

Conceptos y técnicas en ecología fluvial

Edición a cargo de:

ARTURO ELOSEGI

Profesor titular de Ecología en la Universidad del País Vasco

SERGI SABATER

Catedrático de Ecología en la Universidad de Girona

Separata del capítulo 20

Flujo de energía en el ecosistema. Metabolismo fluvial

VICENÇ ACUÑA

HELENA GUASCH

ADONIS GIORGI

OIHANA IZAGIRRE

Primera edición: abril 2009

ISBN: 978-84-96515-87-1

© los autores, 2009

© de la edición en español, Fundación BBVA, 2009

Flujo de energía en el ecosistema. Metabolismo fluvial

VICENÇ ACUÑA, HELENA GUASCH, ADONIS GIORGI Y OIHANA IZAGIRRE

20.1. Introducción

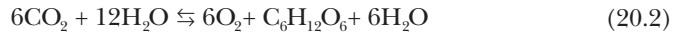
El metabolismo informa sobre los flujos de materia y energía a través de los ecosistemas, por lo que proporciona una de las visiones más integradoras de su funcionamiento (Enquist et al. 2003). El metabolismo de ecosistemas fluviales incluye la producción primaria y la respiración, y es altamente sensible a muchos factores ambientales y de estrés, tales como los cambios en la cobertura del bosque de ribera (Hill et al. 2001), la cantidad de nutrientes (Guasch et al. 1995), la contaminación orgánica (Rutherford et al. 1991), la impermeabilización del lecho fluvial (Hill et al. 1998), la presencia de metales (Niyogi et al. 2002) o los cambios en el régimen hidrológico (Young y Huryn 1997), entre otros. El metabolismo tiene significado y puede medirse de un modo preciso en cualquier tipo de ríos.

La *producción primaria* se define como la tasa de formación de materia orgánica a partir de carbono inorgánico vía fotosíntesis o quimiosíntesis. En ecosistemas fluviales, la producción primaria es realizada básicamente por organismos fotosintetizadores, representando así la conversión de energía solar en energía en forma de enlaces químicos. Parte de la energía fijada en la materia orgánica se pierde a través de la *respiración (R)*, otra parte queda almacenada en forma de materia orgánica y constituye la *producción primaria neta (PPN)*, mientras que el total (respirada más almacenada) es la *producción primaria bruta (PPB)*:

El metabolismo fluvial proporciona una visión integradora del funcionamiento del ecosistema

$$PPB = PPN + R \quad (20.1)$$

En sistemas fluviales, ambos procesos metabólicos involucran cambios en el O_2 disuelto, en la biomasa (C ganado o perdido) y en el CO_2 . La fotosíntesis oxigénica sigue de forma mayoritaria la siguiente estequiometría:



Los cambios de O_2 disuelto en el agua pueden usarse para medir fotosíntesis y, en menor medida, respiración

El estrecho vínculo entre CO_2 y O_2 , y la mayor facilidad para medir O_2 en el agua, explican que la mayor parte de estudios caractericen el metabolismo del C de forma indirecta a través de los cambios en el O_2 disuelto. Las tasas de producción de O_2 pueden usarse directamente para cuantificar la producción primaria. En contraste con esta aproximación, y debido al posible consumo de O_2 por nitrificación y por respiraciones aeróbicas y anaeróbicas, el consumo de oxígeno sólo puede considerarse una cuantificación aproximada de la respiración. Así pues, las estimaciones de respiración a partir del consumo de O_2 son sólo válidas en caso de ausencia de fuentes importantes de amonio y de zonas anóxicas en el ecosistema acuático.

El análisis de ambos procesos metabólicos es fundamental para comprender el funcionamiento de los ecosistemas. El *balance neto del ecosistema* se define como la *producción neta diaria del ecosistema (PNE)*, que se calcula como la producción primaria bruta menos la *respiración del ecosistema (RE)*, es decir, la energía disipada durante 24 horas en el ecosistema, ya sea por organismos autótrofos o heterótrofos. El cociente P/R (o PPB/RE) expresa el balance de los procesos metabólicos en términos relativos, y proporciona información sobre la importancia relativa de las dos fuentes de energía que alimentan ecosistemas fluviales, producción primaria autóctona o importaciones de materia orgánica alóctona. Así, nos referimos a tramos fluviales autótrofos cuando la P/R es superior a 1 y heterótrofos cuando la P/R es inferior a 1.

20.2. Relevancia y objeto de las distintas aproximaciones en la medida del metabolismo

20.2.1. PRINCIPIOS GENERALES

El metabolismo puede caracterizarse a distintos niveles jerárquicos, desde el individuo hasta el conjunto del planeta. En ecología fluvial, la mayor parte de estudios caracterizan el metabolismo respecto de la comunidad o del ecosistema.

Las medidas a escala de comunidad se pueden realizar con cámaras en las que se encierra una muestra de la comunidad de estudio (una piedra, una porción de arena del lecho, de hojarasca, un volumen determinado de agua con plancton) y

se miden los cambios de oxígeno disuelto que resultan de la actividad biológica durante el tiempo de incubación (habitualmente en torno a 1-2 horas). La utilización de cámaras permite caracterizar el metabolismo para los distintos sustratos presentes en la comunidad bentónica. Sin embargo, requiere medidas repetidas con el fin de incorporar la variabilidad temporal en cada sustrato y para incorporar la variabilidad entre sustratos; así que obtiene una estima del metabolismo respecto del ecosistema. La técnica de medida de metabolismo con cámaras es relativamente sencilla de usar en ríos pequeños y medianos, pero es menos adecuada en ríos de mayores dimensiones por la dificultad de cuantificar el metabolismo en la columna de agua, macrófitos, etc. Por otro lado, la respiración hiporreica suele ser elevada, lo que exige usar cámaras especiales y estimar el volumen del hiporreos.

Las medidas en cámaras de incubación permiten cuantificar el metabolismo de distintos componentes del ecosistema

Por el contrario, los métodos en cauce abierto permiten medir el metabolismo respecto del ecosistema, aunque no cuantificar la contribución de cada tipo de sustrato, ni la contribución de la comunidad hiporreica. El uso combinado de ambas técnicas (cámaras y metabolismo abierto) permite obtener valores respecto del ecosistema, así como cuantificar la contribución relativa de cada comunidad.

Las medidas abiertas son integradoras pero no permiten conocer la contribución relativa de los componentes del ecosistema

Sea a través de cámaras o en abierto, las medidas de metabolismo mediante O_2 disuelto pueden transformarse a valores de C o a energía. Para la producción primaria, se asume un *coeficiente fotosintético* (CF) de 1,2, es decir, 1,2 moles de oxígeno liberados por mol de carbono incorporado:

$$gC = gO_2 \frac{1}{CF} \frac{12}{32} \quad (20.3)$$

donde 12: peso atómico del C, y 32: peso molecular del O_2 .

La conversión a *calorías* (cal) se consigue usando el factor 11,4 cal/mg C (Platt y Irwin 1973). Para la respiración se asume un *coeficiente respiratorio* (CR) de 0,85 moles de oxígeno consumidos por mol de carbono liberado:

$$gC = gO_2 CR \frac{12}{32} \quad (20.4)$$

20.2.2. SELECCIÓN DE LA TÉCNICA ADECUADA

La selección de la técnica debe basarse en los objetivos del estudio y en las especificidades de cada técnica (cuadro 20.1). Una primera pregunta a plantearse es si interesa conocer el metabolismo respecto de la comunidad o del ecosistema. En

Cuadro 20.1:
Técnicas de medida de metabolismo en ríos, requerimientos y aplicaciones potenciales

Técnica	Requerimientos	Aplicación
Cámaras		
Recirculatorias	Utilizar réplicas para incorporar la variabilidad en cada sustrato y entre sustratos	Medidas de metabolismo en cuanto al bentos o hiporreos. Ideales para experimentos en laboratorio
Sin circulación	Utilizar réplicas para incorporar la variabilidad en cada sustrato y entre sustratos	Medidas de metabolismo respecto de hiporreos o en ríos con baja velocidad
En cauce abierto		
Una estación	Tramo homogéneo en la longitud integrada por la medida de metabolismo	Medidas de metabolismo en cuanto al ecosistema. Ideal para tramos homogéneos donde se pretende medir el metabolismo durante períodos largos
Dos estaciones	Tramo homogéneo de al menos un tercio de la longitud integrada por la medida de metabolismo	Medidas de metabolismo en cuanto al ecosistema. Ideal para realizar medidas respecto del ecosistema en ríos con tramos heterogéneos

caso de estudiar el metabolismo en cuanto a la comunidad, debemos decidir si nos interesa el bentos o la zona hiporreica. Para el bentos de río se utilizan cámaras recirculantes, mientras que para el hiporreos o el bentos de ríos muy lentos se pueden usar cámaras sin recirculación.

La selección de la técnica de medida debe basarse en los objetivos de estudio y considerar las especificidades de cada técnica

En el caso de estudiar el metabolismo respecto del ecosistema, hay que identificar tramos homogéneos en cuanto a cobertura del bosque de ribera y geomorfología, e identificar si existen afluentes o aportes significativos de aguas subterráneas. Si se pretenden obtener medidas durante varios días o meses, es aconsejable usar la técnica de una sola estación, mientras que la técnica de dos estaciones va mejor en ríos heterogéneos.

Técnica 52. Metabolismo fluvial: cámaras

MATERIAL

- 3 cámaras de incubación transparentes.
- 3 cámaras de incubación opacas.
- Sonda de oxígeno con termistor (mejor disponer de varios aparatos).

DISEÑO GENERAL

McIntire et al. (1964) introdujeron el uso de las cámaras de respiración equipadas con sistemas de recirculación del agua para medir el metabolismo de la co-

unidad bentónica en ríos sin necesidad de determinar la reaireación con la atmósfera. La sencillez de la técnica ha permitido el amplio uso de las cámaras en las últimas décadas.

El uso de cámaras exige prestar atención en determinados detalles. Así, las incubaciones largas pueden verse afectadas por limitación de nutrientes (que disminuyen durante la incubación), y por la alteración de las condiciones hidrológicas. Otra posible fuente de error son los cambios de temperatura ocasionados por las bombas de agua, aunque esto se minimiza si la incubación se efectúa directamente en el campo o se controla la temperatura mediante baños. También hay que tener en cuenta que las cámaras, generalmente, no incluyen la comunidad hiporreica, responsable en muchos casos de buena parte de la respiración del ecosistema (Naegeli y Uehlinger 1997). Las principales ventajas del método son que: a) permite la compartimentación del ecosistema, caracterizando la contribución relativa de cada sustrato al metabolismo; b) permite relacionar las tasas metabólicas específicas de cada sustrato con los organismos que en ellos habitan; y c) permiten la experimentación en condiciones de laboratorio (Acuña et al. 2008) (fig. 20.1).

El tipo de cámara a utilizar, su tamaño y forma, dependen del tipo de sustrato y del tipo de ambiente. Un aspecto primordial es cartografiar previamente el tramo para determinar cuáles son los sustratos más frecuentes y si éstos varían estacionalmente. También es conveniente caracterizar la heterogeneidad de velocidades en el tramo, ya que la producción cambia de los rápidos a los remansos. Por último, esta cartografía es necesaria para estimar la contribución de cada tipo de sustrato a la escala del tramo. La utilización de cámaras permite obtener varias medidas para cada tipo de sustrato, así como representar todos los sustratos y ambientes, si esto fuera deseable. Es conveniente asociar los valores de producción a las medidas de irradiancia en cada incubación.

Las medidas del metabolismo en cámaras deben evitar la limitación de nutrientes, por lo que deben ser cortas

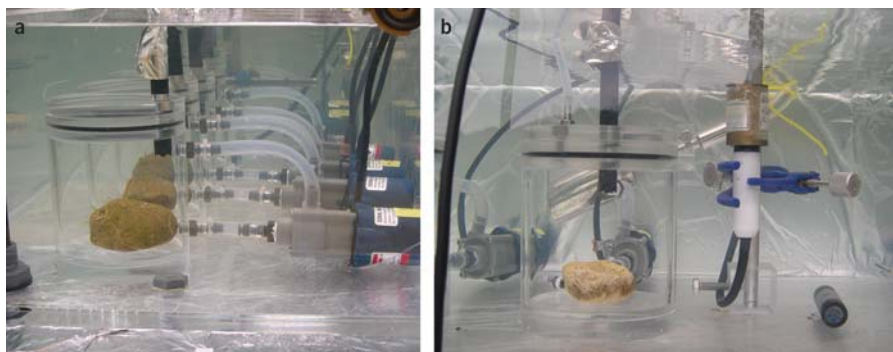


Figura 20.1:
a) Medida de metabolismo en cámaras en condiciones experimentales de manipulación de temperatura, y b) detalle de una cámara de metabolismo con sistema de recirculación de agua y control de luz ambiental

Técnica 52a. Determinación del metabolismo con cámaras recirculantes

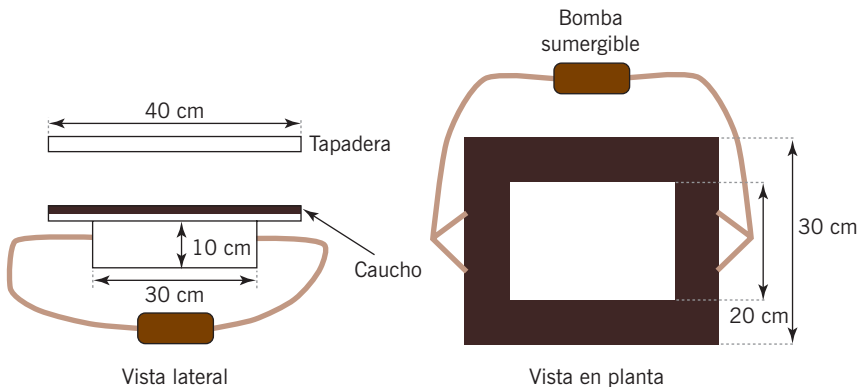
Las cámaras deben cerrarse herméticamente y sin dejar burbujas

Para obtener medidas fiables se precisa un mínimo de tres cámaras de incubación transparentes (para la producción neta), tres cámaras opacas (para la respiración) y al menos una sonda de oxígeno con sensor de temperatura. Las cámaras pueden construirse con metacrilato. Deben cerrarse herméticamente y estar provistas de un sistema de recirculación, a través de un tubo conectado a una bomba sumergible como las que se usan en los acuarios (figs. 20.2 y 20.3). De manera opcional se puede incluir una abertura para el electrodo de oxígeno, lo que permite medir la concentración de oxígeno en continuo. Si no se dispone de dicho dispositivo, se toman medidas de oxígeno al inicio y al final de la incubación, asumiendo que la concentración varía de forma lineal. Normalmente éste es el caso en incubaciones no superiores a la hora. Las cámaras opacas deben ser iguales que las transparentes, pero hechas de metacrilato opaco, o si no, deben estar cubiertas de forma que se impida la penetración de la luz. Esto debe comprobarse con el sensor de luz.

Algunas recomendaciones a tener en cuenta son:

- Realizar una prueba previa de estanqueidad: llenar y tapar la cámara sobre un papel y observar que no existan pérdidas de agua.
- Realizar una prueba de estabilidad: medir el oxígeno de una cámara llena de agua corriente, y repetir la medida al cabo de dos horas para comprobar que no entra oxígeno del exterior.
- Seleccionar sustratos cuyo volumen no exceda al 40% de la cámara, a no ser que la producción de la comunidad sea muy baja.
- Calcular el volumen de cada cámara. Después del experimento, estimar en el laboratorio el volumen de agua desplazado por el sustrato introducido en

Figura 20.2: Esquema de las cámaras de metacrilato. Las dimensiones son meramente orientativas y corresponden a las que se utilizan habitualmente para medir el metabolismo en cantos rodados



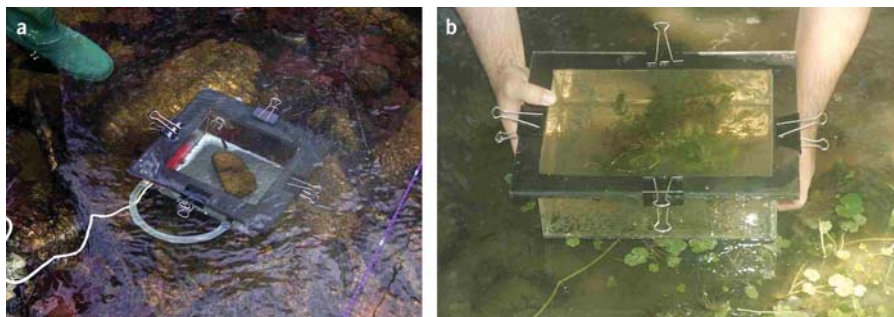


Figura 20.3:
Cámaras con circulación
(a) y sin circulación
(b) de agua

cada caso y descontarlo del volumen total. Es importante numerar cada una de las cámaras con el fin de evitar confusiones.

- Realizar las incubaciones en tiempos adecuados para registrar variaciones mayores al error del instrumento de medición.
- Ajustar la velocidad a un valor cercano a la velocidad media en el tramo.

Las cámaras de incubación se sitúan en el lecho del río para mantener la misma temperatura del río. Se recomienda utilizar tres cámaras transparentes y tres cámaras opacas para poder incubar réplicas de uno de los sustratos para estimas de producción primero, y de respiración acto seguido. Los distintos sustratos pueden, entonces, incubarse secuencialmente.

Colocar en cada una de las cámaras el sustrato colonizado, teniendo cuidado de perturbarlo lo mínimo posible durante la extracción. Llenar la cámara con agua del río (evitar usar agua sobresaturada en oxígeno ya que de lo contrario se pueden producir burbujas de oxígeno) y medir la concentración inicial de oxígeno. Colocar la tapa con precaución, para evitar la formación de burbujas, y cerrar la cámara dentro del agua. Durante la incubación, deben tomarse medidas de las condiciones ambientales: temperatura del agua y luz incidente (PAR mediante un sensor de luz). Al finalizar la incubación, retirar el sustrato incubado y medir el volumen de agua. Para realizar una nueva incubación renovar el agua de la cámara.

Para sustratos rocosos, determinar la superficie incubada (cubriendo la superficie colonizada con un papel de aluminio que, posteriormente, se pesará en el laboratorio) y tomar una muestra del sustrato colonizado para su posterior análisis de clorofila. La misma metodología puede utilizarse si el sustrato es de hojarasca. Los sustratos de arena, limo o arcilla se colocan en una bandeja o caja que evite su remoción, pero debe tener perforaciones que permitan la circulación de agua. La superficie se calcula multiplicando la superficie de la bandeja por un factor que represente la superficie de las partículas en función de su granulometría (Romaní y Sabater 2001).

Para medir el metabolismo de macrófitos, elegir las especies más abundantes e incubar un fragmento. Determinar la clorofila de un fragmento y medir el peso seco de toda la planta. Es necesario obtener una relación entre el peso seco y la superficie del macrófito.

La producción neta de la comunidad se obtiene de la variación de O_2 en las cámaras transparentes, la respiración de la comunidad de la que se mide en las cámaras oscuras

La *producción neta de la comunidad (PNC)* se obtiene a partir de las variaciones de oxígeno en las cámaras transparentes (ecuaciones 20.5 y 20.6). La *respiración de la comunidad (RC)* se obtiene a partir de la variación de oxígeno en las cámaras oscuras siguiendo la misma fórmula utilizada para la *PNC*. La producción primaria bruta (*PPB*) se obtiene de sumar al valor medio de producción de oxígeno en las cámaras transparentes, el valor medio (en valores absolutos) de consumo de oxígeno en las opacas. Dado que la *RC* se ve afectada por los cambios de temperatura, se recomienda utilizar las medidas simultáneas de *PNC* y *RC* (hechas, por lo tanto, a la misma temperatura) para calcular la *PPB*. Así, el valor de producción primaria por unidad de área (en $g O_2 m^{-2} h^{-1}$) o de clorofila (en $g O_2 mg Chl^{-1} h^{-1}$) se obtiene a partir de las expresiones siguientes:

$$PNC_{\text{área}} = \frac{\Delta O_2}{\Delta t} \frac{V}{S} \quad (20.5)$$

$$PNC_{\text{clorofila}} = \frac{\Delta O_2}{\Delta t} \frac{V}{Chl} \quad (20.6)$$

La macro 20.1 permite calcular el metabolismo con cámaras

donde ΔO_2 : variación de oxígeno disuelto durante la incubación ($g O_2 m^{-3}$), Δt : duración de la incubación (h), V : volumen de agua dentro de la cámara (m^3), S : superficie de sustrato (m^2), y Chl : contenido de clorofila del sustrato incubado. Este valor puede transformarse a unidades de carbono utilizando los factores de corrección descritos antes.

Técnica 52b. Determinación del metabolismo con cámaras sin circulación

Las cámaras sin circulación se pueden utilizar en hábitats muy lentos

Las cámaras sin circulación se han utilizado en ambientes con mucha vegetación y con amplias zonas de aguas muertas que hacen imperceptible el flujo de agua (Velasco et al. 2003, Vilches y Giorgi 2008). Además de ser ambientes con escasa velocidad de agua, deben tener elevadas concentraciones de nutrientes para que no se produzca agotamiento de los mismos durante la incubación. En este caso, suele ser conveniente utilizar períodos de incubación menores debido a que la elevada producción puede acarrear sobresaturación de oxígeno. También pueden usarse en ríos lentos pero oligotróficos, donde es necesario utilizar tiempos de incubación más largos (en torno a dos horas). El procedimiento es igual que el de cámaras con circulación.

Técnica 53. Metabolismo fluvial: métodos en cauce abierto

MATERIAL

Una o dos sondas de oxígeno con termistor y con capacidad de almacenaje de datos. Para las medidas de reaireación con gases trazadores se requiere material adicional (véase Genereux y Hemond 1992).

DISEÑO GENERAL

La técnica de medida de metabolismo en cauce abierto, introducida por Odum (1956), permite estimar la producción y la respiración respecto del ecosistema, y ha estimulado multitud de estudios sobre metabolismo fluvial. El método se basa en el análisis del balance de masas del oxígeno disuelto en un tramo, y requiere información de los cambios en el tiempo o en el espacio, así como del intercambio de oxígeno entre la columna de agua y la atmósfera (reaireación). Sus principales limitaciones son: a) su poca precisión en sistemas oligotróficos, donde los cambios en la concentración de O₂ disuelto son muy pequeños, y b) que no funciona en tramos muy turbulentos, con altas tasas de reaireación (McCutchan et al. 1998).

El método en cauce abierto no es adecuado en tramos muy turbulentos

El balance de O₂ disuelto en un río depende de la producción, de la respiración y de la *reaireación* (E). El flujo de reaireación depende a su vez del déficit de saturación de O₂ y del coeficiente de reaireación.

$$C = PPB - R \pm E \quad (20.7)$$

$$E = (C_s - C) \times k_{O_2} \quad (20.8)$$

donde C : concentración de O₂ disuelto, C_s : concentración saturante (varía en función de la presión atmosférica y la temperatura), y k_{O_2} : coeficiente de reaireación.

Así pues, E es positiva en casos de valores de oxígeno superior a la saturación y negativos en el caso contrario. Es decir, en condiciones de déficit de saturación de oxígeno el río tiende a absorber este gas de la atmósfera, mientras que cuando la saturación está por encima de 100% tiende a perderlo.

Los parámetros metabólicos pueden estimarse más fácilmente en períodos de buen tiempo que favorezcan cambios significativos de las concentraciones de O₂ en condiciones hidráulicas estacionarias. Debido a que las variaciones diarias de O₂ conllevan una mínima variación de las concentraciones de O₂ en el espacio, la dispersión tiene un papel insignificante en las concentraciones de O₂. Así pues, la hidráulica fluvial estacionaria, la ausencia de afluentes y el efecto negligible de

la dispersión en las concentraciones de O_2 permiten describir la ecuación de transporte-reacción del O_2 como:

$$\frac{\partial C}{\partial t} + v(x) \frac{\partial C}{\partial x} = P(x,t) - R(x,t) + k_{O_2}(x)[C_s(x,t) - C] \quad (20.9)$$

donde t : tiempo, x : localización a lo largo del río, C : concentración de O_2 disuelto, v : velocidad media del agua en el río, P : producción de O_2 por producción primaria, R : consumo de O_2 atribuido a la respiración del ecosistema, C_s : concentración saturante de oxígeno, y k_{O_2} : coeficiente de reaireación.

La ecuación 20.9 describe, pues, la variación temporal de la concentración de O_2 en función de la advección, producción, respiración y reaireación.

SELECCIÓN DEL TRAMO DE MUESTREO

El tramo debe ser homogéneo en cuanto a cobertura del bosque de ribera y geomorfología, y no debe recibir afluentes o aportes significativos de aguas subterráneas. Asimismo, deben evitarse tramos con aportes puntuales de nutrientes o efluentes industriales o urbanos. La selección del tramo adecuado es de vital importancia para obtener resultados coherentes; de no ser así, pueden obtenerse resultados erróneos.

El tramo a medir debe ser homogéneo. Su longitud se determina en función de la velocidad del agua y del coeficiente de reaireación

La longitud del tramo no debe ser menor que la *longitud integrada* (LI) por las medidas de metabolismo en caso de usar la técnica con una estación (Chapra y Di-Toro 1991) (ecuación 20.10), y no menor un tercio de LI , en caso de usar la técnica con dos estaciones (McCutchan et al. 1998).

$$LI = \frac{3v}{k_{O_2}} \quad (20.10)$$

donde v : velocidad promedio del agua ($m\ s^{-1}$), y k_{O_2} : coeficiente de reaireación (s^{-1}).

En el momento de selección del tramo de muestreo deben considerarse siempre combinaciones de v y k_{O_2} que resulten LI máximas para el tramo examinado. Una vez realizados estos cálculos, si se cuenta con tramos homogéneos de longitud mayor a LI , se podrá elegir entre las técnicas de una o dos estaciones. Por el contrario, si el tramo homogéneo es inferior a LI , deberemos usar la técnica con dos estaciones. En el caso ilustrado en la figura 20.4, la longitud del tramo necesario para estimar el metabolismo con la técnica de una estación es de 1,8 km, mientras que en la longitud mínima la técnica de dos estaciones es de 600 m. En estas condiciones, el metabolismo fluvial de tramos cubiertos podría ser evaluado mediante la técnica de una estación en las estaciones 1 o 2, ya que el tramo homogéneo aguas arriba de estas estaciones es más largo que LI . En cambio, no podría ser evaluado en la estación 5, ya que el tramo cubierto aguas arriba es menor que



Figura 20.4:
Tramo fluvial del río Necker,
Suiza

Nota: El tramo de 2 km empieza con una sección cubierta entre 1 y 2. Aguas abajo de 2, la cobertura del bosque se ve reducida y la luz que llega al río es entre uno y dos órdenes de magnitud superiores. El tramo sin cobertura tiene una longitud de 2 km (entre las estaciones 2 y 4). Aguas abajo de la estación 4, la cobertura del bosque de ribera es otra vez elevada. El tramo entre las estaciones 4 y 5 tiene una longitud de 700 m.

LI. La técnica de dos estaciones podría ser usada entre las estaciones 1 y 2, pero no entre 4 y 5, ya que la longitud del tramo entre 4 y 5 no es suficiente para detectar cambios significativos en O_2 disuelto. Para medir el metabolismo en tramos sin cobertura, sólo podría usarse la técnica de dos estaciones entre las estaciones 2 y 4.

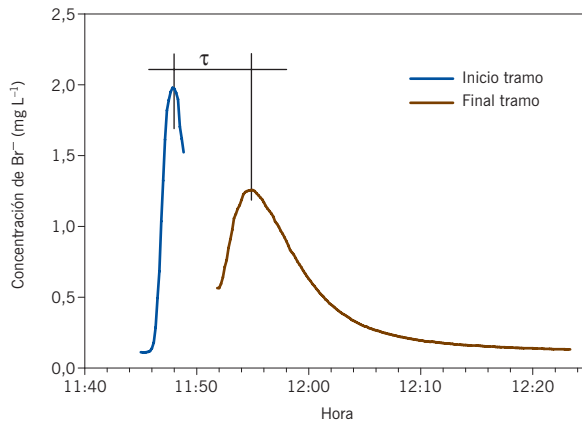
En ambas técnicas, es preferible que los electrodos para la medida de oxígeno se coloquen en puntos donde exista una buena mezcla de agua, pues de lo contrario los valores de oxígeno pueden variar considerablemente a lo ancho del río. Si se pretenden realizar varias medidas de metabolismo en distintos momentos del año, se marcan claramente y de forma no percedera los extremos del tramo, por ejemplo, mediante cintas de colores colgadas en ramas del bosque de ribera.

CARACTERIZACIÓN HIDROLÓGICA DEL TRAMO DE ESTUDIO

Tanto si se usa la técnica con una o dos estaciones, hay que caracterizar la hidrología del tramo de estudio y estimar el tiempo medio de viaje del agua. En caso de realizarse la técnica con dos estaciones, hay que caracterizar el tramo situado entre ambas estaciones. Si se usa la técnica con una estación, hay que caracterizar un tramo no inferior a un tercio de *LI*. Se recomienda usar solutos conservativos tales como el cloruro (Cl^-) o el bromuro (Br^-) (capítulo 4). Estas adiciones pue-

La caracterización hidrológica del tramo se hace mediante adición de solutos conservativos

Figura 20.5:
Concentraciones de Br^- al inicio y final del tramo de estudio obtenidas con el uso de un solo electrodo específico para Br^- (río Lutteren, Suiza). τ es el tiempo medio de viaje



den realizarse de forma continua o bien instantánea. El uso de Cl^- tiene las ventajas de su fácil adquisición en forma de sal común (NaCl) y fácil cuantificación indirecta en forma de conductividad eléctrica. En cambio, el Br^- es más difícil de conseguir y requiere utilizar electrodos específicos, aunque presenta la ventaja de poder detectarse a muy bajas concentraciones, por lo que su uso es recomendado en ríos de más de $0,5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. Así, se disuelve Cl^- o Br^- en un recipiente lleno de agua del río. Una vez mezclado, se echa al río en un punto en que la solución pueda mezclarse fácilmente por toda la sección del río. El punto de adición debe situarse siempre aguas arriba del inicio del tramo de interés, para permitir la mezcla completa. La longitud de este tramo de mezcla debe determinarse en función de las dimensiones y la hidrología del tramo de estudio.

La concentración de Cl^- (o conductividad eléctrica) o Br^- deben ser medidas y registradas de forma continua desde el inicio de la adición al inicio y al final del tramo. Si no se cuenta con dos electrodos, puede medirse la concentración del soluto conservador en el inicio del tramo hasta alcanzar el pico de concentración, y acto seguido, situarse el mismo electrodo al final del río. Esta alternativa permite caracterizar el tramo con un solo electrodo, aunque se pierde parte de la información (fig. 20.5).

El *tiempo medio de viaje* (τ) se calcula como el tiempo transcurrido entre los picos de las concentraciones de Br^- entre el inicio y final del tramo. La velocidad media se obtiene dividiendo la longitud del tramo de estudio por τ .

DETERMINACIÓN DEL COEFICIENTE DE REAIREACIÓN

La determinación del coeficiente de reaireación presenta dificultades, aunque existe una variedad de métodos para estimarlo (Hornberger y Kelly 1975, Thyssen et al. 1987, Genereux y Hemond 1992).

El procedimiento más preciso es la medida directa en la que se usan gases trazadores como propano (C_3H_8) o hexafluoruro de azufre (SF_6) cada vez que se mide el metabolismo. Dado el esfuerzo necesario para ello, muchos investigadores prefieren utilizar estimaciones del coeficiente de reaeración que luego calibran con unas pocas medidas directas con gases trazadores (no menos de cuatro). En el caso de no poder realizar medidas directas del coeficiente de reaeración, pueden usarse de forma exclusiva estimaciones, aunque la fiabilidad de las medidas de metabolismo puede verse gravemente afectada.

El paso más crítico en las medidas abiertas del metabolismo es la determinación del coeficiente de reaeración

Técnica 53a. Determinación de la reaeración a partir de la evasión de gases trazadores

Las adiciones de gases trazadores deben realizarse de forma simultánea con las adiciones de solutos conservativos, ya sea Cl^- o Br^- . El C_3H_8 es barato y fácil de adquirir, mientras que el SF_6 es más fácil de detectar por cromatografía de gases.

La evasión de gases trazadores es el método más fiable para determinar el coeficiente de reaeración

El gas trazador se inyecta a tasa constante en el mismo punto y de manera simultánea con la adición de Cl^- o Br^- . El flujo de gas puede regularse mediante un regulador de presión (fig. 20.6a) y debe ser inyectado a través de un difusor que favorezca la mezcla (fig. 20.6b). Las muestras de agua para el análisis de los gases trazadores se toman cuando el trazador se encuentra mezclado en todo el tramo en un estado estacionario, es decir, cuando al final del tramo se alcanza el pico de concentración del soluto conservativo. En ese momento, se toman como mínimo muestras al inicio y final de tramo, aunque también pueden tomarse muestras en puntos adicionales a lo largo del mismo. Estas muestras de agua deben transportarse al laboratorio en recipientes estancos, y pueden tomarse con jeringuillas de triple válvula (fig. 20.6c y d) o bien en contenedores tipo *vacutainer*. En cualquier caso, la toma de muestras debe realizarse siempre debajo del agua para evitar la fuga de gases durante el muestreo.

Las muestras de agua son transportadas al laboratorio, donde se analizan con un cromatógrafo de gases. Una descripción más detallada del método puede encontrarse en Cirpka et al. (1993). Una vez estimada la concentración del gas trazador, el coeficiente de reaeración se calcula como:

$$k_g(T) = \ln \left(\frac{C_i}{C_f} \right) \frac{1}{\tau} \quad (20.11)$$

donde τ : tiempo medio de viaje (minutos) entre el inicio y final del tramo, C_i : concentración del gas trazador en el inicio de tramo, y C_f : concentración del gas trazador al final de tramo.

Figura 20.6:

a) Depósito de gas trazador y regulador de presión, b) difusores de gas, c) toma de muestras de agua para análisis de gases, y d) jeringuillas de triple válvula



La macro 20.2 permite calcular el coeficiente de reaeración mediante gases trazadores

k_{O_2} se calcula a partir de la k_g obtenida con el gas trazador. Así, debe multiplicarse la k_g por 1,4 en el caso de usarse SF_6 o C_3H_8 (Wanninkhof et al. 1990). Estos factores de conversión se basan en la aplicación de modelos de renovación de superficie en los que se usan los coeficientes de reaeración de gases trazadores y de oxígeno. El coeficiente de reaeración depende de la temperatura, según describe la ecuación 20.12 (Thyssen et al. 1987):

$$k_g(T) = k_{g(20)} 1,024^{(T-20)} \quad (20.12)$$

donde k_g : coeficiente de reaeración medido, $k_{g(20)}$: coeficiente de reaeración a una temperatura estándar de 20 °C, y T : temperatura (°C).

El coeficiente de reaeración depende de la temperatura, por lo que hay que recalcularlo cuando ésta varíe

La relación entre coeficiente de reaeración y temperatura permite estimar k_{O_2} para distintas temperaturas.

Técnica 53b. Estimaciones de reaeración según las características hidráulicas y geomorfológicas del tramo de estudio

En la bibliografía (cuadro 20.2) hay numerosas fórmulas empíricas para calcular el coeficiente de reaeración. Dichas fórmulas se basan en variables hidráulicas

Cuadro 20.2:
Ecuaciones empíricas para calcular el coeficiente de reaeración (k_{O_2})

Ecuación	Autores y año de publicación
$k_{O_2} = 32,69 v^{0,413} s^{0,273} / d^{1,408}$	Bennett y Rathbun 1972
$k_{O_2} = 5,58 v^{0,607} / d^{1,689}$	Bennett y Rathbun 1972
$k_{O_2} = 186,07 (vs)^{0,5} / d$	Cadwallader y McDonnell 1969
$k_{O_2} = 0,0217 v^{2,695} / d^{3,085} s^{0,825}$	Churchill et al. 1962
$k_{O_2} = [(59,17 (1 + N^2) (vs)^{0,375}) / d (0,9 + N)^{0,5}] \cdot [(\coth 4,1 (vs)^{0,125}) / (0,9 + N)^{0,5}]$	Dobbins 1965
$k_{O_2} = 173,01 (vs)^{0,404} / d^{0,66}$	Krenkel y Orlob 1963
$k_{O_2} = 5,14 v / d^{1,33}$	Langbein y Durum 1967
$k_{O_2} = 6,91 v^{0,73} / d^{1,75}$	Owens et al. 1964
$k_{O_2} = 5,35 v^{0,67} / d^{1,85}$	Owens et al. 1964
$k_{O_2} = K'(\Delta H/\Delta X) v$ (método de la disipación de energía)	Tsivoglou y Neal 1976

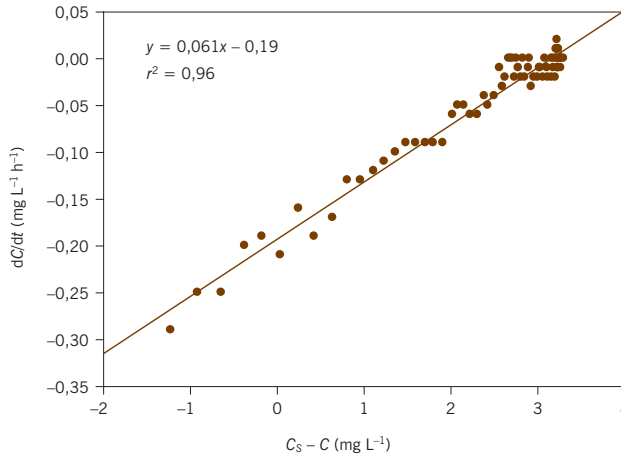
K' : $0,0162 \text{ m}^{-1}$ (cuando $Q = 0,75\text{-}90 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) y $0,033 \text{ m}^{-1}$ (cuando $Q = 0,03\text{-}0,3 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$); $\Delta H/\Delta X$ (m m^{-1}): pendiente de la superficie del agua; v (m s^{-1}): velocidad del agua; d (m): profundidad del agua; s (m m^{-1}): pendiente del tramo; N : número de Froude.

como velocidad del agua, profundidad, pendiente del tramo, velocidad de fricción o número de Froude. Aunque su fiabilidad es irregular (Generaux y Hemond 1992), el cálculo de los parámetros necesarios en las ecuaciones empíricas requiere caracterizar la morfología del tramo de estudio (técnica 5). Para obtener datos en continuo de parámetros como velocidad, pendiente de la superficie, y profundidad del agua, es necesario tener datos en continuo del caudal y la descripción morfológica del cauce para después calcular los parámetros requeridos mediante modelización hidráulica.

Técnica 53c. Estimaciones de la reaeración según la variación nocturna del oxígeno

El método de la variación nocturna del oxígeno (Hornberger y Kelly 1975) se basa en el descenso de la concentración de oxígeno que ocurre durante la noche. Para aplicar este método se necesita medir en continuo la concentración de oxígeno y la temperatura durante toda la noche. Es recomendable disponer de medidas cada 10-15 minutos, ya que cuanto más frecuentes sean las medidas mayor será la probabilidad de que obtengamos un valor significativo para la constante de reaeración. Esta medida se basa en la premisa de que la fotosíntesis, y con ello la producción de oxígeno, se paraliza al anochecer hasta el amanecer siguiente. Por lo tanto, durante la noche la respiración causa la disminución de la concentración de oxígeno y, al principio, se detecta una fuerte bajada, hasta que llega a un equilibrio. Paralelamente, la reaeración actúa acercando las concentraciones de oxígeno a la saturación. En una regresión lineal que represente datos noctur-

Figura 20.7:
 Regresión lineal entre dC/dt
 y $C_s - C$ para determinar la
 constante de reaeración
 ($k_{O_2} = 0,061 \text{ h}^{-1}$).



La macro 20.3 permite calcular el coeficiente de reaeración mediante la caída nocturna de oxígeno

nos de la concentración de oxígeno en continuo en intervalos de tiempo (dC/dt) respecto del déficit de saturación de oxígeno en el agua ($C_s - C$) (fig. 20.7), la pendiente de la línea será la *constante de reaeración*. Este método funciona mejor cuando los cambios nocturnos del déficit de saturación son marcados. Su efectividad es menor cuando la producción es baja o cuando la reaeración es tan alta que las concentraciones de oxígeno se mantienen cerca de la saturación.

Técnica 53d. Medida del metabolismo con una estación

Para medir el metabolismo en abierto hacen falta datos de O_2 y temperatura en continuo durante, al menos, 24 horas

Para medir el metabolismo en cauce abierto es necesario obtener datos en continuo y sincronizados de O_2 disuelto y temperatura a intervalos de 10-20 minutos. El período de mediciones, como mínimo, debe ser de un día, aunque se recomienda tomar medidas durante, al menos, tres días para descartar posibles errores. La técnica para medir la *PPB* y *RE* con una estación se basa en la técnica descrita por Odum (1956). La ecuación 20.13 describe el cálculo de la tasa metabólica neta basándose en la variación temporal del O_2 disuelto:

$$PNEi = \left[\frac{\Delta C}{\Delta t} + k_{O_2}(C_s - C) \right] z \tag{20.13}$$

donde *PNEi*: tasa instantánea de producción neta del ecosistema ($g \text{ O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), *C*: concentración de oxígeno disuelto ($g \text{ O}_2 \text{ m}^{-3}$), *C_s*: concentración saturante de O_2 ($g \text{ O}_2 \text{ m}^{-3}$), *k_{O₂}*: coeficiente de reaeración (d^{-1}), y *z*: profundidad media del tramo (m).

En este caso, la derivada de *C* se calcula como el cambio de la concentración de O_2 disuelto entre medidas consecutivas de O_2 . El coeficiente de reaeración se es-

tima mediante los distintos métodos detallados en la sección anterior, y debe adaptarse a la temperatura del momento usando la ecuación 20.12. C_s se calcula a partir de los datos de temperatura (T) usando la ecuación 20.14 (APHA 1992).

$$\ln(C_s) = -139,344 + \frac{1,5757 \cdot 10^5}{T} - \frac{6,6423 \cdot 10^7}{T^2} + \frac{1,2438 \cdot 10^{10}}{T^3} - \frac{8,6219 \cdot 10^{11}}{T^4} \quad (20.14)$$

Por otro lado, hay que definir el inicio de la noche y el día, bien a partir del momento en que la radiación fotosintéticamente activa sobrepasa los $2 \mu E m^{-2} s^{-1}$, o alternativamente, utilizando las horas oficiales de puesta y salida del Sol.

La PNE se calcula sumando las $PNEi$ de todo el día. La tasa diaria de respiración, o RE , se calcula sumando las $PNEi$ obtenidas durante la noche y la tasa de respiración diurna estimada a partir de la extrapolación entre los valores de $PNEi$ unas hora antes de la salida del sol y una hora después de su puesta (fig. 20.8). Finalmente, la producción diaria, o PPB , se calcula como la suma de PNE y RE .

Se han diseñado varias aplicaciones para el cálculo del metabolismo a partir de medidas en continuo en cauce abierto (Izagirre et al. 2007). Tal como se refleja en la figura 20.8, esta técnica asume que la RE durante el día es similar a la de la noche, cosa que es probablemente errónea. La RE con luz diurna es, con toda probabilidad, superior a la que se da en condiciones de oscuridad debido a la fotorrespiración, a un incremento del componente autotrófico de la RE , y a la mayor actividad heterotrófica ligada a la disponibilidad de exudados celulares de la comunidad algal. La respiración del perifiton está especialmente vinculada a la luz, y sus valores en ausencia de la misma pueden ser incluso la mitad que con luz, permitiendo unas estimaciones correctas de PPN y de RE durante la noche, pero subestimando la PPB . La luz del Sol puede también incrementar la degradabilidad

La macro 20.4 permite calcular el metabolismo mediante el método de la estación única

La técnica de la estación única asume que la respiración es constante durante todo el día, lo que a menudo no es así

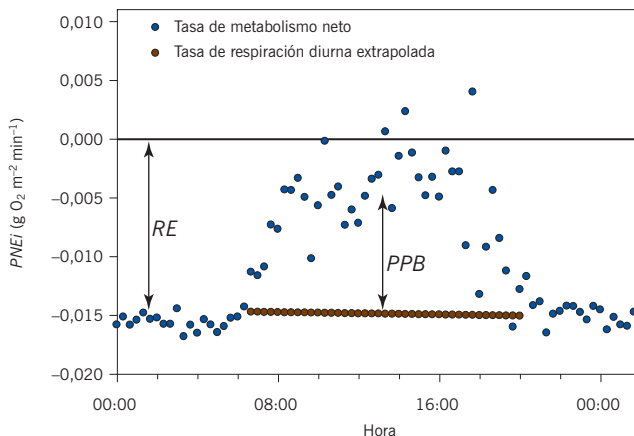


Figura 20.8: Extrapolación de los valores de respiración diurna a partir de los valores de PNEi previos a la salida del Sol y posteriores a la puesta del Sol (río Necker, Suiza)

de la materia orgánica disuelta, incrementando así la respiración heterotrófica. Actualmente, estas limitaciones metodológicas pueden superarse con el uso de los isótopos de oxígeno (Venkiteswaran et al. 2007, Tobias et al. 2007), aunque la complejidad de esta técnica va más allá del objetivo de este capítulo.

Técnica 53e. Medida del metabolismo con dos estaciones

La medida de *PPB* y *RE* con dos estaciones se basa en la técnica descrita por Marzolf et al. (1994), con las posteriores modificaciones sugeridas por Young y Huryn (1998) para el cálculo de la reaireación. La ecuación 20.15 describe el cálculo de la tasa metabólica neta basándose en la variación espacio-temporal del O_2 disuelto:

$$PNEi = \left[\frac{C_t - C_0}{\tau} + k_{O_2} (C_{sa} - C_a) \right] z \quad (20.15)$$

donde *PNEi*: tasa instantánea de producción neta del ecosistema ($g O_2 m^{-2} d^{-1}$), C_t : concentración de oxígeno disuelto al tiempo t ($g O_2 m^{-3}$), C_0 : concentración de oxígeno disuelto al tiempo 0 ($g O_2 m^{-3}$), τ : tiempo medio de viaje de retraso entre las dos estaciones (min), k_{O_2} : coeficiente de reaireación (d^{-1}), C_{sa} : valor promedio de la concentración saturante de oxígeno ($g O_2 m^{-3}$) entre inicio y final del tramo de estudio, C_a : valor promedio de la concentración de oxígeno entre inicio y final del tramo de estudio, y z : profundidad media del tramo de estudio (m).

C_t y C_0 corresponden, respectivamente, a las concentraciones en la estación de río arriba y de río abajo con un tiempo medio de viaje de retraso (τ) (min). Las *PNE*, *PPB* y *RE* se calculan del mismo modo que con una sola estación.

Una asunción de las dos técnicas de cauce abierto es que las contribuciones de agua subterránea al tramo de estudio sean mínimas, puesto que altas contribuciones de agua subterránea con concentraciones bajas de oxígeno darían valores de *RE* mayores a los reales, así como valores de *PPB* menores a los reales. Hall y Tank (2005) propusieron un método para corregir las estimaciones del metabolismo en cauce abierto en caso de conocer la contribución de agua subterránea y su concentración de oxígeno:

$$PNEi = \left[\frac{C_t - C_0}{\tau} + k_{O_2} (C_{sa} - C_a) \right] z - \frac{Q_{subt}}{A} (C_{subt} - C_t) \quad (20.16)$$

donde C_{subt} : concentración de oxígeno disuelto en el agua subterránea ($g O_2 m^{-3}$), Q_{subt} : aportación de caudal de agua subterránea al tramo ($m^3 min^{-1}$), y A : área del tramo de estudio (m^2).

Si hay aportes importantes de agua subterránea al tramo, hay que tener en cuenta su influencia sobre el balance de oxígeno

Q_{subt} puede estimarse a partir del incremento neto de caudal entre el inicio y el final del tramo. C_{subt} puede medirse en muestras de agua de pozos, aunque también puede asumirse anoxia en el peor de los casos. En el muestreo del agua subterránea, es importante no confundir agua subterránea con agua hiporreica, esta última en continuo intercambio con el agua superficial.

La macro 20.5 permite calcular el metabolismo con dos estaciones

20.3. Bibliografía

- ACUÑA V., WOLF A., UEHLINGER U., y TOCKNER K. «Temperature dependence of stream benthic respiration in an alpine river network with relevance to global warming». *Freshwater Biology* 53 (2008): 2076-2088.
- APHA. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. Washington DC: American Public Health Association, 1992.
- BENNETT J.P., y RATHBUN R.E. «Reaeration in open channel flow». *U. S. Geological Survey Professional Paper* 737 (1972).
- CADWALLADER T.E., y MCDONNELL A.J. «A multivariate analysis of reaeration data». *Water Research* 3 (1969): 731-742.
- CHAPRA S.C., y DITORO D.M. «Delta method for estimating primary production, respiration, and reaeration in streams». *Journal of Environmental Engineering, ASCE* 117 (991): 640-655.
- CHURCHILL M.A., ELMORE H.L., y BUCKINGHAM E.A. «The prediction of stream reaeration rates». *Journal of Sanitary Engineering, ASCE* 88 (1962): 1-46.
- CIRPKA O., REICHERT P., WANNER O., MULLER S.R., y SCHWARZENBACH R.P. «Gas-exchange at river cascades - field experiments and model-calculations». *Environmental Science and Technology* 27 (1993): 2086-2097.
- DOBBINS W.E. «Closure to BOD and oxygen relationship in streams». *Journal of Sanitary Engineering, ASCE* 91 (1965): 49-55.
- ENQUIST B.J., ECONOMO E.P., HUXMAN T.E., ALLEN A.P., IGNACE D.D., y GILLOOLY J.F. «Scaling metabolism from organisms to ecosystems». *Nature* 423 (2003): 639-642.
- GENEREUX D.P., y HEMOND H.F. «Determination of gas-exchange rate constants for a small stream on Walker Branch watershed, Tennessee». *Water Resources Research* 28 (1992): 2365-2374.
- GUASCH H., MARTÍ E., y SABATER S. «Nutrient enrichment effects on biofilm metabolism in a Mediterranean stream». *Freshwater Biology* 33 (1995): 373-383.
- HALL R.O., y TANK J.L. «Correcting whole-stream estimates of metabolism for groundwater input». *Limnology and Oceanography-Methods* 3 (2005): 222-229.
- HILL B.H., HERLIHY T., KAUFMANN P.R., y SINSABAUGH R.L. «Sediment microbial respiration in a synoptic survey of mid-atlantic region streams». *Freshwater Biology* 39 (1998): 493-501.
- HILL W.R., MULHOLLAND P.J., y MARZOLF E.R. «Stream ecosystem responses to forest leaf emergence in spring». *Ecology* 82 (2001): 2306-2319.
- HORNBERGER G.M., y KELLY M.G. «Atmospheric reaeration in a river using productivity analysis». *Journal of the Environmental Engineering Division, ASCE* 101 (1975): 729-739.
- IZAGIRRE O., BERMEJO M., POZO J., y ELOSEGI A. «Rivermet[®]: An Excel-based tool to calculate river metabolism from diel oxygen-concentration curves». *Environmental Modelling and Software* 22 (2007): 24-32.
- KRENKEL P.A., y ORLOB G.T. «Turbulent diffusion and the reaeration coefficient». *Transactions American Society of Civil Engineering* 128 (1963): 293-334.

- LANGBEIN W.B., y DURUM W.H. «The reaeration capacity of streams». *U. S. Geological Survey Circular* 542 (1967).
- MARZOLF E.R., MULHOLLAND P.J., y STEINMAN A.D. «Improvements to the diurnal upstream-downstream dissolved-oxygen change technique for determining whole-stream metabolism in small streams». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51 (1994): 1591-1599.
- MCCUTCHAN J.H., LEWIS W.M., y SAUNDERS J.F. «Uncertainty in the estimation of stream metabolism from open-channel oxygen concentrations». *Journal of the North American Benthological Society* 17 (1998): 155-164.
- MCINTIRE C.D., GARRISON R.L., PHINNEY H.K., y WARREN C.E. «Primary production in laboratory streams». *Limnology and Oceanography* 9 (1964): 92-102.
- NAEGELI M.W., y UEHLINGER U. «Contribution of the hyporheic zone to ecosystem metabolism in a prealpine gravel-bed river». *Journal of the North American Benthological Society* 16 (1997): 794-804.
- NIYOGI D.K., LEWIS W.M., y MCKNIGHT D.M. «Effects of stress from mine drainage on diversity, biomass, and function of primary producers in mountain streams». *Ecosystems* 5 (2002): 554-567.
- ODUM E.P. «Primary production in flowing waters». *Limnology and Oceanography* 2 (1956).
- OWENS M., EDWARDS R.W., y GIBBS J.W. «Some reaeration studies in streams». *International Journal of Air and Water Pollution* 8 (1964): 469-486.
- PLATT T., y IRWIN B. «Caloric content of phytoplankton». *Limnology and Oceanography* 18 (1973): 306-310.
- ROMANI A.M., y SABATER S. «Structure and activity of rock and sand biofilms in a Mediterranean stream». *Ecology* 82 (2001): 3232-3245.
- RUTHERFORD J.C., WILCOCK R.J., y HICKEY C.W. «Deoxygenation in a mobile-bed river. 1. Field studies». *Water Research* 25 (1991): 1487-1497.
- THYSSEN N., ERLANDSEN M., JEPPESEN E., y URSIN C. «Reaeration of oxygen in shallow, macrophyte rich streams. 1. Determination of the reaeration rate coefficient». *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie* 72 (1987): 405-429.
- TOBIAS C.R., BOHLKE J.K., y HARVEY J.W. «The oxygen-18 isotope approach for measuring aquatic metabolism in high-productivity waters». *Limnology and Oceanography* 52 (2007): 1439-1453.
- TSIVOGLOU E.C., y NEAL L.A. «Tracer measurements of reaeration: III. Predicting the reaeration capacity of inland streams». *Journal WPCF* 48 (1976): 2669-2689.
- VELASCO J., MILLAN A., VIDAL-ÁBARCA M.R., SUAREZ M.L., GUERRERO C., y ORTEGA M. «Macrophytic, epipelic and epilithic primary production in a semiarid Mediterranean stream». *Freshwater Biology* 48 (2003): 1408-1420.
- VENKITESWARAN J.J., WASSENAAR L.I., y SCHIFF S.L. «Dynamics of dissolved oxygen isotopic ratios: A transient model to quantify primary production, community respiration, and air-water exchange in aquatic ecosystems». *Oecologia* 153 (2007): 385-398.
- VILCHES C., y GIORGI A. «Metabolismo de productores de un arroyo pampeano». *Biología Acuática* 24 (2008): 87-93.
- WANNINKHOF R., MULHOLLAND P.J., y ELWOOD J.W. «Gas-exchange rates for a 1st-order stream determined with deliberate and natural tracers». *Water Resources Research* 26 (1990): 1621-1630.
- YOUNG R.G., y HURYN A.D. «Longitudinal patterns of organic matter transport and turnover along a New Zealand grassland river». *Freshwater Biology* 38 (1997): 93-107.
- YOUNG R.G., y HURYN A.D. «Comment: Improvements to the diurnal upstream-downstream dissolved oxygen change technique for determining whole-stream metabolism in small streams». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (1998): 1784-1785.