784 Bracchini, L., A. Cózar, A. M. Dattilo, M. Falcucci, R. Gonzales, S. Loiselle, and V. Hull.
1785 2004. Analysis of extinction in ultraviolet and visible spectra of water bodies of the
1786 Paraguay and Brazil wetlands. *Chemosphere* **57**: 1245–55,
1787 doi:10.1016/j.chemosphere.2004.08.050
- 1788 Charlton, M. N., and D. R. S. Lean. 1987. Sedimentation, Resuspension, and Oxygen
1789 Depletion in Lake Erie (1979). *J. Great Lakes Res.* **13**: 709–723, doi: 10.1016/S0380-
1790 1330(87)71685-2
- 1791 Christensen, J. P. A., K. Sand-Jensen, and P. A. Staehr. 2013. Fluctuating water levels control
1792 water chemistry and metabolism of a charophyte-dominated pond. *Freshw. Biol.* **58**:
1793 1353–1365, doi: 10.1111/fwb.12132
- 1794 Christian, D., and Y. P. Sheng. 2003. Relative influence of various water quality parameters
1795 on light attenuation in Indian River Lagoon. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **57**: 961-971,
1796 doi:10.1016/S0272-7714(03)00002-7
- 1797 Cole, J. J., M. L. Pace, S. R. Carpenter, and J. F. Kitchell. 2000. Persistence of net
1798 heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnol.*
1799 *Oceanogr.* **45**: 1718–1730, doi: 10.4319/lo.2000.45.8.1718

- 1800 Cole, J. J., Y. T. Prairie, N. F. Caraco, W. H. McDowell, L. J. Tranvik, R. G. Striegl, C. M.
1801 Duarte, P. Kortelainen, J. A. Downing, J. J. Middelburg, and J. Melack. 2007. Plumbing
1802 the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget.
1803 *Ecosystems* **10**: 172–185, doi: 10.1007/s10021-006-9013-8
- 1804 Coloso, J. J., J. J. Cole, P. C. Hanson, and M. L. Pace. 2008. Depth-integrated, continuous
1805 estimates of metabolism in a clear-water lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **65**: 712–722, doi:
1806 10.1139/f08-006
- 1807 Crawley, M. J. 2007. *Statistical Computing - An Introduction to Data Analysis using S-Plus*.
1808 John Wiley & Sons, London, UK.
- 1809 Diehl, S., S. Berger, R. Ptacnik, and A. Wild. 2002. Phytoplankton, light, and nutrients in a
1810 gradient of mixing depths: field experiments. *Ecology* **83**: 399–411, doi: 10.1890/0012-
1811 9658(2002)083[0399:PLANIA]2.0.CO;2
- 1812 Downing, J. A., Y. T. Prairie, J. J. Cole, C. M. Duarte, L. J. Tranvik, R. G. Striegl, W. H.
1813 McDowell, P. Kortelainen, N. F. Caraco, and J. M. Melack. 2006. The global abundance
1814 and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnol. Oceanogr.* **51**: 2388–
1815 2397, doi: 10.4319/lo.2006.51.5.2388
- 1816 Fahnenstiel, G. L., R. A. Stone, M. J. McCormick, C. L. Schelske, and S. E. Lohrenz. 2000.
1817 Spring isothermal mixing in the Great Lakes: evidence of nutrient limitation and
1818 nutrient-light interactions in a suboptimal light environment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**:
1819 1901–1910, doi: 10.1139/f00-144
- 1820 Fee, E. J. 1976. The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the
1821 Experimental Lakes Area, northwestern Ontario: Implications for primary production
1822 estimates. *Limnol. Oceanogr.* **21**: 767–783.
- 1823 Hambright, K. D., M. Gophen, and S. Serruya. 1994. Influence of long-term climatic changes
1824 on the stratification of a subtropical, warm monomictic lake. *Limnol. Oceanogr.* **39**:
1825 1233-1242.
- 1826 Hanson, P. C., S. R. Carpenter, J. A. Cardille, M.T. Coe, and L. A. Winslow. 2007. Small
1827 lakes dominate a random sample of regional lake characteristics. *Freshw Biol* **52**: 814–
1828 822.
- 1829 Lewis, W. 2000. Causes for the high frequency of nitrogen limitation in tropical lakes. *Verh*
1830 *Int Verein Limnol* **28**: 210–2013.
- 1831 Lewis, W. 2010. Biogeochemistry of tropical lakes. *Verh Int Verein Limnol* **30**: 1595–1603.
- 1832 MacIntyre, S., J. P. Fram, P. J. Kushner, N. D. Bettez, W. J. O'Brien, J. E. Hobbie, G. W.
1833 Kling. 2009. Climate-related variations in mixing dynamics in an Alaskan arctic lake.
1834 *Limnol. Oceanogr.* **54**: 2401-2417, doi: 10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2401
- 1835 MacIntyre, S., A. Jonsson, M. Jansson, J. Aberg, D. E. Turney, and S. D. Miller. 2010.
1836 Buoyancy flux, turbulence, and the gas transfer coefficient in a stratified lake. *Geophys.*
1837 *Res. Lett.* **37**: n/a–n/a, doi: 10.1029/2010GL044164

- 1838 MacIntyre, S., and J. M. Melack. 1982. Meromixis in a Equatorial African soda lake. *Limnol.*
1839 *Oceanogr.* **27**: 595-609.
- 1840 Mackereth, F. J. H., J. Heron, and J. F. Talling. 1978. Water analysis and some revised
1841 methods for limnologists, Freshwater Biological Association.
- 1842 Marengo, J. A., T. Ambrizzi, R. P. Rocha, L. M. Alves, S. V. Cuadra, M. C. Valverde, R. R.
1843 Torres, D. C. Santos, and S. E. T. Ferraz. 2009. Future change of climate in South
1844 America in the late twenty-first century: intercomparison of scenarios from three
1845 regional climate models. *Clim Dyn* **35**: 1073-1097, doi: 10.1007/s00382-009-0721-6
- 1846 Marotta, H., C. M. Duarte, L. Pinho, and A. Enrich-Prast. 2010. Rainfall leads to increased
1847 pCO₂ in Brazilian coastal lakes. *Biogeosciences* **7**: 1607–1614, doi: 10.5194/bg-7-1607-
1848 2010
- 1849 Marotta, H., L. T. Paiva, and M. M. Petrucio. Changes in thermal and oxygen stratification
1850 patterns coupled to CO₂ outgassing persistence in two oligotrophic shallow lakes of the
1851 Atlantic Tropical Forest, Southeast Brazil. *Limnology* **10**: 195-202, doi:
1852 10.1007/s10201-009-0272-x
- 1853 Nöges, T. 2009. Relationships between morphometry, geographic location and water quality
1854 parameters on European lakes. *Hydrobiologia* **633**: 33–43, doi: 10.1007/s10750-009-
1855 9874-x
- 1856 O'Reilly, C. M., S. R. Alin, P.-D. Plisnier, A. S. Cohen, and B. A. McKee. 2003. Climate
1857 change decreases aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa. *Nature*
1858 **424**: 766–8, doi: 10.1038/nature01833
- 1859 Obrador, B., P. A. Staehr, and J. P. C. Christensen. 2014. Vertical patterns of metabolism in
1860 three contrasting stratified lakes. *Limnol. Oceanogr.*, **59**: 1228–1240, doi:
1861 10.4319/lo.2014.59.4.1228.
- 1862 Odum, H. T. 1956. Primary Production in Flowing Waters. *Limnol. Oceanogr.* 103–117.
- 1863 Oliveira, F. C. 2010. Estimativa da radiação fotossinteticamente ativa para as bacias dos rios
1864 Doce, São Mateus e Jequitinhonha. MSc dissertation. Univ. Fed. Viçosa.
- 1865 Petrucio, M. M., and F. A. R. Barbosa. 2004. Diel variations of phytoplankton and
1866 bacterioplankton production rates in four tropical lakes in the middle Rio Doce basin
1867 (southeastern Brazil). *Hydrobiologia* **513**: 71–76, doi:
1868 10.1023/B:hydr.0000018167.43745.33
- 1869 Petrucio, M. M., F. A. R. Barbosa, and A. L. S. Furtado. 2006. Bacterioplankton and
1870 phytoplankton production in seven lakes in the Middle Rio Doce basin, south-east Brazil.
1871 *Limnologica* **36**: 192-203, doi: 10.1016/j.limno.2006.05.001
- 1872 Platt, T., C. L. Gallegos, and W. G. Harrison. 1980. Photoinhibition of photosynthesis in
1873 natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.* **38**: 687–701.

- 1874 R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical
1875 computing. R Foundation for Statistical Computing.
- 1876 Read, J. S., D. P. Hamilton, A. R. Desai, K. C. Rose, S. MacIntyre, J. D. Lenters, R. L.
1877 Smyth, P. C. Hanson, J. J. Cole, P. A. Staehr, J. A. Rusak, D. C. Pierson, J. D. Brookes,
1878 A. Laas, and C. H. Wu. 2012. Lake-size dependency of wind shear and convection as
1879 controls on gas exchange. *Geophys. Res. Lett.* **39**: n/a–n/a, doi: 10.1029/2012GL051886
- 1880 Read, J. S., D. P. Hamilton, I. D. Jones, K. Muraoka, L. A. Winslow, R. Kroiss, C. H. Wu,
1881 and E. Gaiser. 2011. Derivation of lake mixing and stratification indices from high-
1882 resolution lake buoy data. *Environ. Model. Softw.* **26**: 1325–1336, doi:
1883 10.1016/j.envsoft.2011.05.006
- 1884 Reynolds, C.S. 1989. Physical determinants of phytoplankton succession. *In* Sommer. U.
1885 [ed.], *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*. Springer-Verlag, Berlin,
1886 Heidelberg, New York.
- 1887 Sadro, S., J. M. Melack, and S. MacIntyre. 2011a. Depth-integrated estimates of ecosystem
1888 metabolism in a high-elevation lake (Emerald Lake, Sierra Nevada, California). *Limnol.*
1889 *Oceanogr.* **56**: 1764–1780, doi: 10.4319/lo.2011.56.5.1764
- 1890 Sadro, S., J. M. Melack, and S. MacIntyre. 2011b. Spatial and temporal variability in the
1891 ecosystem metabolism of a high-elevation lake: integrating benthic and pelagic habitats.
1892 *Ecosystems* **14**: 1123–1140, doi: 10.1007/s10021-011-9471-5
- 1893 Sager, J. C., and C. McFarlane. 1997. Radiation, p. 1–30. *In* R.W. Langhans and T.W.
1894 Tibbitts [eds.], *Plant Growth Chamber Handbook*. Iowa Agriculture and Home
1895 Economics Experiment Station Special.
- 1896 Sand-Jensen, K., and P.A. Staehr. 2009. Net heterotrophy in small Danish lakes: A
1897 widespread feature over gradients in trophic status and land cover. *Ecosystems* **12**: 336–
1898 348, doi:10.1007/s10021-008-9226-0
- 1899 Schielzeth, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficient.
1900 *Methods Ecol. Evol.* **1**: 103–113, doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x
- 1901 Staehr, P. A., L. Baastrup-Spohr, K. Sand-Jensen, C., Stedmon. 2012a. Lake metabolism
1902 scales with lake morphometry and catchment conditions. *Aquat Sci* **74**: 155–169, doi:
1903 10.1007/s00027-011-0207-6
- 1904 Staehr, P. A., D. Bade, M. C. Van de Bogert, G. R. Koch, C. Williamson, P. Hanson, J. J.
1905 Cole, and T. Kratz. 2010a. Lake metabolism and the diel oxygen technique: State of the
1906 science. *Limnol. Oceanogr. Methods* **8**: 628–644, doi: 10.4319/lom.2010.8.0628
- 1907 Staehr, P. A., J. P. A. Christensen, R. Batt, and J. Read. 2012b. Ecosystem metabolism in a
1908 stratified lake. *Limnol. Oceanogr.* **57**: 1317–1330, doi: 10.4319/lo.2012.57.5.1317
- 1909 Staehr, P. A., and K. Sand-Jensen. 2007. Temporal dynamics and regulation of lake
1910 metabolism. *Limnol. Oceanogr.* **52**: 108–120, doi: 10.4319/lo.2007.52.1.0108

- 1911 Staehr, P.A., K. Sand-Jensen, A.L. Raun, B. Nielsson, and J. Kidmose. 2010b. Drivers of
1912 metabolism and net heterotrophy in contrasting lakes. *Limnol Oceanogr* **55**:817–830,
1913 doi: 10.4319/lo.2009.55.2.0817
- 1914 Staehr, P. A., J. M. Testa, W. M. Kemp, J. J. Cole, K. Sand-Jensen, and S. V. Smith. 2012c.
1915 The metabolism of aquatic ecosystems: history, applications, and future challenges.
1916 *Aquat. Sci.* **74**: 15–29, doi: 10.1007/s00027-011-0199-2
- 1917 Williamson, C. E., J. E. Saros, W. F. Vincent, and J. P. Smol. 2009. Lakes and reservoirs as
1918 sentinels, integrators, and regulators of climate change. *Limnol. Oceanogr.* **54**: 2273-
1919 2282, doi: 10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2273
- 1920

1921 TABLES

1922

1923 **Table 1.** Water column transparency, chlorophyll-a (Chl-a), total phosphorus (TP), total
1924 nitrogen (TN), dissolved organic carbon (DOC), colored dissolved organic matter (CDOM)
1925 and total suspended solids (TSS) average, maximum and minimum in surface waters (0.5 m)
1926 in Carioca (CA) and Dom Helvécio (DH) lakes between April-2011 and January-2013.

		Secchi	Chl-a	TP	TN	DOC	CDOM	TSS
		depth (m)	($\mu\text{g L}^{-1}$)	(μgL^{-1})	(μgL^{-1})	(mg L^{-1})	(Abs m^{-1}) at 272 nm)	(mg L^{-1})
CA	Average	1.8	7.65	13.85	407.16	5.83	14.31	4.75
	Maximum	2.6	16.62	26.29	684.80	10.72	22.52	13.25
	Minimum	1.2	1.39	5.60	246.10	1.65	9.95	2.00
DH	Average	2.7	4.23	10.06	379.66	5.66	7.93	2.19
	Maximum	4.1	8.86	54.33	695.30	15.26	12.01	4.30
	Minimum	1.7	nd	4.58	229.30	1.54	6.25	0.90

1927 nd not determined as below detection limits

1928

1929 **Table 2.** Monthly average (Avg), maximum (Max) and minimum (Min) daily rates (mmol O₂
1930 m⁻³ d⁻¹) of gross primary production (GPP_{epi}), respiration (R_{epi}) and net ecosystem production
1931 (NEP_{epi}) in surface waters in lakes CA and DH.

		GPP			R			NEP					
		Avg	Max	Min	Avg	Max	Min	Avg	Max	Min			
CA	2011	May	155.22	300.80	46.49	169.92	376.71	4.20	-14.71	49.30	-75.91		
		Jun	116.97	308.22	42.78	118.47	423.80	35.65	-1.50	42.72	-115.59		
		Jul	91.55	179.97	26.72	93.08	228.49	6.61	-1.53	54.92	-59.04		
		Aug	39.48	86.31	14.05	29.12	79.34	3.07	10.36	39.10	-3.20		
		Sep	48.89	117.12	26.21	49.89	162.02	17.51	-1.00	18.96	-44.90		
		Oct	49.97	114.28	19.49	48.74	114.53	3.30	1.23	44.03	-34.11		
		Nov	43.63	117.64	18.02	57.39	165.64	25.25	-13.75	0.62	-72.99		
		Dec	31.74	74.94	10.62	25.06	77.95	4.20	6.67	33.23	-26.39		
		Jan	36.28	99.25	10.16	47.03	115.93	4.97	-10.75	13.20	-65.49		
		Feb	29.23	56.72	12.51	36.09	73.75	7.90	-6.86	13.71	-23.50		
		Mar	36.26	72.26	18.03	48.52	93.45	13.16	-12.27	4.86	-39.14		
		Apr	44.97	77.05	18.59	57.91	106.00	18.90	-12.94	5.28	-33.96		
	2012	May	91.09	153.56	38.91	103.32	189.74	18.70	-12.22	31.59	-73.23		
		Jun	74.16	190.64	11.94	86.13	284.46	3.38	-11.97	28.03	-93.82		
		Jul	52.16	125.87	23.39	59.02	178.60	3.13	-6.86	20.26	-52.72		
		Aug	24.37	42.63	10.19	17.95	46.31	3.17	6.42	20.85	-15.87		
		Sep	26.56	57.60	9.70	24.26	74.48	3.50	2.30	30.00	-16.88		
		Oct	28.77	75.18	3.10	29.55	102.32	4.64	-0.79	10.98	-27.14		
		Nov	31.06	63.83	7.42	36.21	81.49	4.68	-5.15	12.84	-23.32		
		Dec	23.50	49.59	14.28	19.64	52.24	5.64	3.87	13.12	-2.65		
		DH	2011	May	37.14	71.00	11.41	45.90	96.01	4.38	-8.77	7.16	-27.21
				Jun	43.14	90.98	20.14	47.29	124.44	3.27	-4.15	17.91	-35.71
				Jul	50.21	105.59	13.15	64.31	158.00	3.21	-14.10	22.10	-69.94
				Aug	23.24	54.44	6.14	19.15	65.49	3.25	4.09	20.59	-25.08
Sep	26.63			46.01	11.83	22.08	57.75	3.48	4.54	30.98	-12.63		
Oct	23.26			47.56	10.97	17.20	53.07	3.61	6.06	17.77	-17.89		
Nov	19.70			40.01	0.50	12.86	33.38	3.78	6.84	16.14	-7.87		
Dec	26.20			55.53	2.49	6.24	35.77	3.83	19.96	51.14	-33.27		
Jan	21.97			51.85	11.37	13.33	41.08	4.10	8.64	22.76	-7.23		
Feb	13.71			29.87	0.56	7.37	19.78	4.79	6.34	14.90	-4.59		
Mar	16.06			38.95	9.89	13.37	43.97	5.00	2.69	9.15	-7.58		
Apr	15.70			28.23	8.70	14.43	37.07	4.42	1.27	13.39	-8.84		
2012	May	30.54	72.42	0.13	36.49	99.16	5.60	-5.95	18.42	-28.10			
	Jun	33.46	59.98	9.71	35.75	82.29	3.68	-2.29	20.74	-35.78			
	Jul	47.99	121.22	8.87	53.28	165.48	3.43	-5.29	36.48	-62.15			
	Aug	22.23	49.58	5.92	19.11	64.91	3.35	3.12	13.83	-27.04			
	Sep	23.69	68.43	9.92	5.03	21.43	3.52	18.66	64.81	0.22			
	Oct	15.94	39.99	7.08	10.13	22.44	3.69	5.81	20.27	-1.97			
	Nov	15.12	24.88	6.48	8.57	19.19	4.29	6.55	20.32	-6.49			
	Dec	18.54	23.02	11.15	5.63	5.76	5.48	12.91	17.55	5.57			

1932

1933 **Table 3.** Spearman correlation analysis of relationships among metabolic rates and variables
 1934 representing abiotic and biotic conditions of the water column. The analysis is based on data
 1935 from both lakes. Only correlations significant at a $p < 0.05$ are shown. GPP_{epi} , R_{epi} , NEP_{epi} ,
 1936 E_{mean} , I_{sat} , I_{β} and St are monthly means of epilimnetic gross primary production, epilimnetic
 1937 respiration, epilimnetic net ecosystem production, mean light available at upper mixed layer,
 1938 light saturation, photo-inhibition index and Schmidt Stability respectively. Chl-a, TP, TN,
 1939 DOC and CDOM are monthly measurements of Chl-a, total phosphorus, total nitrogen,
 1940 dissolved organic carbon and colored dissolved organic matter concentrations in the upper
 1941 mixed layer respectively. T_w is water temperature at 0.5 m.

	R_{epi}	NEP_{epi}	T_w	E_{mean}	Chl-a	TP	TN	DOC	CDOM	TSS	I_{sat}	I_{β}	St
GPP_{epi}	0.94***	-0.70***	0.58***	-0.51***	0.37*	0.37*	0.51***	0.44**	0.70***	0.68***	0.39*	0.63***	-0.82***
R_{epi}		-0.85***	-0.48**	-0.55***	0.42*		0.49**	0.36*	0.69***	0.66***		0.62***	-0.80***
NEP_{epi}				0.37*	-0.35*				-0.49**	-0.38*		-0.37*	0.50**
T_w				0.70***		-0.37*	-0.83***			-0.49**	0.35*	0.70***	0.62***
E_{mean}						-0.63***				-0.38*	0.35*	-0.46*	0.38*
Chl-a												0.45**	-0.44**
TP							0.46**		0.40*	0.45**		0.35*	-0.56***
TN										0.51**		0.60***	-0.62***
DOC									0.37*				
CDOM										0.69***		0.48**	-0.76***
TSS												0.67***	-0.76***
I_{sat}													
I_{β}													-0.69***

1942 * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, $n = 40$.

1943

1944 **Table 4.** Analysis of deviance of the minimal adequate models showing the effects of the
 1945 descriptor variables described in table 3 on the variation of GPP_{epi} and R_{epi} for both lakes DF
 1946 is the degree of freedom for each model. %DE is the percentage deviance explained and it is a
 1947 measure of the structural goodness-of-fit of the model. Abbreviations for descriptor variables
 1948 follow those described in table 3.

Response variable	Descriptor variables	Deviance	DF	Residual Deviance	F	<i>Pr</i> (>F)	%DE
GPP_{epi}	Chl-a	3309.6	29	27498.6	14.1	0.000931	80.9
	TP	3706.7	28	23791.9	15.8	0.000533	
	TN	7998.5	27	15793.4	34.0	0.000004	
	E_{mean}	3833.2	25	11960.2	16.3	0.000448	
	St	6086.6	24	5873.6	25.9	0.000030	
R_{epi}	Chl-a	5105.8	29	36699	14.9	0.000699	79.6
	CDOM	3737.9	28	32962	10.9	0.002853	
	TSS	14278.8	27	18683	41.8	0.000000	
	Tw	6118.9	26	12564	17.9	0.000273	
	St	4021.6	25	8542	11.8	0.002100	
<hr/>							
	<i>n</i> = 31						

1949

1950

1951

1952 **Table 5.** Difference in concentration of inorganic nutrient sampled below the upper mixed
 1953 layer and in the upper mixed layer of Carioca (CA) and Dom Helvécio (DH) lakes during
 1954 August and December of 2011. Δ Phosphate is the phosphate (PO_4^{-3}) concentration below the
 1955 upper mixed layer minus the phosphate concentration in the upper mixed layer, reported as
 1956 average \pm 95% confidence interval.

		Δ Phosphate	Schmidt Stability (J m^{-2})
Aug-11	CA	-0.07 \pm 0.07	24.17
	DH	0.29 \pm 0.32	103.20
Dec-11	CA	9.45 \pm 0.76	49.55
	DH	1.88 \pm 0.47	363.21

1957

1958

1959 FIGURE LEGENDS

1960 **Figure 1.** Location of Rio Doce State Park, southeast, Brazil (A). The arrows indicate (B)
1961 Carioca Lake and (C) Dom Helvécio Lake in a 3D bathymetric profile view.

1962

1963 **Figure 2.** Seasonal changes in (A) daily average of air temperature (T_{air}), weekly average of
1964 surface photo synthetically active radiation (PAR) and accumulated monthly rainfall; (B)
1965 water temperature profiles, mixed layer depth (Z_{mix}) and euphotic zone depth (Z_{eu}) in Carioca
1966 Lake; (C) Dom Helvécio Lake; and weekly estimates of gross primary production (GPP),
1967 respiration (R) and net ecosystem production (NEP) in surface waters as determined from
1968 continuous O_2 measurements in (D) Carioca Lake and (E) Dom Helvécio Lake from May
1969 2011 to December 2012. R is presented as a negative number to facilitate plotting on the same
1970 graph as GPP.

1971

1972 **Figure 3.** Seasonal changes in epilimnetic measurements of (A) total phosphorus (TP) and
1973 total nitrogen (TN) in Dom Helvécio Lake (DH) and in (B) Carioca Lake (CA); of (C)
1974 chlorophyll-a (Chl-a); and of (D) dissolved organic carbon (DOC).

1975

1976 **Figure 4.** Gross primary production (GPP_{epi}) and respiration (R_{epi}) rates in surface waters and
1977 water column stability measured as Schmidt index from May 2011 to December 2012 in (A)
1978 Carioca Lake and (B) Dom Helvécio Lake.

1979

1980 **Figure 5.** Diagram showing the role of water column stability in epilimnetic gross primary
1981 production (GPP_{epi}) and respiration (R_{epi}) rates. Numbers are standardized coefficients of
1982 linear regressions between the variables. T_{air} and T_w are the air and water temperature,
1983 respectively. U is the wind speed. Z_{mix} is the depth of the mixed layer normalized to the

1984 maximum depth in each lake. E_0 is the surface light and E_{mean} is the mean light available at
1985 the upper mixed layer. TN_{epi} , TP_{epi} and $CDOM_{\text{epi}}$ are total nitrogen, total phosphorus and
1986 colored dissolved organic matter concentrations in the epilimnion respectively. A_{epi} and H_{epi}
1987 are the epilimnetic biomass of autotrophs and heterotrophs in that order. $[O_2]$ is the
1988 concentration of dissolved oxygen in the epilimnion and F is the flux with the atmosphere.
1989

1990 **Figure 6.** Weekly gross primary production (GPP_{epi}) and respiration (R_{epi}) rates in surface
1991 waters of lakes (A) Carioca and (B) Dom Helvécio. The dotted line represents the 1:1 ratio,
1992 black lines are the geometric mean regression lines and dashed lines are the 95% confidence
1993 intervals. Open circles are stratified periods and closed ones fully-mixed periods.

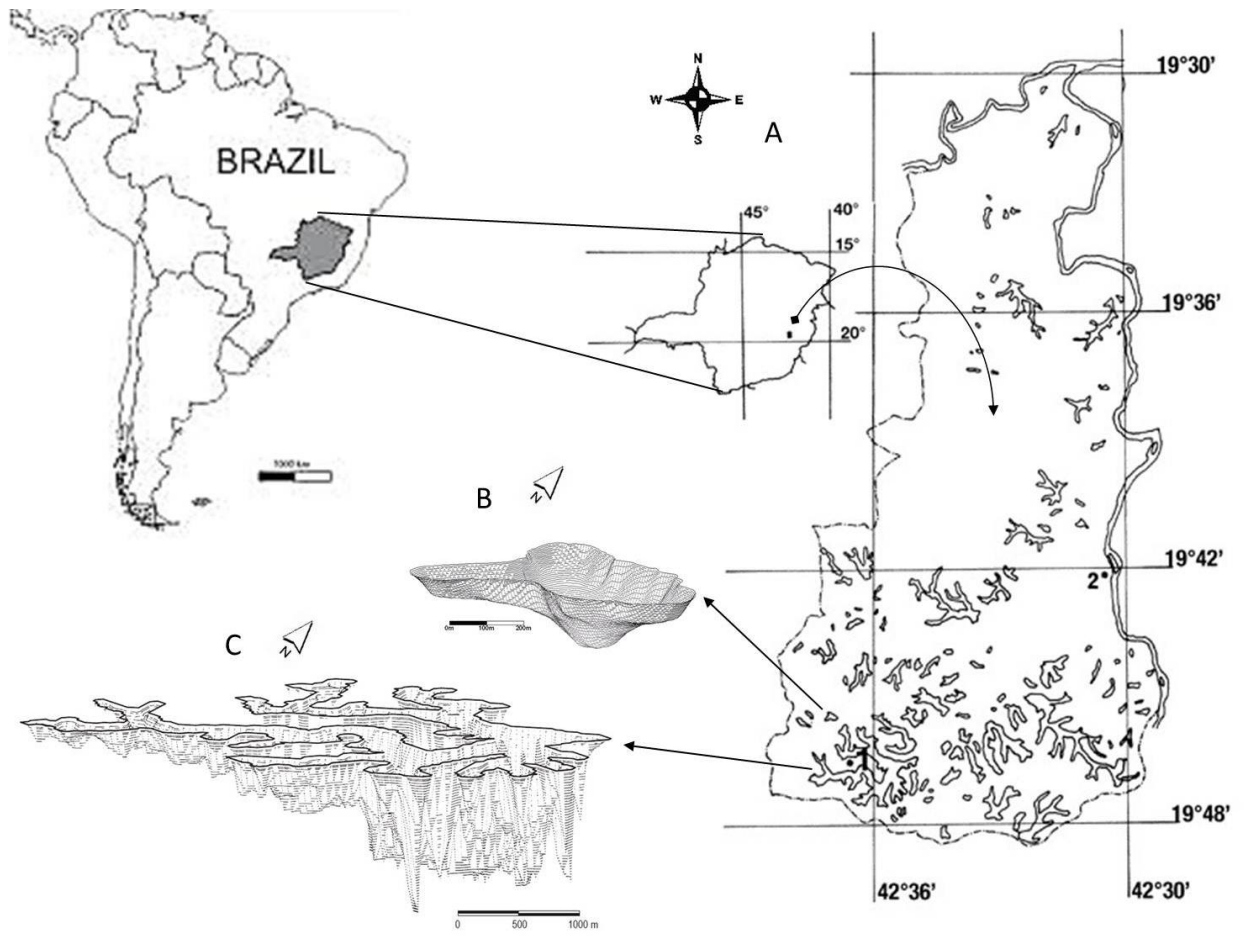
1994

1995 **Figure 7.** Seasonal variability in saturation index (I_{sat}) in lakes (A) Carioca and (B) Dom
1996 Helvécio; and seasonal variability in photo-inhibition index (I_{β}) in lakes (C) Carioca and (D)
1997 Dom Helvécio. Error bars are standard error of the weekly averages.

1998

1999

2000 Fig. 1

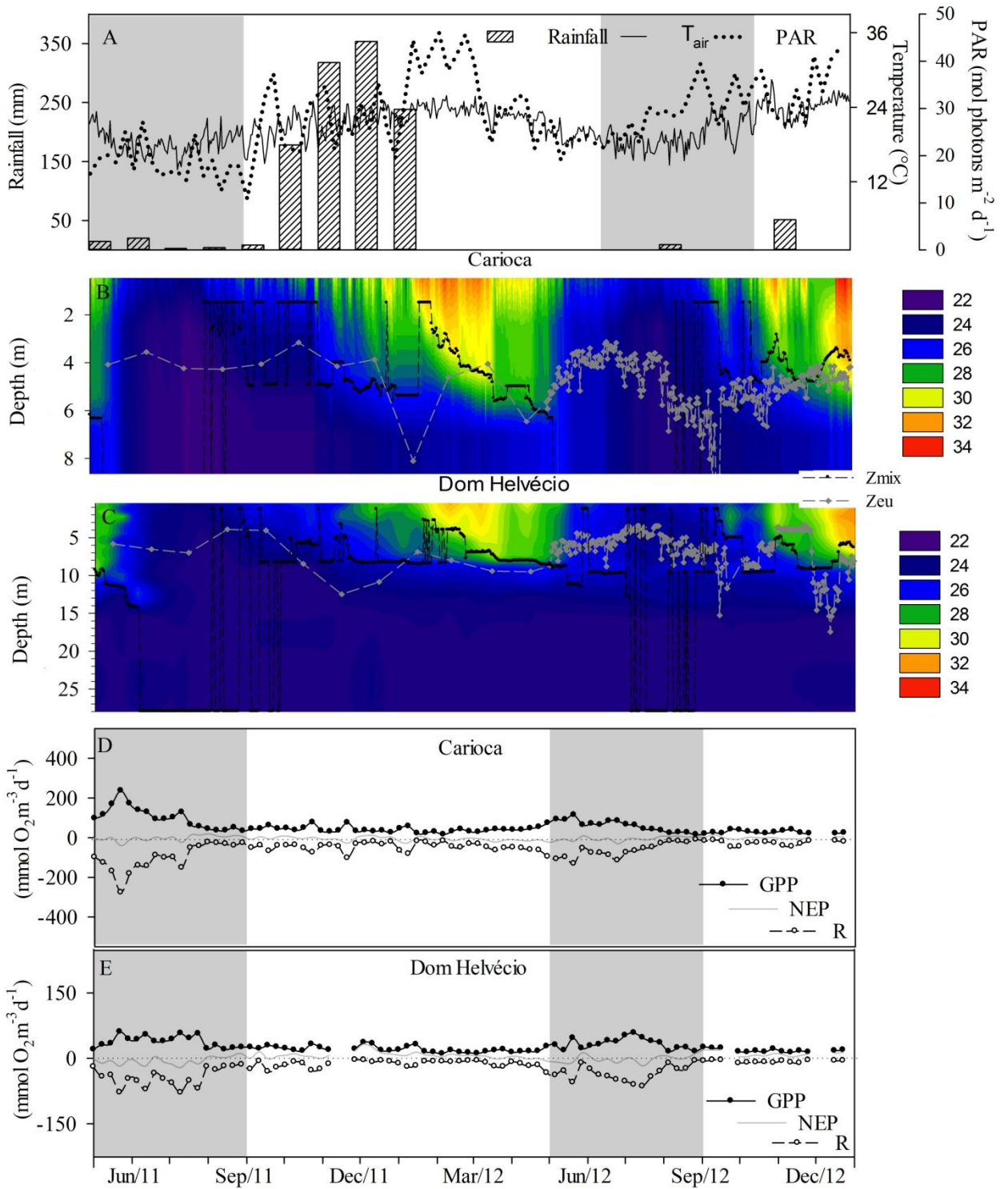


2001

2002

2003

2004 Fig. 2

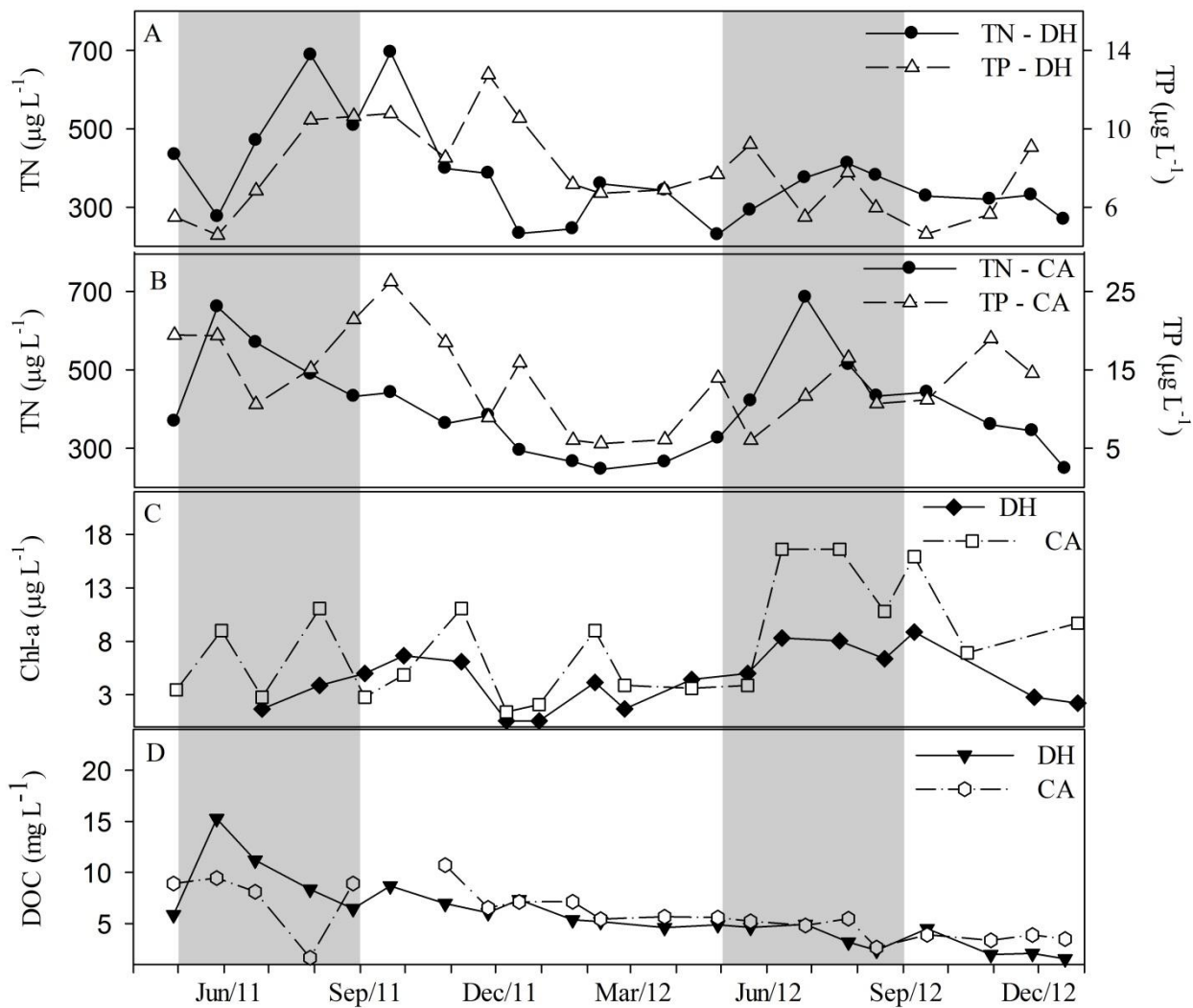


2005

2006

2007 Fig. 3

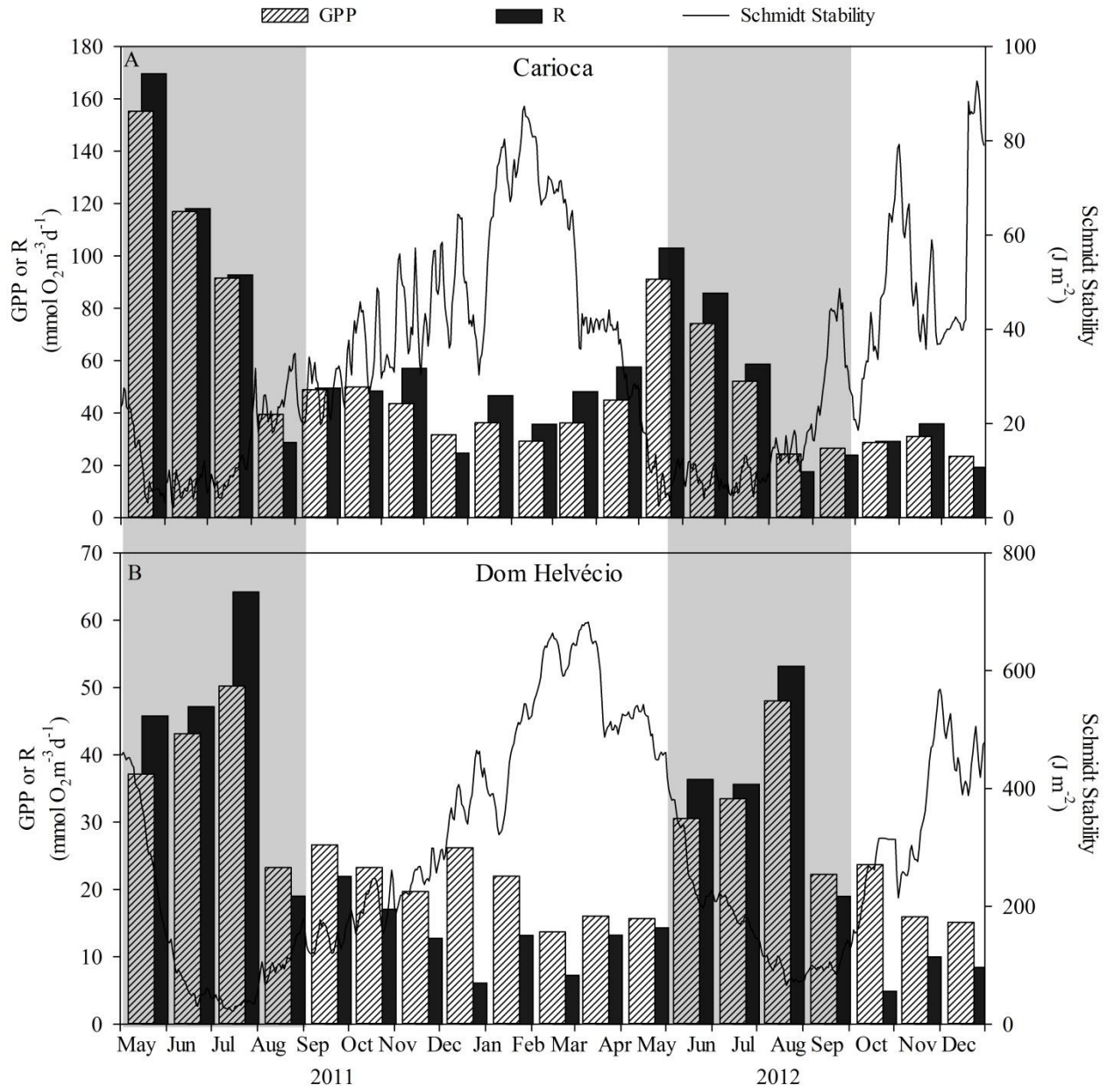
2008



2009

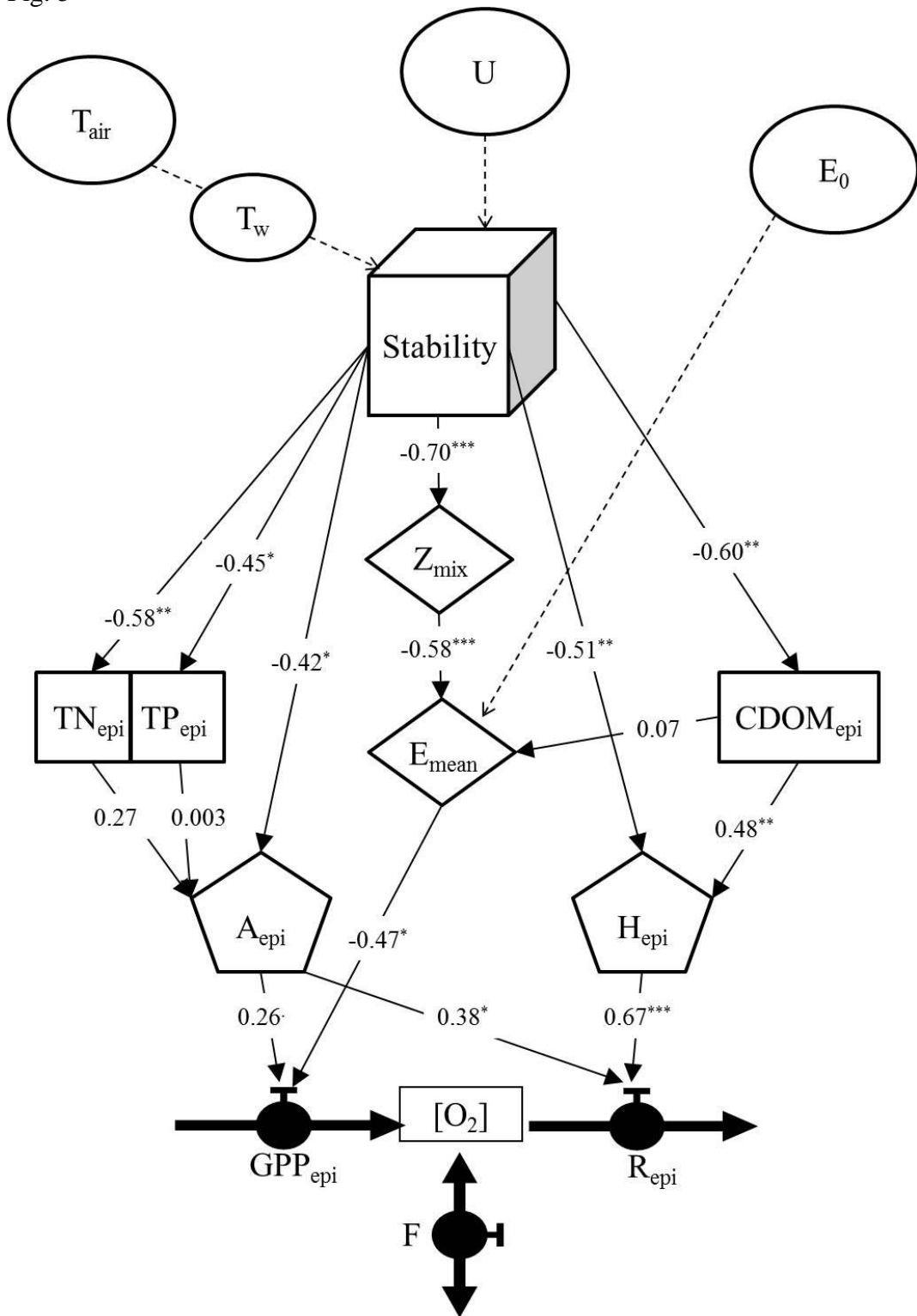
2010

2011 Fig. 4



2012
2013

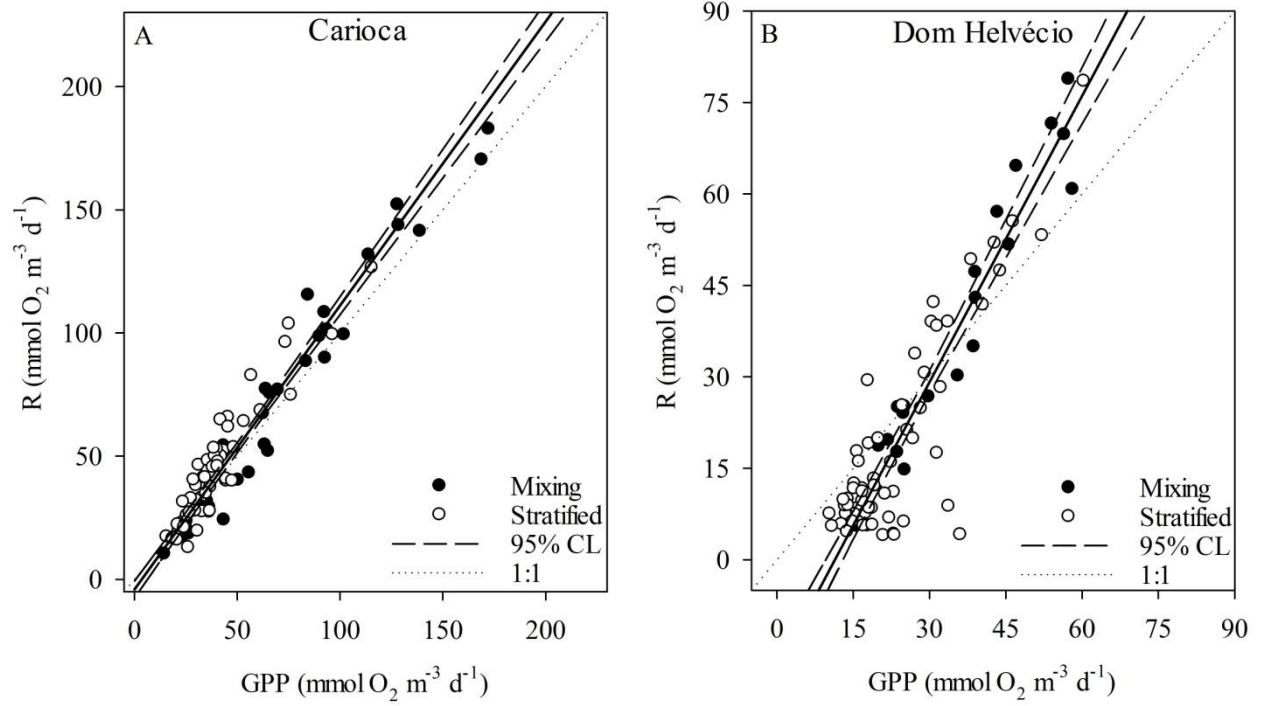
2014 Fig. 5



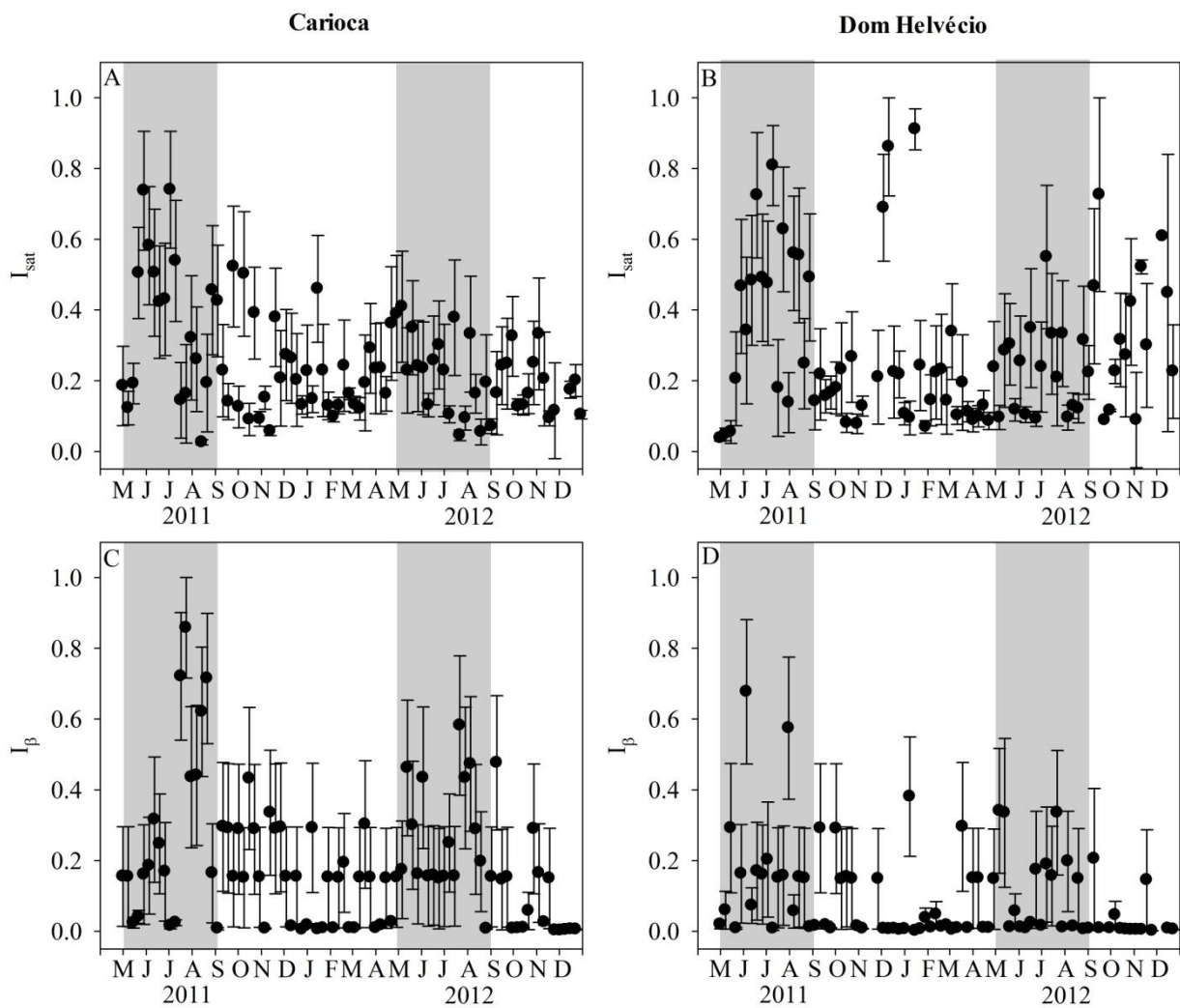
2015
 2016 * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, $n = 40$.

2017

2018 Fig. 6



2019
2020



2022
 2023
 2024
 2025

2026 **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

2027 Os sensores de alta frequência em sistemas de monitoramento remoto são ótimas
2028 ferramentas para entender as variações temporais e compreender o comportamento dos lagos
2029 frente às mudanças ambientais. Esta tecnologia permite coletar um grande número de dados
2030 que podem ser usados para responder a perguntas em escalas temporais muito mais refinadas
2031 e com muito mais robustez do que as coletas tradicionais. Além disso, as boias de
2032 monitoramento permitem explorar os efeitos de distúrbios estocásticos na dinâmica dos
2033 ecossistemas, como se esses episódios fossem grandes experimentos *in situ*. Porém, a grande
2034 quantidade de dados automatizados exige cada vez mais cuidados com os protocolos de
2035 verificação e controle de qualidade de dados, já que os grandes conjuntos de dados gerados
2036 tornam difícil visualizar erros e *outliers*. Estes dois fatores combinados à falta de treinamento
2037 e do conhecimento da operação dos sensores pode resultar em atraso na percepção de falhas.
2038 Por isso, é de extrema importância que mais investimentos sejam feitos em pesquisa e
2039 formação de pessoal capacitado para operar esses sistemas em ambientes tropicais,
2040 especialmente no Brasil. Além disso, são necessários investimentos nas áreas de
2041 desenvolvimento desse tipo de equipamento no país para reduzir custos com importação e
2042 dinamizar o processo de implantação e manutenção destes sistemas de monitoramento
2043 remoto.

2044 Neste estudo, a utilização de sensores de alta frequência para monitoramento remoto
2045 permitiu acompanhar a dinâmica da estrutura térmica e do metabolismo no epilímnio em dois
2046 lagos tropicais durante dois anos e observar as mudanças relativas a baixa pluviosidade em
2047 um dos anos. Dessa forma, foi possível inferir sobre o funcionamento destes ecossistemas em
2048 condições próximas aos cenários previstos pelos painéis intergovernamentais de mudanças
2049 climáticas (IPCC).

2050 A estrutura térmica dos dois lagos estudados segue o padrão comum de lagos
2051 monomíticos quentes, com um único período de mistura total da coluna d'água por ano, que
2052 coincide com o inverno, estação seca. As diferenças no regime de chuva e na temperatura do
2053 ar entre os dois anos de estudo levaram a modificações na estrutura térmica do lago, que
2054 apresentaram maior estabilidade e maior temperatura da água no ano mais quente e seco.
2055 Essas variações foram mais pronunciadas no lago mais transparente e com menor
2056 concentração de matéria orgânica dissolvida colorida (CDOM). Neste lago o período de
2057 mistura no ano mais quente e seco foi duas vezes menor que no ano anterior e a profundidade
2058 da termoclina diminuiu. Este fato evidencia a importância do DOC como tampão das
2059 mudanças climáticas.

2060 Quanto às estimativas do metabolismo ecossistêmico, o uso dos dados de alta
2061 frequência através do método de água livre permitiu avaliar uma importante questão sobre a
2062 interpretação da variação nos sinais de oxigênio dissolvido (OD), em diferentes escalas
2063 temporais. As abordagens atuais ainda têm falhado em prever uma parte considerável da
2064 variação diária do sinal de OD. Neste contexto, o teste de modelos apresentado neste estudo
2065 demonstrou que a fotoinibição é um processo de grande importância para o metabolismo na
2066 camada de mistura dos lagos avaliados, aumentando o ajuste das curvas diárias de oxigênio
2067 dissolvido. Além disso, o teste demonstrou que as estimativas das taxas metabólicas variam
2068 de acordo com o modelo utilizado, portanto deve-se adequar o modelo para cada ambiente
2069 estudado.

2070 Em relação a dinâmica do metabolismo, a estabilidade da coluna foi responsável por
2071 explicar a maior parte da variação metabólica no epilimnio desses lagos. O período de mistura
2072 total apresentou as taxas mais elevadas de produção primária bruta (GPP) e respiração (R).
2073 Com o aumento da estabilidade da coluna a produção foi quase suprimida, devido à falta de
2074 nutrientes e a fotoinibição. Isso ocorreu, pois o aumento da estabilidade diminuiu a

2075 probabilidade de aprofundamento da camada de mistura e da conseqüente entrada de águas
2076 ricas em nutrientes no epilimnio, principal fonte destes compostos em lagos tropicais
2077 relativamente profundos. Os períodos de alta estabilidade coincidem com os períodos de
2078 maior transparência da água, intensificando os efeitos da fotoinibição. O aumento da
2079 estabilidade no ano seco e com temperatura média mais elevada fez com que esse
2080 comportamento fosse ainda mais pronunciado, indicando respostas ecossistêmicas a
2081 mudanças climáticas.

2082 As informações apresentadas nesta tese ampliam o conhecimento sobre processos
2083 ecossistêmicos em lagos tropicais e fornecem novas perspectivas sobre o uso de sistemas
2084 automáticos remotos no entendimento dos corpos aquáticos como reguladores, integrantes e
2085 sentinelas das mudanças climáticas. Novos estudos que investiguem as taxas metabólicas em
2086 diferentes profundidades e na zona litorânea são necessários para que se possa discutir o
2087 metabolismo do ecossistema como um todo e avaliar quantitativamente o papel destes lagos
2088 no ciclo global do carbono.

2089

2090 **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- 2091 APHA. 2005. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater, 21st ed.
2092 American Public Health Association.
- 2093 Barros, C., A. Santos, & F. Barbosa. 2013. Phytoplankton diversity in the middle Rio Doce
2094 lake system of southeastern Brazil. *Acta Bot. Brasilica* **27**: 327–346.
- 2095 Bezerra-Neto, J. F., L. S. Briguenti, & R. M. Pinto-Coelho. 2010. A new morphometric study
2096 of Carioca Lake, Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais State, Brazil. *Acta*
2097 *Sci. Biol. Sci.* **32**: 49–54.
- 2098 Bezerra-Neto, J. F., & R. M. Pinto-Coelho. 2008. Morphometric study of Lake Dom Helvécio
2099 , Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais , Brazil □: a re-evaluation. *Acta*
2100 *Limnol. Bras.* **20**: 161–167.
- 2101 Bracchini, L., A. Cózar, A. M. Dattilo, M. Falcucci, R. Gonzales, S. Loiselle, & V. Hull.
2102 2004. Analysis of extinction in ultraviolet and visible spectra of water bodies of the
2103 Paraguay and Brazil wetlands. *Chemosphere* **57**: 1245–55.
- 2104 Carignan, R., D. Planas, & C. Vis. 2000. Planktonic production and respiration in oligotrophic
2105 Shield lakes. *Limnol. Oceanogr.* **45**: 189–199.
- 2106 Cole, J. J., S. R. Carpenter, M. L. Pace, M. C. Van de Bogert, J. L. Kitchell, & J. R. Hodgson.
2107 2006. Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon.
2108 *Ecol. Lett.* **9**: 558–68.
- 2109 Downing, J. 2010. Emerging global role of small lakes and ponds: little things mean a lot.
2110 *Limnetica* **29**: 9–24.
- 2111 Del Giorgio, P. A., & R. H. Peters. 1994. Patterns in planktonic P:R ratios in lakes: Influence
2112 of lake trophy and dissolved organic carbon. *Limnol. Oceanogr.* **39**: 772–787.
- 2113 Hanson, P. C., D. L. Bade, S. R. Carpenter, & T. K. Kratz. 2003. Lake metabolism:
2114 Relationships with dissolved organic carbon and phosphorus. *Limnol. Oceanogr.* **48**:
2115 1112–1119.
- 2116 Houghton, R. A. 2007. Balancing the Global Carbon Budget. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*
2117 **35**: 313–347.
- 2118 Kratz, T. K., P. Arzberger, B. J. Benson, C.-Y. Chiu, K. Chiu, L. Ding, T. Fountain, D.
2119 Hamilton, P. C. Hanson, Y. H. Hu, F.-P. Lin, D. F. McMullen, S. Tilak, & C. Wu. 2006.
2120 Toward a Global Lake Ecological Observatory Network. *Proceedings of the Karelian*
2121 *Institute*. 1–13.
- 2122 Lewis, W. J. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference, *In* F. Schiemer & K.T.
2123 Boland [eds.], *Perspectives in tropical limnology*. SPB Academic Publishing.

- 2124 Lewis, W. J. 2010. Biogeochemistry of tropical lakes. *Verh Int Verein Limnol* **30**: 1595–
2125 1603.
- 2126 Mackereth, F. J. H., J. Heron, & J. F. Talling. 1978. Water analysis and some revised methods
2127 for limnologists, Freshwater Biological Association.
- 2128 Maia-Barbosa, P., L. Barbosa, S. Brito, F. Garcia, C. Barros, M. Souza, N. Mello, A.
2129 Guimarães, & F. Barbosa. 2010. Limnological changes in Dom Helvécio Lake (South-
2130 East Brazil): natural and anthropogenic causes. *Brazilian J. Biol.* **70**: 795–802.
- 2131 Marotta, H., M. L. S. Fontes, & M. M. Petrucio. 2012. Natural events of anoxia and low
2132 respiration index in oligotrophic lakes of the Atlantic Tropical Forest. *Biogeosciences* **9**:
2133 2879–2887.
- 2134 Mello, C. L., C. M. S. Metelo, K. Suguio, & H. C. Kohler. 1999. Quaternary sedimentation,
2135 neotectonics and the evolution of the Doce River Middle Valley lake system
2136 (Southeastern Brazil). *Rev. do Inst. Geológico* **20**: 29–36.
- 2137 Monteith, J. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J. Appl. Ecol.* **9**:
2138 747–766.
- 2139 Odum, H. T. 1956. Primary Production in Flowing Waters. *Limnol. Oceanogr.* 103–117.
- 2140 Oliveira, F. C. 2010. Estimativa da radiação fotossinteticamente ativa para as bacias dos rios
2141 Doce, São Mateus e Jequitinhonha. MSc dissertation. Univ. Fed. Viçosa.
- 2142 Panosso, R., I. A. S. Costa, N. R. de Souza, J. L. Attayde, S. R. de S. Cunha, & F. C. F.
2143 Gomes. 2007. Cianobactérias e cianotoxinas em reservatórios do estado do Rio Grande
2144 do Norte eo potencial controle das florações pela tilápia do Nilo (*Oreochromis*.
2145 *Oecologia Bras.* **11**: 433–449.
- 2146 R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing.
2147 R Foundation for Statistical Computing.
- 2148 Read, J. S., D. P. Hamilton, I. D. Jones, K. Muraoka, L. A. Winslow, R. Kroiss, C. H. Wu, &
2149 E. Gaiser. 2011. Derivation of lake mixing and stratification indices from high-resolution
2150 lake buoy data. *Environ. Model. Softw.* **26**: 1325–1336.
- 2151 Sager, J. C., & C. McFarlane. 1997. Radiation, p. 1–30. *In* R.W. Langhans & T.W. Tibbitts
2152 [eds.], *Plant Growth Chamber Handbook*. Iowa Agriculture and Home Economics
2153 Experiment Station Special.
- 2154 Sarmiento, H., A. M. Amado, & J.-P. Descy. 2013. Climate change in tropical fresh waters
2155 (comment on the paper “Plankton dynamics under different climatic conditions in space
2156 and time” by de Senerpont Domis et al .,). *Freshw. Biol.* **58**: 2208–2210.
- 2157 Silva-Junior, E. F., T. P. Moulton, I. G. Boëchat, & B. Gücker. 2014. Leaf decomposition and
2158 ecosystem metabolism as functional indicators of land use impacts on tropical streams.
2159 *Ecol. Indic.* **36**: 195–204.

- 2160 Staehr, P. A., & K. Sand-Jensen. 2007. Temporal dynamics and regulation of lake
2161 metabolism. *Limnol. Oceanogr.* **52**: 108–120.
- 2162 Staehr, P. A., K. Sand-jensen, A. L. Raun, B. Nilsson, & J. Kidmose. 2010. Drivers of
2163 metabolism and net heterotrophy in contrasting lakes. *Limnol. Oceanogr.* **55**: 817–830.
- 2164 Staehr, P. A., J. M. Testa, W. M. Kemp, J. J. Cole, K. Sand-Jensen, & S. V. Smith. 2012. The
2165 metabolism of aquatic ecosystems: history, applications, and future challenges. *Aquat.*
2166 *Sci.* **74**: 15–29.
- 2167 Tranvik, L. J., J. A. Downing, J. B. Cotner, S. A. Loiselle, R. G. Striegl, T. J. Ballatore, P.
2168 Dillon, K. Finlay, K. Fortino, L. B. Knoll, P. L. Kortelainen, T. Kutser, S. Larsen, I.
2169 Laurion, D. M. Leech, S. L. McCallister, D. M. McKnight, J. M. Melack, E. Overholt, J.
2170 A. Porter, Y. Prairie, W. H. Renwick, F. Roland, B. S. Sherman, D. W. Schindler, S.
2171 Sobek, A. Tremblay, M. J. Vanni, A. M. Verschoor, E. von Wachenfeldt, & G. A.
2172 Weyhenmeyer. 2009. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate.
2173 *Limnol. Oceanogr.* **54**: 2298–2314.
- 2174 Tsai, J.-W., T. Kratz, P. C. Hanson, J.-T. Wu, W. Y. B. Chang, P. W. Arzberger, B.-S. Lin,
2175 F.-P. Lin, H.-M. Chou, & C.-Y. Chiu. 2008. Seasonal dynamics, typhoons and the
2176 regulation of lake metabolism in a subtropical humic lake. *Freshw. Biol.* **53**: 1929–1941.
- 2177 Tsai, J.-W., T. K. Kratz, P. C. Hanson, N. Kimura, W.-C. Liu, F.-P. Lin, H.-M. Chou, J.-T.
2178 Wu, & C.-Y. Chiu. 2011. Metabolic changes and the resistance and resilience of a
2179 subtropical heterotrophic lake to typhoon disturbance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **68**: 768–
2180 780.
- 2181 Wetzel, R. G. 2001. *Limnology: lake and river ecosystems*, 3rd ed. Academic Press.
- 2182 Williamson, C. E., W. Dodds, T. K. Kratz, & M. A. Palmer. 2008. Lakes and streams as
2183 sentinels of environmental change in terrestrial and atmospheric processes. *Front. Ecol.*
2184 *Environ.* **6**: 247–254.
- 2185 Williamson, C. E., J. E. Saros, W. F. Vincent, & J. P. Smol. 2009. Lakes and reservoirs as
2186 sentinels, integrators, and regulators of climate change. *Limnol. Oceanogr.* **54**: 2273–
2187 2282.
- 2188