

**DINÁMICA DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA α , Y
EL INTERCAMBIO DE GASES DE EFECTO INVERNADERO (GEI)
EN EL HUMEDAL MADRIGAL, VALLE DEL CAUCA**

ALEXANDRA MARGARITA NORIEGA CAÑAR



Universidad
del Cauca

**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
MAESTRÍA EN RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS CONTINENTALES
UNIVERSIDAD DEL CAUCA
POPAYÁN-CAUCA**

2015

**DINÁMICA DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA α , Y
EL INTERCAMBIO DE GASES DE EFECTO INVERNADERO (GEI)
EN EL HUMEDAL MADRIGAL, VALLE DEL CAUCA**

ALEXANDRA MARGARITA NORIEGA CAÑAR

**Trabajo de Grado para optar al título de
Magíster en Recursos Hidrobiológicos Continentales**

**ENRIQUE J. PEÑA SALAMANCA PhD.
DIRECTOR**

**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
MAESTRÍA EN RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS CONTINENTALES
UNIVERSIDAD DEL CAUCA
POPAYÁN-CAUCA**

2015

NOTA DE ACEPTACIÓN

Director _____

Enrique Javier Peña Salamanca PhD.

Jurado _____

Mónica Patricia Valencia Rojas PhD.

Jurado _____

Santiago R. Duque

Popayán, 11 de Diciembre de 2015

DEDICATORIA

El esfuerzo y el valor de creer en las causas que aportan nuevo conocimiento es parte del entusiasmo y la sabiduría para lograrlas y son parte de la vida a través de los nuestros, para ti mamá, papá, Sebitas, Ana, Goyos y mi abuela Ligia, con todo mi cariño.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a las siguientes instituciones y personas que hicieron posible la realización del presente Trabajo de investigación.

A la Universidad del Cauca, por su formación en el Posgrado de la Maestría en Recursos Hidrobiológicos Continentales.

A la Universidad del Valle, por la Sección Botánica, mi segunda casa, donde llevé a cabo el Trabajo de Laboratorio y alistamiento de materiales y equipos para las salidas de campo.

Al profesor Enrique J. Peña Salamanca PhD, Director del Trabajo de Grado y Co-Investigador del Proyecto GEI, por su guía y orientación en el desarrollo del Trabajo.

Al profesor Juan Pablo Silva Vinasco PhD, Investigador principal del Proyecto GEI, por sus observaciones científicas en el proceso de avance y etapa final del Trabajo.

Al Proyecto GEI (Secuestro y Emisión de Gases de Efecto Invernadero en Humedales Estratégicos del Valle del Cauca) COLC CT-0389-2013 y los compañeros Teresita Canchala Mg., Victor Lizcano Mg., Jefferson Correa Ing. Sanitaria y Ambiental, Richard, Juan Camilo y Juan Carlos, por su valiosa colaboración.

A la comunidad del Humedal Madrigal, que colaboraron en la logística de las salidas de campo. De manera muy atenta, a César, Doña Adriana y sus padres, y demás personas que acompañaron con su amabilidad las jornadas de campo.

A mis compañeros de la Sección Botánica Diego, Diana, Marta Lucia, Antonella, Susana, Laurita, Stefanny, Paola, Mayerli, Hernel, Cindy, Camila, María Esther, Alexsito, Jezir, César, Carito, Carolina, y las profesoras Celina, Neyla, Myriam y Ana Cristina, y quiénes me falten en esta lista, por ser mi segunda familia y mi ánimo permanente en el inicio y el final de esta agradecida lucha, y en la continuación hacia temas aplicados y de investigación.

A mis amistades a la distancia por sus buenos deseos que son parte y compañía en el viaje de la vida.

RESUMEN

La productividad primaria y la clorofila a fueron determinadas para evaluar las variaciones espaciales (verticales y horizontales) y temporales, y su relación con las variables de estudio: parámetros *in situ* y calidad de agua, y los flujos de CH_4 y CO_2 en dos estaciones de muestreo en el Humedal Madrigal, Valle del Cauca, durante Marzo de 2014 a Febrero de 2015 y el perfil de clorofila a desde Septiembre de 2014 a Febrero de 2015. Las estaciones se localizaron por características diferentes del cuerpo de aguas y el entorno circundante. La estación Con Vegetación ($04^{\circ}10'50,529''\text{N}-76^{\circ}15'23,94''\text{W}$) en el extremo sur con plantas acuáticas como buchón de agua (*Eichhornia crassipes*) y *Salvinia* sp, con vegetación enraizada como gramíneas y vegetación riparia, y la estación Sin Vegetación ($04^{\circ}10'57,878''\text{N}-76^{\circ}15'2,139''\text{W}$) en el extremo norte del humedal con espejo de agua, cercana al canal con compuerta que conecta con el río Cauca. En las estaciones se determinó la productividad primaria y la clorofila a en dos profundidades de estudio: superficie y 1 DS. Las variaciones espaciales verticales de la productividad primaria mostraron diferencias significativas ($p = 0,03188$ $p < 0,05$) en la estación Con Vegetación y en las variaciones horizontales entre las estaciones de muestreo en superficie y 1DS ($p =$

0,03973 $p < 0,05$; $p = 0,00705$ $p < 0,05$, respectivamente). Las variaciones temporales de la productividad primaria presentaron diferencias significativas a 1 DS ($p = 0,02442$ $p < 0,05$) al igual que la clorofila a en superficie ($p = 0,00672$ $p < 0,05$) en la estación Sin Vegetación. Las correlaciones de Spearman y el Modelo Lineal Generalizado (MLG) Regresión Múltiple de la productividad primaria y la clorofila a , determinaron variables físicoquímicas que más influyeron y fueron sus requerimientos en las estaciones de muestreo. La productividad primaria en unidades de superficie promedio fue menor en la estación Con Vegetación ($2,16 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y mayor en la estación Sin Vegetación ($4,53 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Las variaciones espaciales de los flujos de CH_4 mostraron diferencias significativas ($p = 0,00025$ $p < 0,05$) en las estaciones de muestreo. Las variaciones temporales de los flujos de CH_4 fueron significativas ($p = 0,00810$ $p < 0,05$) en la estación Con Vegetación. Los flujos promedio de CH_4 fueron diferentes en las estaciones de muestreo (Con Vegetación: $-0,122 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y $3,53 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; Sin Vegetación: $-2,956 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y $0,26 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Los flujos promedio de CO_2 fueron mayores en la estación Con Vegetación ($-6,798 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y $9,369 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente) que en la estación Sin Vegetación ($-6,744 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y $5,693 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Las correlaciones de Spearman de la productividad primaria con los flujos de CO_2 (Con Vegetación: $r = -0,607070$; Sin Vegetación: $r = 0,751934$) determinaron mayor captura de carbono en la estación Con Vegetación y procesos que participan en la emisión de carbono a la atmósfera. Mientras que, la disponibilidad de CO_2 en la columna de agua mostró flujos de captura y emisión similares en la estación Sin Vegetación.

ABSTRACT

The primary productivity and chlorophyll *a* were determined to evaluate the spatial variations (vertical and horizontal) and temporary and its relationship with the variables of study: *in situ* parameters and quality of water, and the flows of CH₄ and CO₂ in two sampling stations in the wetland Madrigal, Valle del Cauca, during March 2014 to February 2015 and the profile of chlorophyll *a* from September 2014 to February 2015, and the profile of chlorophyll *a* from September 2014 to February 2015. The stations were located by different characteristics of the body of water and the surrounding environment. The station With vegetation (04°10'50,529"N-76°15'23.94"W) in the south end with aquatic plants like water buchón (*Eichhornia crassipes*) and *Salvinia* sp, with rooted vegetation such as grasses and riparian vegetation and the station Without vegetation (04°10'57,878"N-76° 15'2,139"W) in the north end of the wetland with mirror of water, close to the canal with gate that connects with the Cauca river. In the stations was determined the primary productivity and chlorophyll *a* in two depths of study: surface and 1 DS. The spatial variations of primary productivity vertical showed significant differences ($p = 0,03188$ $p < 0,05$) at the station With vegetation and in the horizontal variations between the sampling stations in surface and 1DS ($p = 0,03973$ p

< 0,05; $p = 0,00705$ $p < 0,05$, respectively). The temporal variations of the primary productivity showed significant differences to 1 DS ($p = 0,02442$ $p < 0,05$) as well as the chlorophyll *a* in surface area ($p = 0,00672$ $p < 0,05$) in the station Without vegetation. The Spearman correlation and the Generalized Linear Model (MLG) Multiple Regression of primary productivity and chlorophyll *a*, determined physicochemical variables that have most influenced and were their requirements in the sampling stations. The primary productivity in units of average area was lower in the station With vegetation ($2,16 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) and higher in the station Without vegetation ($4,53 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Spatial variations in the flows of CH_4 showed significant differences ($p = 0,00025$ $p < 0,05$) at the sampling stations. The temporal variations of the flows of CH_4 were significant ($p = 0,00810$ $p < 0,05$) at the station With vegetation. The average flows of CH_4 were different in the sampling stations (With vegetation: $-0,122 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ and $3,53 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; Without vegetation: $-2,956 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ and $0,26 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). The average flows of CO_2 were higher in the station With vegetation ($-6,798 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ and $9,369 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectively) than in the station Without vegetation ($-6,744 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ and $5,693 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). The Spearman correlation of primary productivity with the CO_2 fluxes (With vegetation: $r = -0,607070$; Without vegetation: $r = 0,751934$) determined greater carbon capture in the station With vegetation and processes involved in the emission of carbon to the atmosphere. While the availability of CO_2 in the water column showed capture fluxes and emission similar in the station Without vegetation.

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	8
2. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN	12
3. JUSTIFICACIÓN	15
4. OBJETIVOS	17
4.1 OBJETIVO GENERAL	17
4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	17
5. MARCO TEÓRICO.....	18
5.1 Características de los humedales	18
5.2 Los humedales: fuentes almacenadoras o emisoras de carbono	21
6. ANTECEDENTES	25
7. METODOLOGÍA.....	30
7.1 ÁREA DE ESTUDIO	30
7.2 MEDICIONES ESPACIALES Y TEMPORALES	33
7.2.1 Muestras Biológicas	33
7.2.2 Variables de estudio.....	36
7.2.3 Medición de Gases de Efecto Invernadero (GEI)	37
7.3 MEDICIONES EN LABORATORIO.....	40
7.3.1 Determinación Productividad primaria.....	40
7.4 ANÁLISIS DE DATOS.....	41
7.4.1 Diseño Experimental	41
8. RESULTADOS	44
8.1 VARIACIONES ESPACIALES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA	44

8.2 VARIACIONES TEMPORALES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA	46
8.3 VARIACIONES ESPACIALES DE LA CLOROFILA a	48
8.4 VARIACIONES TEMPORALES DE LA CLOROFILA a	50
8.5 PERFIL DE CLOROFILA a	51
8.6 CORRELACIONES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA a CON LAS VARIABLES DE ESTUDIO.....	63
8.7 MODELO LINEAL GENERALIZADO REGRESIÓN MÚLTIPLE DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA a CON LAS VARIABLES DE ESTUDIO	72
8.8 PRODUCTIVIDAD PRIMARIA POR UNIDAD DE SUPERFICIE Y FLUJOS DE CAPTURA DE CH ₄ Y CO ₂	74
8.9 VARIACIONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LOS FLUJOS DE CH ₄ Y CO ₂ , Y CORRELACIONES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA a CON LOS FLUJOS DE CH ₄ Y CO ₂	75
9. DISCUSIÓN	80
9.1 VARIACIONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA a	80
9.2 CORRELACIONES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA a CON LAS VARIABLES DE ESTUDIO, Y EL MODELO LINEAL GENERALIZADO (MLG) REGRESIÓN MÚLTIPLE	81
9.3 VARIACIONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LOS FLUJOS DE CH ₄ Y CO ₂ , Y CORRELACIONES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA a CON LOS FLUJOS DE CH ₄ Y CO ₂	82
10. CONCLUSIONES.....	85
11. RECOMENDACIONES	87
12. BIBLIOGRAFÍA	88

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Localización geográfica del humedal Madrigal en el Valle del Cauca.	32
Figura 2. Zonificación Ecológica del humedal Madrigal.	33
Figura 3. Estaciones de muestreo en el humedal Madrigal.	35
Figura 4. Estaciones de muestreo.	35
Figura 5. Método de las botellas claras y oscuras.	36
Figura 6. Cámara estática flotante (dimensiones en mm).	38
Figura 7. Variaciones espaciales de la productividad primaria en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.	45
Figura 8. Variaciones temporales de la productividad primaria en la estación Con Vegetación en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.	46
Figura 9. Variaciones temporales de la productividad primaria en la estación Sin Vegetación en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.	47
Figura 10. Productividad primaria por unidad de superficie en las estaciones de muestreo en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.	48
Figura 11. Variaciones espaciales de la clorofila a en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.	49
Figura 12. Variaciones temporales de la clorofila a en la estación Con Vegetación en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.	50
Figura 13. Variaciones temporales de la clorofila a en la estación Sin Vegetación en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.	51
Figura 14. Perfil clinógrafo de clorofila a en la estación con Vegetación, Septiembre 11 de 2014.	52
Figura 15. Perfil heterógrafo de clorofila a en la estación con Vegetación, Octubre 2 de 2014.	53
Figura 16. Perfil clinógrafo de clorofila a en la estación con Vegetación, Octubre 30 de 2014.	53
Figura 17. Perfil heterógrafo de clorofila a en la estación con Vegetación, Noviembre 6 de 2014.	54

	Pág.
Figura 18. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Noviembre 20 de 2014.	54
Figura 19. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Diciembre 4 de 2014.	55
Figura 20. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Diciembre 10 de 2014.	55
Figura 21. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Enero 15 de 2015.	56
Figura 22. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Enero 29 de 2015.	56
Figura 23. Perfil clinógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Febrero 12 de 2015.	57
Figura 24. Perfil ortógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Febrero 19 de 2015.	57
Figura 25. Perfil clinógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Septiembre 11 de 2014.	58
Figura 26. Perfil ortógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Octubre 2 de 2014.	58
Figura 27. Perfil clinógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Octubre 30 de 2014.	59
Figura 28. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Noviembre 6 de 2014.	59
Figura 29. Perfil ortógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Noviembre 20 de 2014.	60
Figura 30. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Diciembre 4 de 2014.	60
Figura 31. Perfil ortógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Diciembre 10 de 2014.	61
Figura 32. Perfil ortógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Enero 15 de 2015.	61
Figura 33. Perfil clinógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Enero 29 de 2015.	62
Figura 34. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Febrero 12 de 2015.	62
Figura 35. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Febrero 19 de 2015.	63
Figura 36. Alcalinidad en la estación Con Vegetación.	65
Figura 37. Nitritos en la estación Con Vegetación.	65
Figura 38. Nitratos en la estación Con Vegetación.	66
Figura 39. Fe ferroso en la estación Con Vegetación.	66
Figura 40. Fe férrico en la estación Con Vegetación.	67
Figura 41. Precipitación y Productividad primaria en la estación Con Vegetación.	68

	Pág.
Figura 42. Precipitación y Productividad primaria en la estación Sin Vegetación.	69
Figura 43. Precipitación y Clorofila a en la estación Con Vegetación.	70
Figura 44. Precipitación y Clorofila a en la estación Sin Vegetación.	71
Figura 45. Variaciones espaciales de CH ₄ y CO ₂ en las estaciones de muestreo.	76
Figura 46. Variaciones temporales de los flujos de CH ₄ y CO ₂ en la estación Con Vegetación.	77
Figura 47. Variaciones temporales de los flujos de CH ₄ y CO ₂ en la estación Sin Vegetación.	78

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Técnicas analíticas de parámetros físicoquímicos del agua.	37
Tabla 2. Métodos de análisis de CH ₄ y CO ₂ .	39
Tabla 3. Factores y Niveles en el diseño experimental estadístico.	42
Tabla 4. Estaciones de muestreo-Profundidades de estudio y Productividad.	42
Tabla 5. Estaciones de muestreo-Profundidades de estudio y Variables de estudio.	42
Tabla 6. Estaciones de muestreo-Profundidades de estudio y Flujos GEI.	42
Tabla 7. Relación Variables de estudio y Productividad primaria y Clorofila <i>a</i> .	43
Tabla 8. Variaciones espaciales verticales de la productividad primaria.	45
Tabla 9. Variaciones espaciales horizontales de la productividad primaria.	45
Tabla 10. Variaciones temporales de la productividad primaria.	47
Tabla 11. Variaciones espaciales verticales de la Clorofila <i>a</i> .	49
Tabla 12. Variaciones espaciales horizontales de la Clorofila <i>a</i> .	49
Tabla 13. Variaciones temporales de la clorofila <i>a</i> .	51
Tabla 14. Variaciones del perfil de clorofila <i>a</i> .	52
Tabla 15. Correlaciones de la productividad primaria con las variables de estudio: parámetros <i>in situ</i> .	64
Tabla 16. Correlaciones de la productividad primaria con las variables de estudio: calidad de agua.	64
Tabla 17. Modelo Lineal Generalizado (MLG) Regresión Múltiple de la productividad primaria con los parámetros <i>in situ</i> en la estación Sin Vegetación.	72
Tabla 18. Modelo Lineal Generalizado (MLG) Regresión Múltiple de la productividad primaria con calidad de agua en la estación Con Vegetación.	73

	Pág.
Tabla 19. Modelo Lineal Generalizado (MLG) Regresión Múltiple de la clorofila a con calidad de agua en la estación Con Vegetación.	73
Tabla 20. Modelo Lineal Generalizado (MLG) Regresión Múltiple de la clorofila a con calidad de agua en la estación Sin Vegetación.	74
Tabla 21. Productividad primaria por unidad de superficie y flujos de captura de CH ₄ y CO ₂ en las estaciones de muestreo.	75
Tabla 22. Variaciones espaciales de los flujos de CH ₄ y CO ₂ .	76
Tabla 23. Variaciones temporales de los flujos de CH ₄ y CO ₂ .	78
Tabla 24. Correlaciones de la productividad primaria con los flujos de CH ₄ y CO ₂ .	79
Tabla 25. Productividad primaria por unidad de superficie en ecosistemas acuáticos.	81

1. INTRODUCCIÓN

El humedal Madrigal es un ecosistema acuático pulsante. Se forma en las planicies de inundación y es condicionado por el régimen hidrológico de los ríos adyacentes (Junk *et al.*, 1989; Neiff, 1990, 2001; Henry, 2003). Así mismo, los pulsos de las inundaciones actúan como factor principal en la extensión de la conectividad entre humedales y canales naturales (Junk *et al.*, 1989; Junk, 1997; Thomaz *et al.*, 1997; Neiff, 1999; Tundisi, 2007). Esto permite restablecer el ambiente, con la entrada de nutrientes desde los sedimentos del fondo y la descomposición de la vegetación que contribuye significativamente a la alta productividad de estos ecosistemas (Junk y Welcomme, 1990; Carvalho *et al.*, 2001; Benassi, 2007).

Los humedales tienen un papel muy importante en los ciclos de Gases de Efecto Invernadero (GEI) por la producción o secuestro de gases atmosféricos que incluyen metano (CH₄) y dióxido de carbono (CO₂). Recientemente, las concentraciones de estos gases han aumentado, alterando la dinámica de la energía planetaria, lo que conduce a efectos del cambio climático tales como el aumento de la temperatura (Solomon *et al.*, 2007). Estos ecosistemas pueden contribuir a estos cambios porque son fuentes naturales significativas de CH₄, que explican por lo menos el 20% de las

emisiones anuales globales de CH₄ (Houghton *et al.*, 2001; Ding y Cai, 2007). Alternativamente, los humedales mitigan el cambio climático debido a que generalmente actúan como sumideros de carbono por la incorporación de carbono en la forma de biomasa de los productores primarios (Whiting y Chanton, 2001; Mander *et al.*, 2011). Si bien, los humedales actúan como fuentes o sumideros de carbono también intervienen en procesos físicos y biológicos que determinan los flujos netos de CH₄ y CO₂.

Las vías de los productores primarios contribuyen al movimiento de ambos CH₄ y CO₂ en humedales. La biomasa de las plantas que se compone de glucosa que contiene carbono, libera carbono en el suelo cuando éstas se descomponen (Mander *et al.*, 2011). De otra parte, en el espacio intracelular de los tejidos de las plantas se da paso a la salida de CH₄ en los humedales sin pasar a través de la columna de agua (Morrissey *et al.*, 1993; Ding y Cai, 2007). CH₄ y CO₂ pueden salir también por movimiento a través de la columna de agua. El CH₄ escapa a través de la columna de agua por ebullición, burbujas aisladas de CH₄ y difusión, movimiento constante a lo largo de un gradiente de concentración de suelo a atmósfera (Strack y Waddington, 2008). De otro modo, el CO₂ se difunde fácilmente en la columna de agua debido a que es soluble en el agua (Miller, 2011). A través de los humedales, los flujos netos y probablemente sus componentes difusivos, dependen de las características de los humedales locales.

La profundidad y patrones de cobertura vegetativa son dos factores asociados con el flujo neto de gases de efecto invernadero (Whiting y Chanton, 2001; Herbst *et al.*, 2011; Mander *et al.*, 2011; Miller, 2011). El aumento de la profundidad y la densidad alta de

plantas puede incrementar la difusión de CH₄ y CO₂, respectivamente, debido a la producción alta de CH₄ en la capa de suelo anaeróbico (Mander *et al.*, 2011; Dai *et al.*, 2012) y la incorporación de CO₂ por plantas (Mander *et al.*, 2011). La aireación o ventilación del suelo y la temperatura puede inhibir o aumentar la producción de CH₄ y CO₂, generando flujos globales (Blodau y Moore, 2002; McMillan *et al.*, 2007; Herbst *et al.*, 2011). El fitoplancton es responsable de aproximadamente el 40% del total de la producción fotosintética sobre la Tierra, la cual se estima entre 170-290 Giga toneladas. De este gran total, los bosques tropicales contribuyen con una cantidad que fijan alrededor de $37,4 \times 10^9$ toneladas de carbono por año. Esta cantidad es solamente superada por los océanos, puesto que, fijan a cerca del $41,5 \times 10^9$ toneladas de carbono por año. Estas cantidades tan grandes son fijadas sin importar la concentración tan baja de CO₂ en la atmósfera (0,0352%) (Wetzel, 2002 en Naundorf, 2010).

Generalmente, la producción del fitoplancton tiende a ser despreciada, debido a que representa una forma de biomasa en una muy pequeña fracción del total de la biomasa fotosintética. Este potencial de producción por unidad de biomasa es posible por la alta relación superficie celular/volumen celular, sus características de ser organismos suspendidos y el medio altamente dinámico con eventos biológicos que consisten desde ocurrencias bajas a días (Wetzel, 2002 en Naundorf, 2010).

La distribución de la biota productora y las variaciones de las condiciones físicoquímicas y climáticas inciden en la productividad primaria. El fitoplancton presenta variaciones en la distribución vertical, tanto en número como en el tipo de especies, lo

que exhibe diferentes perfiles de producción según la profundidad (Wetzel, 2002 en Naundorf, 2010).

El presente estudio es parte del Proyecto Marco Secuestro y Emisión de Gases de Efecto Invernadero (GEI) en humedales estratégicos del Valle del Cauca, COLC CT-0389-2013, cuyo objetivo fue determinar la dinámica de la productividad primaria y clorofila *a* y su relación con las variables de estudio (parámetros *in situ* y calidad de agua), y los flujos (emisiones, captura o secuestro, o sumidero) de CH₄ y CO₂ como Gases de Efecto Invernadero (GEI) en dos estaciones de muestreo del humedal Madrigal.

2. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

Los sistemas tropicales contribuyen en un 60% de las emisiones atmosféricas globales de CH₄ (Wang *et al.*, 1996). Los humedales contienen del 15-22 % del carbono terrestre global (Gorham, 1991; Eswaran *et al.*, 1995; Sabine *et al.*, 2004) y contribuyen con el 15-20% de las emisiones del metano global (CH₄) a la atmósfera (Aselmann y Crutzen, 1989). Así, por ejemplo, las planicies de inundación de pantano, como los humedales en Brasil contribuyen con 3,3% de la emisión global de CH₄ (Marani y Alvalá, 2007). La producción de metano es regulada principalmente por la concentración de O₂, pH, temperatura, sustratos orgánicos y disponibilidad de nutrientes. Además, el detritus de plantas acuáticas que se acumula en exceso en los sedimentos puede ser una fuente principal de las emisiones de CH₄ y CO₂ (Meronigal *et al.*, 2004). Así, cambios tan pequeños en la concentración atmosférica tienen grandes implicaciones en el clima futuro. El metano es responsable de casi el 18% de la coacción radiactiva inducida humana, por lo que es el segundo gas de efecto invernadero más importante después del CO₂ (Forster *et al.*, 2007) y es considerado con un potencial de calentamiento global 20 veces mayor al del CO₂ y que contribuye con 20% al calentamiento global (Tauchnitz *et al.*, 2007). Se ha demostrado que

pequeños cuerpos de agua aportan significativamente a las reservas de CH₄ a escala de paisaje en regiones de humedales (Roulet y Moore, 1995; Repo *et al.*, 2007; Walter *et al.*, 2007; Schrier *et al.*, 2009a, b; Juutinen *et al.*, 2009). Como también, hay una mayor atención acerca de la retroalimentación potencial entre las perturbaciones de cambio global y emisiones de CH₄ de humedales, el clima, las concentraciones atmosféricas de CO₂, y la deposición de sulfato y nitrógeno, bien conocidas que afectan las emisiones de CH₄ positiva o negativamente (Roulet, 2000; Gauci *et al.*, 2004; Bridgham *et al.*, 2006; Zhuang *et al.*, 2006). Los efectos de variaciones interanuales en el clima sobre los flujos de CH₄ de humedales han sido grandes, lo suficiente para conducir variaciones observadas en las concentraciones atmosféricas globales de CH₄ durante las últimas décadas. De ahí, que hay una evidencia en que las emisiones de CH₄ de los humedales han influenciado como respuesta al clima en el pasado, y probablemente continuaría para explicar el cambio del clima antropogénico (Bridgham *et al.*, 2013). En el caso de pequeños lagos de regiones templadas se sugiere recientemente, que su importancia de estos ambientes ricos en sedimentos orgánicos, en el balance global del ciclo del carbono, podría haber sido subestimada (Downing *et al.*, 2006; Kortelainen *et al.*, 2006). No obstante, el papel que juega los productores primarios (el fitoplancton) en la incorporación de carbono en el intercambio de los gases de efecto invernadero es de gran importancia.

En este sentido, el presente trabajo pretende dar respuesta a los siguientes interrogantes: ¿cuál es la dinámica de la productividad primaria y clorofila *a* y su relación con las variables de estudio (parámetros *in situ* y calidad de agua), y los flujos de CH₄ y CO₂ como Gases de Efecto Invernadero (GEI) en el humedal Madrigal?.

¿Cuánto contribuye la productividad primaria por unidad de superficie en las estaciones de muestreo con flujos de captura de CH₄ y CO₂?

3. JUSTIFICACIÓN

Los humedales interiores de Colombia son de gran importancia no sólo desde el punto de vista ecológico sino también socioeconómico, por sus múltiples funciones, valores y atributos, los cuales son esenciales para la sociedad en su conjunto (CVC, sf).

Los humedales considerados como ecosistemas estratégicos, tienen un papel relevante en la captura o secuestro y emisión o sumidero de Gases de Efecto Invernadero (GEI). Siendo partícipes de un gran interés en el impacto del cambio climático y la agudización de fenómenos relacionados como El Niño y La Niña a nivel mundial. De ahí que, en el contexto global, diversos estudios tienen su mayor atención en la cuantificación de emisiones y secuestro de flujos de GEI de la superficie de la Tierra (Abril *et al.*, 2006; Guérin *et al.*, 2007; Belger *et al.*, 2011), puesto que, la interferencia humana ha modificado drásticamente la temperatura media mundial (IPCC, 2001) y ocasionado respuestas específicas de los sistemas físicos y biológicos al calentamiento antropógeno (IPCC, 2007). En este sentido, entender cómo funciona el humedal es clave debido a la conexión de las diferentes relaciones entre factores bióticos (flora y fauna) y abióticos (variables físicoquímicas, clima, hidrología, geomorfología, etc.) que en condiciones naturales, procuran un equilibrio ecológico

altamente dinámico. Sin embargo, estos ecosistemas acuáticos son parte de una problemática de gestión, adaptabilidad y riesgo en la supervivencia de la biodiversidad y el bienestar humano de las comunidades locales y regionales (IPCC, 2014).

Por tanto, en el Humedal Madrigal confluyen varios actores: la Asociación de Productores Agropecuarios y Piscicultores del municipio de Riofrío, vereda Madrigal-Los Gorriones, Valle del Cauca, los cuales derivan su sustento de él y son parte activa de su conservación en conjunto con la CVC (Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca). La presente investigación que hace parte del proyecto Secuestro y Emisión de Gases de Efecto Invernadero en humedales estratégicos del Valle del Cauca, pretende entender la dinámica de la productividad primaria y clorofila *a* y su relación con las variables de estudio (parámetros *in situ* y calidad de agua), y los flujos de CH₄ y CO₂, y contribuir a la línea base de estudios multidisciplinarios en el marco global del cambio climático en Colombia y a nivel regional.

4. OBJETIVOS

4.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar las variaciones espaciales y temporales de la productividad primaria y clorofila *a* y su relación con los parámetros *in situ* y calidad de agua, y los flujos de CH₄ y CO₂ como Gases de Efecto Invernadero (GEI) en dos estaciones de muestreo en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.

4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar las variaciones espaciales y temporales de la productividad primaria y clorofila *a*, y el perfil de clorofila *a*.
- Estimar la relación de la productividad primaria y clorofila *a* con los parámetros *in situ* y calidad de agua.
- Estimar la relación de la productividad primaria y clorofila *a* con los flujos de CH₄ y CO₂.

5. MARCO TEÓRICO

5.1 Características de los humedales

El área de humedales en el planeta se ha estimado entre 700-1024 millones de hectáreas, lo cual representa entre el 4-6% de la superficie terrestre (Mitsch y Gosselink, 2000), pero a pesar de ello, son considerados muy importantes globalmente por su potencial para almacenar carbono. Dicho potencial, se debe a la alta productividad de las plantas y a la baja descomposición de materia orgánica que ocurre en los suelos inundados (Collins y Kuehl, 2000).

Los humedales son las zonas de transición entre los sistemas acuáticos y terrestres, constituyen áreas de inundación temporal o permanente, que están sujetas o no a la influencia de la marea. La duración de la inundación debe ser mayor al 5% de la temporada de crecimiento para permitir el desarrollo de suelos hídricos y al menos periódicamente mantener una vegetación predominante de hidrófitas (plantas adaptadas a vivir en condiciones de inundación) (Environmental Laboratory, 1987; Mitsch y Gosselink, 2000). El término humedales agrupa a una gama de hábitats continentales, costeros y marinos que comparten ciertas características climáticas y geológicas, así como una hidrología y edafología singular (Moreno y Travieso, 2007).

Los humedales están constituidos por tres componentes principales: 1) Suelos hídricos. Aquellos formados bajo condiciones de saturación o inundación, por un periodo suficientemente largo (más de 5% de la temporada de crecimiento), de tal manera que desarrollan condiciones anaerobias en la parte superior y favorecen el crecimiento de hidrófitas (Environmental Laboratory, 1987). El término suelos hídricos, es usado como sinónimo de suelos de humedales. Los suelos de humedales poseen sólo una pequeña capa aerobia de tan sólo unos cuantos milímetros en la superficie o interfase con la columna de agua (Hammer, 1992). El oxígeno en los espacios intersticiales del suelo es desplazado por el agua, causando condiciones anaerobias. Dichas condiciones favorecen ciertos procesos biogeoquímicos como la acumulación de materia orgánica y la reducción/translocación del hierro y otros elementos reducibles como el manganeso (USDA, 2006). Estos procesos ocasionan cambios en la apariencia de los suelos de humedales llamados características redoximórficas (Collins y Kuehl, 2000). Estas características prevalecen aun después de drenado el humedal y son útiles para identificar a los suelos de humedales (USDA, 2006).

Las características redoximórficas son rasgos asociados con la humedad, que resultan de periodos alternos de reducción y oxidación de los compuestos de hierro y manganeso en el suelo. La reducción ocurre durante la saturación con agua y la oxidación cuando el suelo no está saturado. Los iones de hierro y manganeso en forma reducida son móviles y se pueden transportar por el agua, que es la forma como se mueven en el suelo. Los cuales se pueden agrupar en tres tipos:

- Concentraciones redox. Se refiere a la acumulación de óxidos de hierro y manganeso. Estos óxidos se forman cerca de la rizósfera, debido a la presencia

del oxígeno transportado de las hojas de las plantas a la raíz que forman motas de un color amarillo-café y gris oscuro.

- Disminución de redox. Se refiere a los valores bajos de croma (menor a 2), en la carta de colores de suelo Munsell, que presentan los suelos de humedales.
- Matrices reducidas. El Mn^{+4} es reducido a Mn^{+3} y Mn^{+2} dando una coloración grisácea.

2) Macrófitas o hidrófitas. Son plantas acuáticas que están adaptadas para vivir en suelos inundados o en el agua. El término incluye a especies leñosas y herbáceas. Las hidrófitas son la base de la cadena alimenticia en los humedales, algunas plantas acuáticas herbáceas son extremadamente productivas y a diferencia de los sistemas terrestres, mucha de la materia orgánica producida no es consumida por herbívoros, sino que es convertida a detritus, que entra en la cadena alimenticia. Las plantas proveen hábitat estructural crítico para grupos taxonómicos como las bacterias epífitas, perifiton, macro-invertebrados y peces (Cronk y Fennessy, 2001; Smith y Smith, 2007b). La vegetación influencia fuertemente la química del agua, ya que las plantas pueden actuar como fuente o como sumideros de nutrientes y también bombean los nutrientes de la columna del agua al sedimento (Martin *et al.*, 2003). Además, las plantas acuáticas poseen un tejido aerenquimal que les permite el transporte de oxígeno de las partes aéreas a las raíces, lo cual influencia el potencial redox que indica la disponibilidad de electrones en el sedimento.

3) Agua. La hidrología en los humedales es muy dinámica y diversa. La inundación puede ser permanente o intermitente, el gradiente de salinidad va desde agua salina a agua dulce y pueden o no estar influenciados por las mareas. Los humedales, por lo

general, están conectados con un cuerpo de agua superficial, como lagos, lagunas, ríos y mares. Sin embargo, también existen humedales aislados de aguas superficiales, los cuales tienen conexión con aguas subterráneas (Mitsch y Gosselink, 2000).

Los humedales proveen servicios ecosistémicos como regulación de inundaciones, retención de contaminantes y transformación de nutrientes (Friedman, 2009). Esto es favorecido por la biogeoquímica, en donde se presentan procesos de oxidación y reducción. Cuando permanece el nivel de agua en los humedales, hace que prevalezcan condiciones anaerobias y se generan procesos de reducción que producen CH_4 y N_2O , respectivamente (Huttunen *et al.*, 2003; Mitsch y Gosselink, 2011). Cuando existe un exceso de oxígeno, el carbono y nitrógeno son transformados en CO_2 y NO_3^- por la acción microbiana. Por el contrario, el fósforo (P) durante la actividad microbiana no experimenta cambios de valencia (Keddy, 2010).

5.2 Los humedales: fuentes almacenadoras o emisoras de carbono

El humedal es almacenador o sumidero de carbono cuando el carbono atmosférico en forma de dióxido de carbono es removido de la atmósfera y almacenado (secuestrado). El reciclaje del carbono atmosférico es realizado mediante la captura y su posterior transformación en materia viva (i.e. carbono orgánico) a través de la fotosíntesis. La vegetación senescente que cae, es material vegetal que se acumula en el sedimento, formando una capa muy rica en materia orgánica denominada turba. Ésta se define como suelo sin consolidar formado por materia vegetal fibrosa parcialmente descompuesta que se acumula en un ambiente anegado (Mitsch y Gosselink, 2000). La acumulación de turba ocurre cuando la producción primaria en la superficie excede las

pérdidas por descomposición y lixiviados, resultando una acreación vertical o lateral de depósitos de material orgánico (Turetsky *et al.*, 2004). El drenado y desecación de los humedales, estimula la oxidación del carbono almacenado con liberación de CO₂ y su deterioro afecta en gran medida el equilibrio ecológico a escala regional (Ambientales 43, 2012).

El humedal es fuente de emisiones de carbono, dada, su variabilidad, en consecuencia con el régimen hidrológico, la vegetación, el tipo de suelo, la temperatura, profundidad o la distancia de la interfase óxica/anóxica. En una escala de tiempo de 100 años, el potencial de calentamiento global del CH₄ es 21 veces el valor del de CO₂. Por lo que aun cuando la concentración de este gas en la atmósfera sea más bajo que la del CO₂, su contribución al calentamiento global es importante (Tauchnitz *et al.*, 2007). Se ha estimado que el CH₄ contribuye aproximadamente con el 20% del calentamiento global y podría ser el gas de efecto invernadero dominante en el calentamiento de la atmósfera terrestre en el futuro (Zhu *et al.*, 2007). Las fuentes de CH₄ atmosférico son principalmente de origen biológico (70-80%) y los humedales son considerados como importantes fuentes emisoras de CH₄, contribuyendo con el 40-55% de las emisiones anuales globales (Boon y Lee, 1997; Christensen *et al.*, 2003; Bodelier y Laanbroek, 2004).

En la descomposición del material vegetal en los humedales intervienen, además de las características estructurales de cada especie, los factores ambientales como el tipo de comunidad microbiológica dominante en el humedal, la concentración de nutrientes en el agua y sedimento, la temperatura, la concentración de oxígeno disuelto, el pH, la

profundidad y las características del sedimento (Ribeiro *et al.*, 2004; Graham *et al.*, 2005; Rejmankova y Houndkova, 2006).

En los humedales existen gradientes de oxidoreducción, que influyen fuertemente el destino y las transformaciones de la materia orgánica. En la columna de agua imperan condiciones aerobias al igual que en los primeros milímetros del sedimento. Sin embargo, después de aproximadamente 15 cm de profundidad, la densidad de las raíces disminuye y empiezan a imperar condiciones anaerobias en los sedimentos (Collins y Kuehl, 2000). El carbono captado por la fotosíntesis y convertido a carbono orgánico llega al sedimento cuando ocurre senescencia en las plantas. Inicialmente, se lleva a cabo la hidrólisis de compuestos de cadena larga como los lípidos, las proteínas y los carbohidratos presentes en el material vegetal. Posteriormente, dependiendo de las condiciones de oxidoreducción, los productos de la hidrólisis pueden seguir diferentes rutas metabólicas. Si se encuentran en zonas aerobias, ellos pueden ser oxidados a CO_2 y H_2O utilizando el oxígeno como último aceptor de electrones.

Por otro lado, si los compuestos orgánicos se encuentran en zonas anaerobias, los microorganismos utilizan la glucosa para obtener energía química produciendo ácidos orgánicos de bajo peso molecular como el acetato, propionato y butirato, los cuales serán convertidos a CO_2 , utilizando aceptores de electrones como NO_3^- , Mn^{4+} , Fe^{3+} y SO_4^{2-} . En la desnitrificación se usan nitratos como aceptores de electrones para la oxidación de la materia orgánica cuando el potencial redox es de 450 mV. Cuando el nitrato se agota, ocurre la reducción de Mn^{4+} a 400 mV, seguido por la reducción de Fe^{3+} a 180 mV. Esas reacciones son llevadas a cabo por bacterias que usan la fermentación para la obtención de energía. Los anaerobios obligados reducen el sulfato

cuando el potencial redox baja a -215 mV y el CH₄ se empieza a producir en cuanto el potencial redox es menor a -244 mV (Neue *et al.*, 1997; Mitsch y Gosselink, 2000).

6. ANTECEDENTES

De acuerdo con el IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (IPCC, 2001) se estima que las fuentes naturales contribuyen con el 30%-40% de las emisiones globales de CH₄. Para CO₂, se ha estimado una emisión de 1,6 Gt C por año, lo que equivale a un 15%-25% de la carga total de CO₂ en las zonas tropicales (Houghton, 2005). Los humedales son fuentes o principales contribuyentes de gases de efecto invernadero a la atmósfera, en los que se destaca el CH₄ y CO₂ (Denman *et al.*, 2007; IPCC, 2007).

Las emisiones de gases de efecto invernadero en humedales y lagunas han sido estudiadas en diferentes regiones del mundo involucrando el clima árido (Duan *et al.*, 2005), el clima boreal (Liikanen *et al.*, 2002; Huttunen *et al.*, 2003; Liikanen *et al.*, 2003), la zona climática subtropical (Xing *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2007), la tundra (Repo *et al.*, 2007) y la zona tropical (Belger *et al.*, 2011). Whiting y Chanton (2001) reportaron un balance entre la emisión de CH₄ y fijación de CO₂ en humedales subtropicales, templados y de la zona boreal. Desarrollaron un modelo basado en dos factores, el primero es una relación entre la emisión de CH₄ y la fijación de CO₂ (mol/mol), el cual provee un índice de gases invernadero del ecosistema. El segundo

factor compara el potencial relativo de ambos gases para absorber radiación infrarroja en la atmósfera, el índice es llamado Potencial de Calentamiento Global (PCG). Describieron que un humedal alcanza el balance o compensación de gases invernadero cuando la fijación de CO₂ y la emisión de CH₄ son iguales en equivalentes de gases invernadero y que un humedal actúa como sumidero de carbono cuando la remoción de equivalentes de gases invernadero, vía la fijación de CO₂, es mayor que la liberación de equivalentes de gases invernadero asociadas a la emisión de CH₄. Basados en su modelo desarrollado, encontraron que los humedales estudiados fueron considerados fuentes de CH₄ cuando se consideró un periodo de integración corto (20 años). Sin embargo, considerando un horizonte de tiempo largo (500 años) todos los humedales estudiados podrían considerarse como sumidero de carbono. Lo anterior, se explica por el tiempo de vida en la atmósfera más corto del CH₄, en relación a la del CO₂.

Huttunen *et al.* (2002) encontraron en una laguna boreal que los flujos de N₂O fueron despreciables pero las concentraciones disueltas de CO₂ y CH₄ indicaron sobresaturación respecto a las concentraciones en equilibrio con la atmósfera. Las emisiones de CO₂ y CH₄ obtenidas (576 mg m⁻² d⁻¹ y 7,6 mg m⁻² d⁻¹, respectivamente) indicaron que este cuerpo de aguas fue fuente neta de gases de efecto invernadero, presentándose una gran influencia de carbono alóctono proveniente de la cuenca.

Liikanen *et al.* (2003) establecieron que el aporte al potencial de calentamiento de los gases de efecto invernadero generados en los sedimentos de un lago boreal varió entre 3 y 70% para CH₄, 24 y 93% CO₂ y fueron menores al 12% para N₂O en un horizonte de 100 años. De la misma forma en Holanda, Schrier-Uijl *et al.* (2011) reportaron flujos

de CO₂ entre -6,0 mg m⁻² h⁻¹ y 123,9 mg m⁻² h⁻¹ y entre 1,4 mg m⁻² h⁻¹ y 18,1 mg m⁻² h⁻¹ para CH₄, lo que les permitió concluir que los lagos de humedales holandeses pueden ser fuentes de gases de efecto invernadero.

En lagos altamente intervenidos, es decir en condiciones de hipereutrofización, Xing *et al.* (2005) reportaron flujos de CH₄ de 23,37 mg m⁻² d⁻¹ y CO₂ de 332 mg m⁻² d⁻¹, siendo las emisiones de CH₄ más altas en verano que en las otras estaciones, mientras que el CO₂ fue absorbido desde la atmósfera en primavera y verano, lo cual indica una fuerte dependencia de las emisiones respecto a los periodos estacionales.

Duan *et al.* (2005) reportaron emisiones de CH₄ de 17,93 mg m⁻² h⁻¹ en un lago eutrofizado cubierto en un 50% por plantas acuáticas en una región árida de China. También relacionaron el incremento en las emisiones de CH₄ con el incremento en la temperatura de los sedimentos y del ambiente. En cuanto a la presencia de vegetación, Duan *et al.* (2005) encontraron que las emisiones de CH₄ fueron más altas para las macrófitas emergentes que para las sumergidas, ya que las primeras tienen mayor capacidad de transporte de este gas hacia a la atmósfera. Por su parte, los resultados de Sha *et al.* (2011) indicaron que un humedal colonizado naturalmente con plantas puede tener mayores emisiones que uno plantado artificialmente ($p = 0,047$). En estudios relacionados con las emisiones de gases de efecto invernadero en cuerpos acuáticos de Latinoamérica, la revisión de literatura mostró que principalmente se han desarrollado en hidroeléctricas, particularmente en Brasil. Guérin *et al.* (2006) reportó emisiones de CH₄ y CO₂ medidas en la interfase agua-aire de tres de estos recursos en Brasil. Los valores promedios obtenidos fueron 48 mg m⁻² d⁻¹ y de 11154 mg m⁻² d⁻¹, que son mayores a los reportados para lagos eutrofizados de otras regiones, citados en

los párrafos anteriores. Las emisiones de CO₂ fueron explicadas por la mineralización del suelo inundado y de la vegetación. Igualmente la oxidación de CH₄ y el material orgánico de las zonas cercanas al curso de agua tuvieron influencia.

Repo *et al.* (2007) en pequeños lagos del oeste de Siberia encontraron en la estación de verano, emisiones de CO₂ que varían con valores muy cercanos a cero y 3100 mg m⁻² d⁻¹, mientras que el CH₄ varió entre 1,1 mg m⁻² d⁻¹ y 120 mg m⁻² d⁻¹.

En el caso de Colombia existe un estudio presentado por Peña *et al.* (2009) cuyo objetivo fue estudiar la trayectoria del carbono en dos ecosistemas acuáticos ubicados en una zona de gran altitud en la zona central de la región andina, la laguna asociada al río Claro y río Calostro en Chingaza. Aunque no se midieron emisiones de gases de efecto invernadero, se concluyó que estos dos ecosistemas participan en el balance y secuestro de carbono.

El proyecto Secuestro y Emisión de Gases de Efecto Invernadero en Humedales Estratégicos del Valle del Cauca, recientemente ha realizado estudios en el tema. Canchala (2014) reportó emisiones de CH₄ y CO₂ más altas de 4,10 mg m⁻² h⁻¹ y 12,79 mg m⁻² h⁻¹, respectivamente, en los sedimentos de la laguna de Sonso, Valle del Cauca, encontrados en el punto 1-influenciado por procesos de sedimentación del río Cauca, que aportan a la laguna, grandes cantidades de materia orgánica y nutrientes. Gallardo y Nuñez (2014) encontraron que los flujos de CH₄ y CO₂ varían significativamente entre cuatro puntos de muestreo (puntos 2 y 4, p = 0,0119 Mann-Whitney; entre el punto 4 y resto de puntos, p = 0,0002 Mann-Whitney). Los flujos promedio de CH₄ y CO₂ fueron, respectivamente (punto 1-intercambio agua y sedimento del río Cauca: 3,57 g m⁻² d⁻¹ de CH₄ y 4,19 g m⁻² d⁻¹ de CO₂; punto 2-

receptor de agua residual y esorrentías agrícolas: $0,9 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de CH_4 y $3,87 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de CO_2 ; punto 3-espejo de agua: $0,18 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y $3,09 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; punto 4-presencia de vegetación: $-0,44 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de CH_4 y $-1,1 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de CO_2). De otra parte, las contribuciones internacionales han estudiado las dinámicas de captura (secuestro, sumidero) y emisión (generación, producción) de CH_4 y CO_2 (Chu, 2009; Mitsch, 2012; Mander *et al.*, 2014; Mitsch *et al.*, 2014; Roy *et al.*, 2014; Villa y Mitsch, 2014; Waletzko y Mitsch, 2014; Yang *et al.*, 2014; Marcelino *et al.*, 2015; Villa y Mitsch, 2015).

7. METODOLOGÍA

7.1 ÁREA DE ESTUDIO

El humedal Madrigal se encuentra localizado entre las veredas Madrigal y Cascajal, municipios de Riofrío y Trujillo, Valle del Cauca (Figura 1). Pertenece a tres localidades Riofrío-Piedras-Pescador. Se ubica a 930 m.s.n.m y se formó en el valle geográfico del río Cauca en la zona de vida Bosque seco tropical Bs-T (Holdridge, 1987).

Este humedal recibe descargas hídricas permanentemente de las quebradas Madrigal y Colorada, el canal natural de conexión con el río Cauca y el zanjón llamado "de la Mona" que antes era una quebrada conocida como "La Gallina". El humedal Madrigal es de tipo planicie de inundación pulsante (Benassi *et al.*, 2012). Se originó a partir de un meandro del río Cauca poco desarrollado en 1957, con un paulatino estrangulamiento en 1974, el río abandona el cauce antiguo en 1977 y el humedal es independiente del cauce del río Cauca en 1998. Este río es meándrico (esto es, que está en una etapa de madurez y ha alcanzado su perfil de equilibrio). Sin embargo, el río está en una etapa de ampliación de su valle, pero por la presión lateral de los sedimentos de abanicos o conos aluviales provenientes de las cordilleras occidental y central, han impedido el ensanche normal. En el proceso de formación, los cauces

abandonados colmatados indican cauces o lechos del río originados por estrangulamiento o ruptura del meandro. Cuando conservan agua, crean las lagunas semilunares y cuando están colmatados son zonas pantanosas. La recarga del humedal es en épocas de lluvias y por filtraciones.

De acuerdo a la Zonificación Ecológica del humedal Madrigal, se compone de las zonas: Acuática-Ac (13,5 ha), Protección Zona Acuática-Pac (9,6 ha), Anfibia-An (127,3 ha), Protección Zona Anfibia-Pan (16,3 ha) y Terrestre-T (484,4 ha). La extensión de las zonas es de 651,1 ha (CVC, sf) (Figura 2).

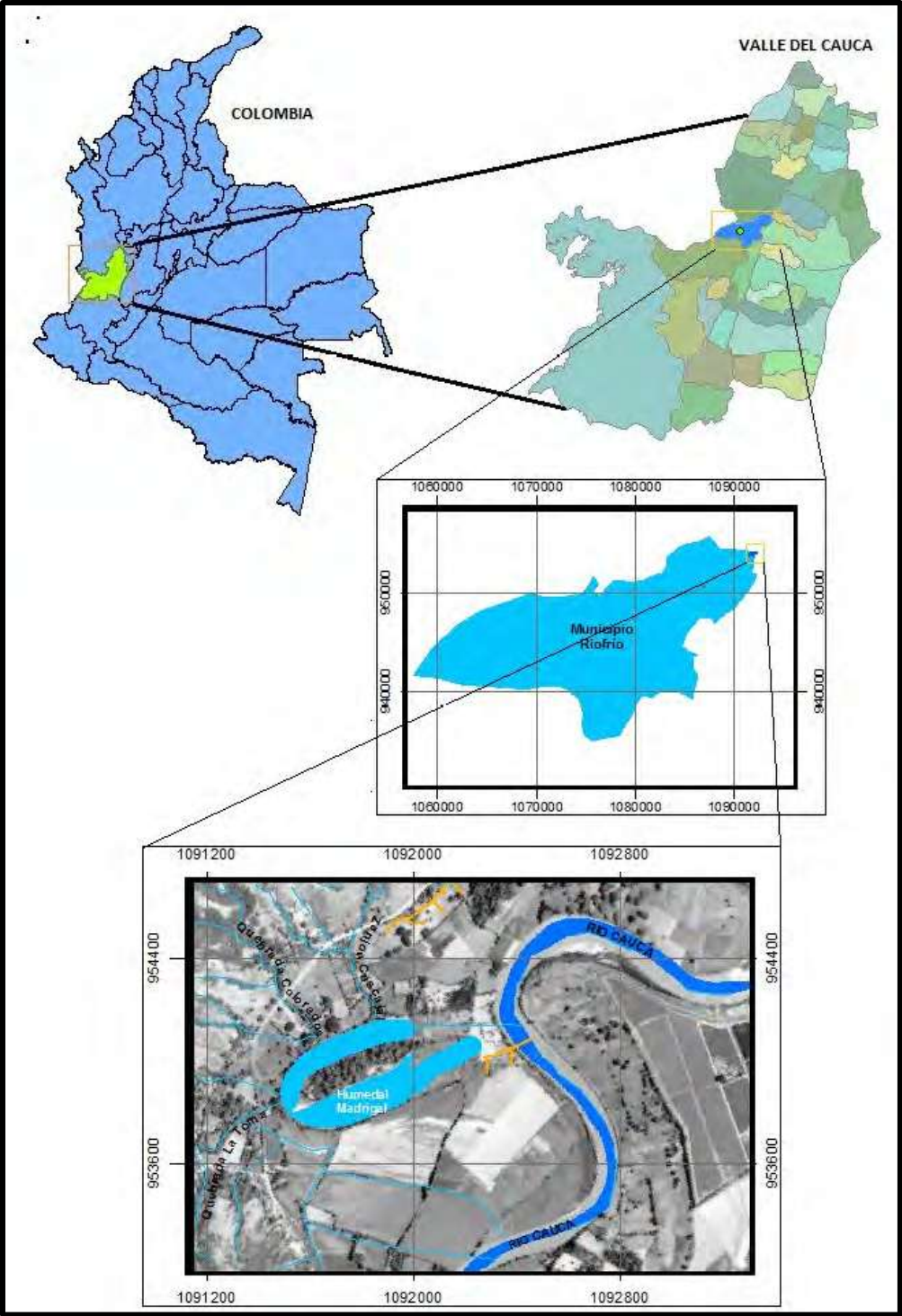


Figura 1. Localización geográfica del humedal Madrigal en el Valle del Cauca. Fuente: CVC, sf.

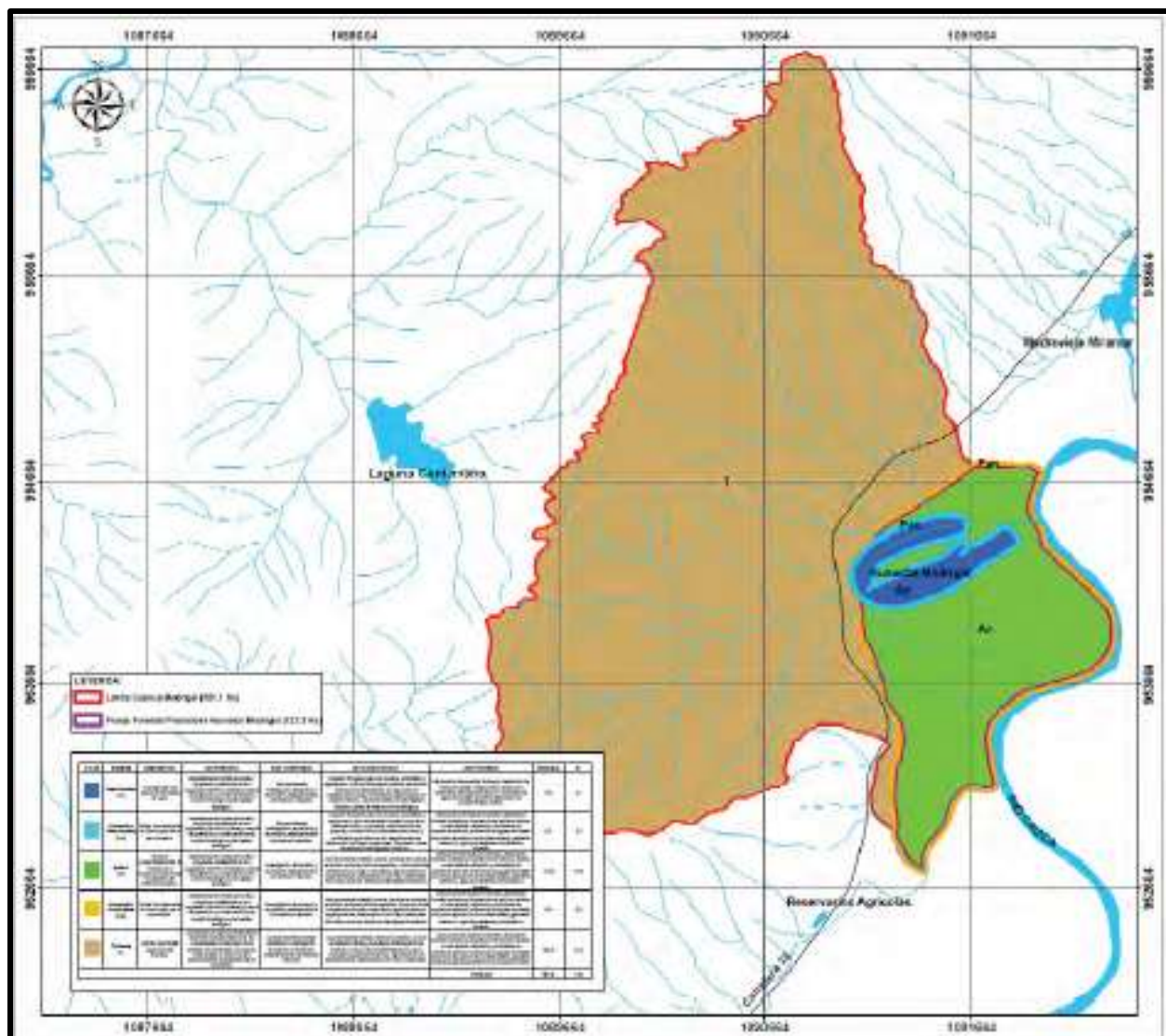


Figura 2. Zonificación Ecológica del humedal Madrigal. Fuente: (CVC, sf).

7.2 MEDICIONES ESPACIALES Y TEMPORALES

7.2.1 Muestras Biológicas

Se realizaron 22 salidas de campo desde Febrero de 2014 a Febrero de 2015. Por ajustes en la logística, el periodo de estudio de la presente investigación abarcó desde Marzo de 2014 a Febrero de 2015. Las estaciones de muestreo se localizaron de acuerdo a características diferentes del cuerpo de aguas y el entorno circundante. La

estación Con Vegetación ($04^{\circ}10'50,529''\text{N}-76^{\circ}15'23,94''\text{W}$) situada en el extremo sur con plantas acuáticas como buchón de agua (*Eichhornia crassipes*) y *Salvinia* sp, además de vegetación enraizada como gramíneas y vegetación riparia, y la estación Sin Vegetación ($04^{\circ}10'57,878''\text{N}-76^{\circ}15'2,139''\text{W}$) hacia el extremo norte del humedal con espejo de agua, cercana al canal con compuerta que conecta con el río Cauca (Figuras 3 y 4). En las dos estaciones de muestreo se determinó la productividad primaria con el método de botellas claras y oscuras (Gaarder y Gran, 1927 en Naundorf, 2010), siguiendo las sugerencias propuestas por Brower y Zar (1981) (Figura 5). En las estaciones, se determinaron dos profundidades de estudio: superficie y 1 DS (Disco Secchi). El tiempo de incubación para cada una de las estaciones fue de dos horas establecidas (Naundorf, 2010). La profundidad de estudio a 1 DS fue determinada, considerando la zona fótica de las estaciones de muestreo, para lo que se utilizó el disco Secchi, tomando lecturas de las profundidades de inmersión y emersión, el promedio de las dos es la lectura a 1 DS (i.e. el límite de visibilidad en la columna de agua) (GLOBE, 2005). Se tomaron muestras de agua en las profundidades de estudio de las estaciones de muestreo para medir la clorofila *a* empleando el fluorómetro Aquafluor Turner Designs TD-HH2B 0507, SunnyVale, CA, USA Model 8000-010. Este equipo se utilizó también para determinar el perfil de clorofila *a* con base en la profundidad total desde Septiembre de 2014 a Febrero de 2015.



Figura 3. Estaciones de muestreo en el humedal Madrigal. Con Vegetación (**CV**) y Sin Vegetación (**SV**). Fuente: Cartografía social (CVC, sf).



Figura 4. Estaciones de muestreo. Con Vegetación (**A**) y Sin Vegetación (**B**).
Fotografías: A. Margarita Noriega C.



Figura 5. Método de las botellas claras y oscuras. Incubadoras en acrílico con las botellas Winkler en superficie (C) y 1 DS (D). Fotografías: A. Margarita Noriega C.

7.2.2 Variables de estudio

Se midieron la variables de estudio, parámetros *in situ*: OD (Oxígeno Disuelto), ORP (Potencial Redox), temperatura del agua, pH, la profundidad total y se obtuvieron los datos de precipitación de los totales por mes (mm) de la estación terrestre Jazmín del Ingenio Carmelita, y calidad de agua: alcalinidad, DQO (Demanda Química de Oxígeno) del agua, fósforo total, fosfatos, nitritos, nitrógeno amoniacal, nitratos, sulfatos, hierro total, hierro ferroso y hierro férrico. Estas variables se determinaron con las técnicas correspondientes (Gallardo y Nuñez, 2014) (Tabla 1).

Tabla 1. Técnicas analíticas de parámetros físicoquímicos del agua.

Tipo parámetro	Parámetro	Técnica analítica
<i>In situ</i>	Temperatura	Medición directa empleando termómetro.
	pH	Medición directa empleando pH-metro.
	Oxígeno disuelto	Método potenciométrico.
	Potencial Redox	Método potenciométrico.
	Transparencia	Disco Secchi.
Laboratorio	DQO	Método potenciométrico.
	NH ₃ -N	Microdigestión-5220C titulométrico de flujo cerrado.
	NO ₃ ⁻ -N	Espectrofotetría-Espectrofotómetro Hach DR 2700-10031 (Nessler).
	NO ₂ ⁻ -N	Espectrofotetría-Espectrofotómetro Hach DR 2700-8171 (detección espectrofotométrica uv).
	N Total	Espectrofotetría-Espectrofotómetro Hach DR 2700-8507 (colorimétrico).
	PO ₄ ³⁻ -P	Espectrofotetría-Espectrofotómetro Hach DR 2700-10031 oxidación con persulfato.
	P Total	Espectrofotetría-Espectrofotómetro Hach DR 2700-8048.

7.2.3 Medición de Gases de Efecto Invernadero (GEI)

Se tomaron cuatro muestras gaseosas en la interfase agua-aire en las estaciones de muestreo, utilizando la técnica de cámaras estáticas cerradas, de acuerdo con el Protocolo Muestreo de Gases con Cámaras Estáticas (Lasso, 2010). La cámara utilizada se construyó en polietileno de color blanco y sus dimensiones fueron 72 cm de diámetro y 38 cm de altura (Figura 6). La cámara tiene una válvula de paso que permite regular la presión interna, un termohigrómetro para medir la temperatura, un tapón de

caucho para la toma de la muestra y un anillo cilíndrico de icopor que la hace flotar sobre la superficie del cuerpo de aguas.

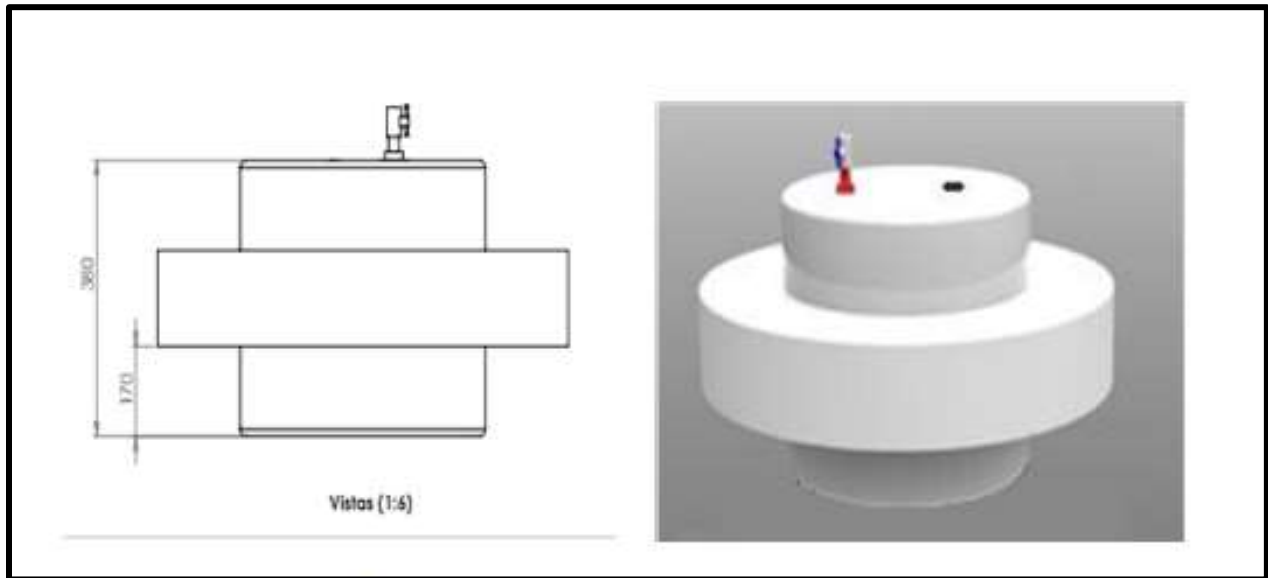


Figura 6. Cámara estática flotante (dimensiones en mm). Fuente: Gallardo y Nuñez (2014).

La cámara se ubica en la estación de muestreo y se deja 3 minutos antes de iniciar la toma de las muestras. Para la toma de las muestras, se cierra la válvula e inicia el conteo del tiempo en intervalos de 10 minutos (0, 10, 20 y 30 minutos), que se escriben en una planilla. Las muestras fueron tomadas con una jeringa de 20 ml, que se introduce en el tapón de caucho. La jeringa tiene una llave de tres vías con uno de los lados sellados y aguja. La llave se abre, posteriormente, se realizan cuatro bombeos del aire confinado en la cámara sin retirar la jeringa. Esto es solo para homogenizar. Al quinto se tomaron los 20 ml del gas y se cierra la llave de paso antes de retirar la jeringa. Se inserta la aguja en el vial al muestreo correspondiente. Después se abre la llave de paso y se observa si hay succión del émbolo de la jeringa. Si esto ocurre, el

vial se encuentra al vacío y la muestra es válida. En caso contrario, se descarta la muestra y se toma rápidamente otra, y se coloca en un vial de repuesto rotulado con el muestreo correspondiente. Las muestras de gases se almacenan protegidas de la radiación solar. Terminado la toma de las cuatro muestras, se abre la válvula de la cámara y se retira la cámara de la estación de muestreo. El vial que contiene la muestra de gas fue transportado al laboratorio, y se determinó la concentración de los compuestos de interés con la técnicas respectivas (Tabla 2). Los flujos de Gases de Efecto Invernadero (GEI) (CH₄, CO₂) fueron emisión (+) y captura (-) en superficie, reportados como g m⁻² d⁻¹.

Tabla 2. Métodos de análisis de CH₄ y CO₂.

Gas	Método de análisis
CH ₄	Cromatografía de Gases-equipos Shimadzu Co (Japón) GC14A con detector de ionización de llama (FID), columna en Porapak "NH, 80-100 mallas, de 2 m de longitud y 2 mm de diámetro interno, la temperatura del inyector, columna y detector fueron 80, 70 y 320 °C, respectivamente. La velocidad de flujo del gas portador (N ₂) fue 22 ml.min ⁻¹ ".
CO ₂	Analizador (Loligo Systems, Dinamarca), equipo infrarrojo Qubit S151, fase móvil de 75 ml de aire. min ⁻¹ a temperatura ambiente.

7.3 MEDICIONES EN LABORATORIO

7.3.1 Determinación Productividad primaria

Posterior al procedimiento de fijación de las botellas claras y oscuras en campo, se realizó la titulación de las botellas en laboratorio. Los datos obtenidos se utilizaron para establecer comparaciones entre las medidas de oxígeno iniciales y finales (Gaarder y Gran, 1927 en Naundorf, 2010) (**Ecuación 1**), así:

C1 = concentración de oxígeno inicial.

C2 = concentración de oxígeno al final de la incubación en la botella oscura.

C3 = concentración de oxígeno al final de la incubación en la botella clara.

Donde,

$$(C3 - C1) + (C1 - C2) = (C3 - C2) \quad \text{Ecuación 1}$$

Expresando,

$(C3 - C1)$ = fotosíntesis neta.

$(C1 - C2)$ = respiración.

$(C3 - C2)$ = fotosíntesis bruta.

Con estos cálculos, se estimaron la Productividad Primaria Bruta (PPB) y la Productividad Primaria Neta (PPN) en mg de oxígeno disuelto por litro y hora ($\text{mg l}^{-1} \text{h}^{-1}$) dividiendo por el tiempo de incubación, para extrapolarlos a mg por m^3 y hora ($\text{mg m}^{-3} \text{h}^{-1}$). Posteriormente, se realizaron las conversiones de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{m}^{-3} \text{h}^{-1}$) a carbono ($\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$). De acuerdo con lo sugerido por los autores, se utilizó el factor de conversión de 0,375 para las estimaciones en términos de carbono fijado (Wetzel y Likens, 1991; Naundorf, 2010) y se realizaron conversiones de las productividades

transformadas en carbono de superficie ($\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$) a unidades de superficie ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) (Muñoz *et al.*, 2009). En general, los resultados se reportaron en $\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$.

7.4 ANÁLISIS DE DATOS

Se realizaron análisis de varianza para hallar diferencias significativas espaciales verticales (superficie y 1 DS), horizontales (estaciones de muestreo en superficie y 1 DS), temporales de la productividad primaria y clorofila a , y a dos intervalos de profundidad (0,05 m-0,60 m; 0,61 m-1,40 m) en el perfil de clorofila a . Se efectuaron correlaciones de Spearman, estableciendo correlaciones moderadas con un $r > 0,60$ $p < 0,05$ para interpretar la relación entre la productividad primaria, clorofila a y las variables de estudio (parámetros *in situ* y calidad de agua), y los flujos de CH_4 y CO_2 (GEI: Gases de Efecto Invernadero), respectivamente. Se hicieron también análisis del Modelo Lineal Generalizado (MLG) Regresión Múltiple para determinar los efectos de las variables de estudio sobre la productividad primaria y la clorofila a . Se utilizó el programa estadístico STATISTICA 7.0.

7.4.1 Diseño Experimental

Se plantearon los siguientes componentes para el diseño del presente estudio (Tablas 3, 4, 5, 6 y 7).

Unidad de análisis: humedal Madrigal.

Unidades muestrales: agua del humedal incubada por el método de las botellas claras y oscuras.

Variables de respuesta: productividad primaria (productividad primaria neta), clorofila a , variables de estudio (parámetros *in situ* y calidad de agua) y flujos de Gases de Efecto Invernadero (GEI) (CH_4 , CO_2).

Factores de estudio: estaciones de muestreo (Con Vegetación, Sin Vegetación)-
 profundidades de estudio (superficie, 1 DS: 1 Disco Secchi).

Tabla 3. Factores y Niveles en el diseño experimental estadístico.

Factores	Niveles
Estaciones de muestreo-Profundidades de estudio	Productividad primaria
	Clorofila a

Tabla 4. Estaciones de muestreo-Profundidades de estudio y Productividad.

Estaciones de muestreo	Productividad
Con Vegetación (superficie, 1 DS)	Productividad primaria
Sin Vegetación (superficie, 1 DS)	Productividad primaria

Tabla 5. Estaciones de muestreo-Profundidades de estudio y Variables de estudio.

Estaciones de muestreo	Variables de estudio
Con Vegetación (superficie)	Variables de estudio
Sin Vegetación (superficie)	Variables de estudio

Tabla 6. Estaciones de muestreo-Profundidades de estudio y Flujos GEI.

Estaciones de muestreo	Flujos GEI
Con Vegetación (superficie)	Flujos GEI
Sin Vegetación (superficie)	Flujos GEI

Tabla 7. Relación Variables de estudio y Productividad primaria y Clorofila *a*.

Variables respuesta	Variables biológicas
Variables de estudio, Flujos GEI	Productividad primaria Clorofila <i>a</i>

8. RESULTADOS

8.1 VARIACIONES ESPACIALES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA

En la estación Con Vegetación, la productividad primaria promedio fue alta en superficie ($60,68 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) y baja a 1 DS ($13,66 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$). Siendo mayor en la estación Sin Vegetación, en superficie ($125,52 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) y a 1 DS ($92,71 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) (Figura 7). En la estación Con Vegetación, las variaciones espaciales verticales de la productividad primaria fueron diferentes significativamente en las profundidades de estudio (superficie, 1 DS) ($p = 0,03188$ $p < 0,05$) y en la estación Sin Vegetación, la productividad primaria no varía significativamente en las profundidades de estudio ($p = 0,37881$ $p < 0,05$). En tanto que, las variaciones espaciales horizontales de la productividad primaria en las estaciones de muestreo en superficie y 1 DS difieren significativamente ($p = 0,03973$ $p < 0,05$; $p = 0,00705$ $p < 0,05$, respectivamente) (Tablas 8 y 9).

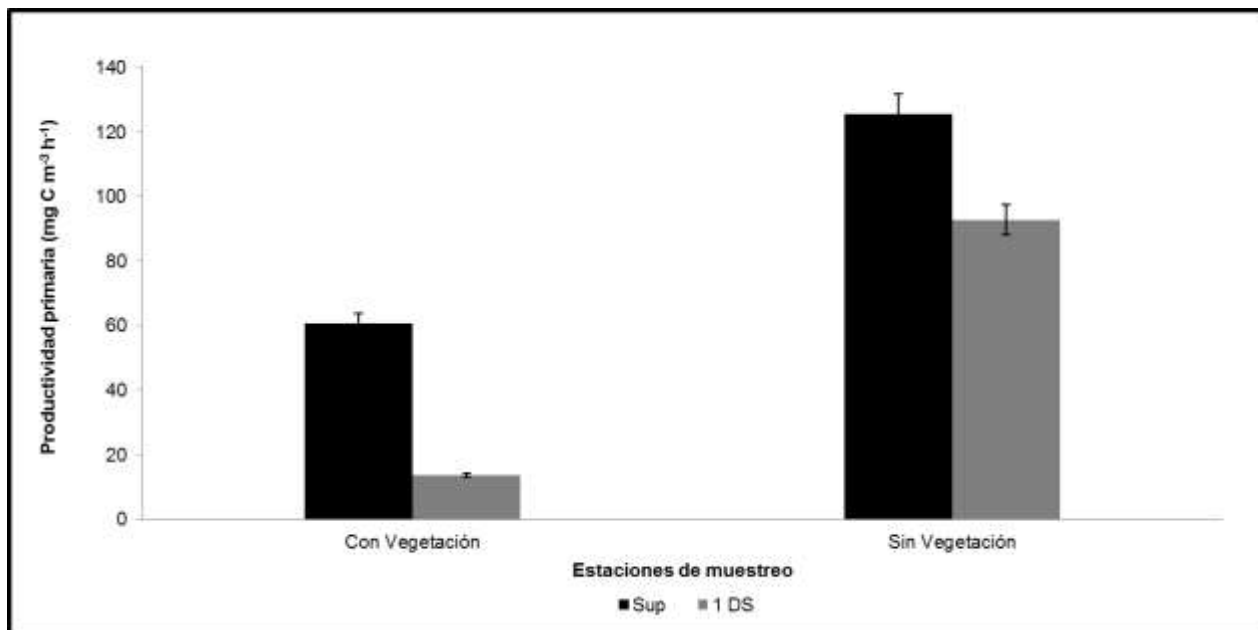


Figura 7. Variaciones espaciales de la productividad primaria en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.

Tabla 8. Variaciones espaciales verticales de la productividad primaria.

Estación muestreo	Variabes	Profundidad estudio	Variaciones espaciales Verticales $p < 0,05$
Con Vegetación	Productividad primaria	Superficie 1 DS	0,03188
Sin Vegetación	Productividad primaria	Superficie 1 DS	0,37881

Tabla 9. Variaciones espaciales horizontales de la productividad primaria.

Estación muestreo	Variabes	Profundidad estudio	Variaciones espaciales Horizontales $p < 0,05$
Con Vegetación Sin Vegetación	Productividad primaria	Superficie	0,03973
Con Vegetación Sin Vegetación		1 DS	0,00705

8.2 VARIACIONES TEMPORALES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA

En la estación Con Vegetación, la productividad primaria promedio fue más alta en Marzo y Mayo, y disminuyó al final del periodo de estudio en superficie. Mientras que a 1 DS fue baja. En la estación Sin Vegetación, la productividad primaria fue alta en Marzo y Julio en superficie. A 1 DS fue alta en Marzo y baja desde Julio a Diciembre (Figuras 8 y 9). Las variaciones temporales de la productividad primaria en la estación Con Vegetación no mostraron diferencias significativas en superficie y 1 DS ($p = 0,15328$ $p < 0,05$; $p = 0,12506$ $p < 0,05$, respectivamente). En la estación Sin Vegetación, no se encontraron diferencias significativas en superficie ($p = 0,45568$ $p < 0,05$). A 1 DS difieren significativamente ($p = 0,02442$ $p < 0,05$ (Tabla 10).

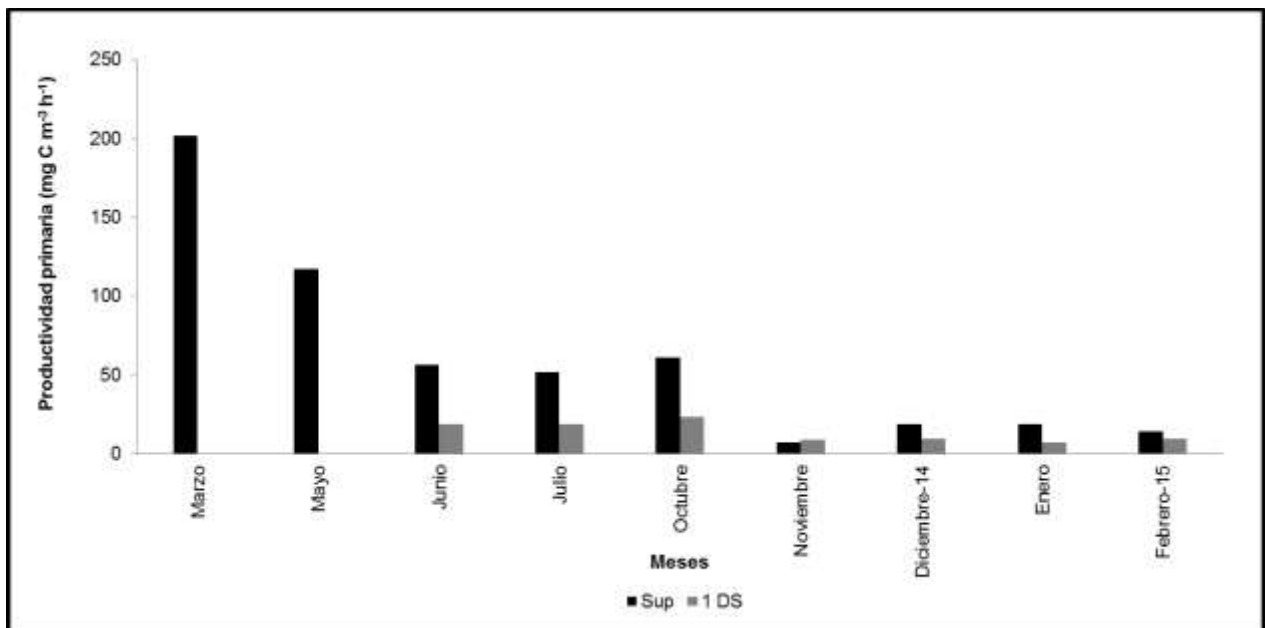


Figura 8. Variaciones temporales de la productividad primaria en la estación Con Vegetación en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.

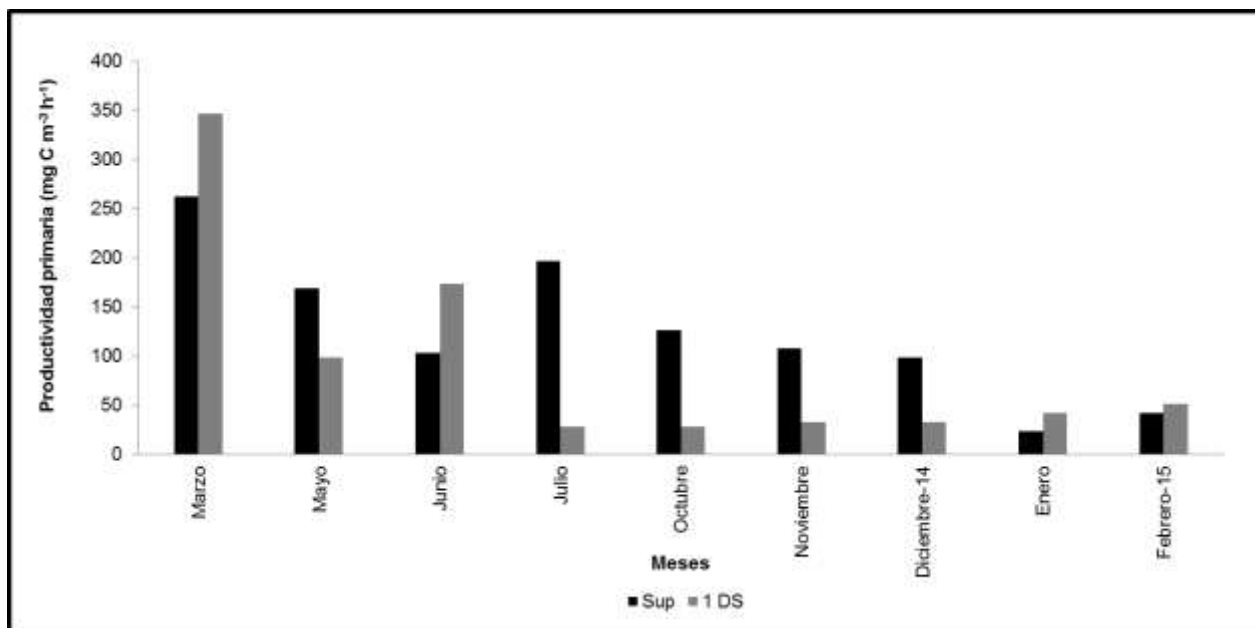


Figura 9. Variaciones temporales de la productividad primaria en la estación Sin Vegetación en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.

Tabla 10. Variaciones temporales de la productividad primaria.

Estación muestreo	Variables	Profundidad estudio	Variaciones temporales
			p < 0,05
Con Vegetación	Productividad primaria	Superficie	0,15328
		1 DS	0,12506
Sin Vegetación	Productividad primaria	Superficie	0,45568
		1 DS	0,02442

La productividad primaria por unidad de superficie fue menor en la estación Con vegetación y mayor en la estación Sin Vegetación (Figura 10).

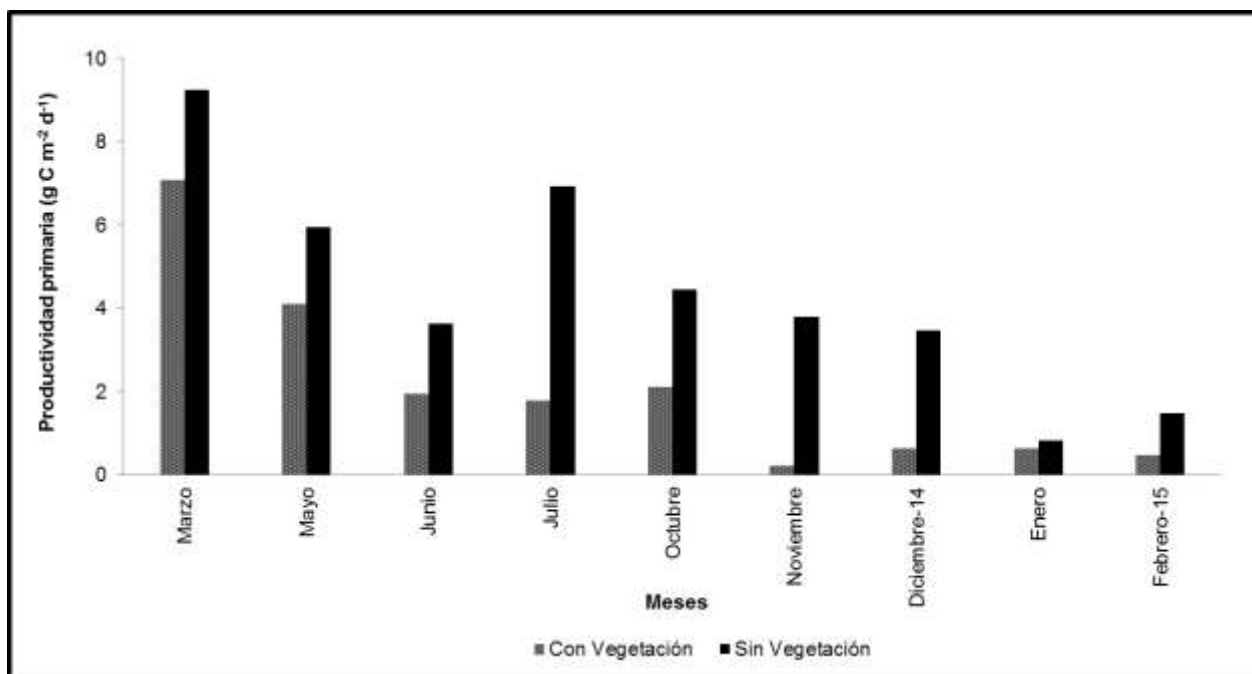


Figura 10. Productividad primaria por unidad de superficie en las estaciones de muestreo en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.

8.3 VARIACIONES ESPACIALES DE LA CLOROFILA a

En la estación Con Vegetación, la clorofila a fue más alta en superficie ($10,28 \text{ mg m}^{-3}$) que a 1 DS ($7,79 \text{ mg m}^{-3}$). De manera distinta se encontró en la estación Sin Vegetación, donde la clorofila a fue ligeramente menor en superficie y mayor a 1 DS ($8,15 \text{ mg m}^{-3}$ y $8,28 \text{ mg m}^{-3}$, respectivamente) (Figura 11). Las variaciones espaciales verticales de la clorofila a en las estaciones de muestreo no mostraron diferencias significativas en las profundidades de estudio ($p = 0,14257$ $p < 0,05$; $p = 0,89183$ $p < 0,05$, respectivamente). Las variaciones espaciales horizontales de la clorofila a en la estación Con Vegetación y Sin Vegetación en superficie y 1 DS no fueron significativas ($p = 0,12291$ $p < 0,05$; $p = 0,48190$ $p < 0,05$, respectivamente) (Tablas 11 y 12).

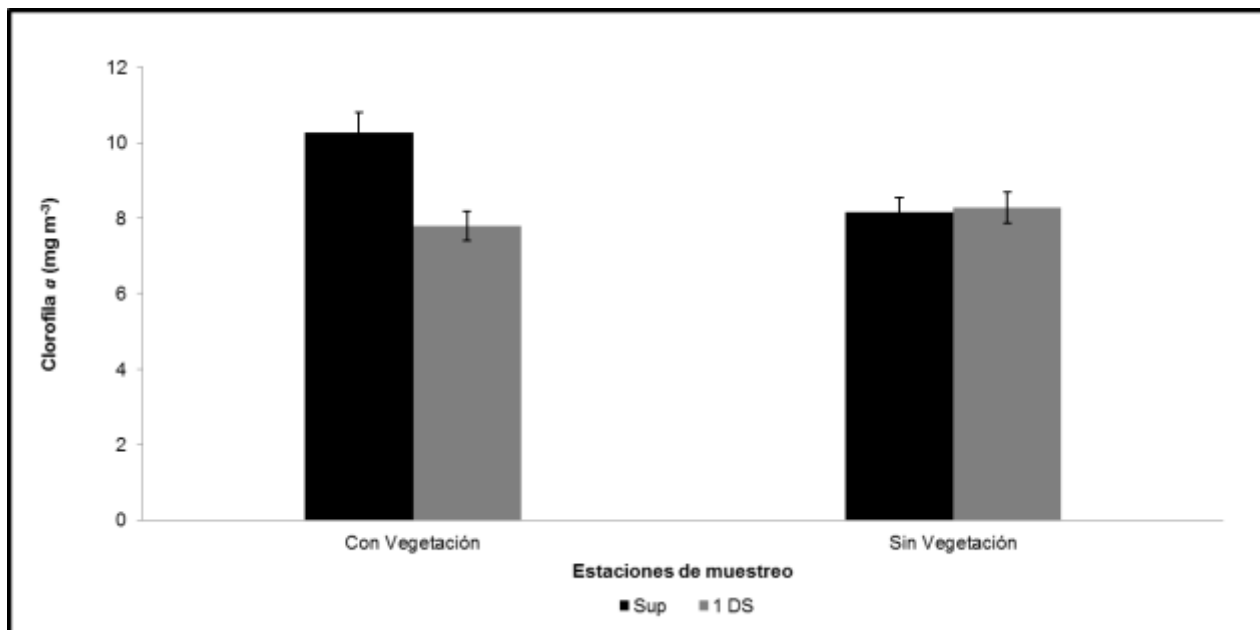


Figura 11. Variaciones espaciales de la clorofila α en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.

Tabla 11. Variaciones espaciales verticales de la Clorofila α .

Estación muestreo	Variables	Profundidad estudio	Variaciones espaciales Verticales $p < 0,05$
Con Vegetación	Clorofila α	Superficie 1 DS	0,14257
Sin Vegetación	Clorofila α	Superficie 1 DS	0,89183

Tabla 12. Variaciones espaciales horizontales de la Clorofila α .

Estación muestreo	Variables	Profundidad estudio	Variaciones espaciales horizontales $p < 0,05$
Con Vegetación Sin Vegetación	Clorofila α	Superficie	0,12291
Con Vegetación Sin Vegetación		1 DS	0,48190

8.4 VARIACIONES TEMPORALES DE LA CLOROFILA α

En la estación Con Vegetación, la clorofila α promedio tiende a comportarse igual en superficie y a 1 DS. La clorofila α más alta fue en Mayo y Junio, y baja en Enero y Febrero de 2015 en superficie. A 1 DS fue alta en Junio, Octubre, Noviembre y Diciembre, y baja en Julio, Enero y Febrero. En la estación Sin Vegetación, la clorofila α fue un poco mayor a 1 DS que en superficie. Fue alta en las profundidades de estudio en Junio, Octubre, Noviembre y Diciembre, y fue alta aún en Enero y Febrero de 2015 (Figuras 12 y 13). Las variaciones temporales de la clorofila α en la estación Con Vegetación en las profundidades de estudio (superficie y 1 DS) no fueron significativas ($p = 0,17854$ $p < 0,05$; $p = 0,05895$ $p < 0,05$, respectivamente). En la estación Sin Vegetación, fueron significativamente diferentes en superficie ($p = 0,00672$ $p < 0,05$) y a 1 DS no varía significativamente ($p = 0,11424$ $p < 0,05$) (Tabla 13).

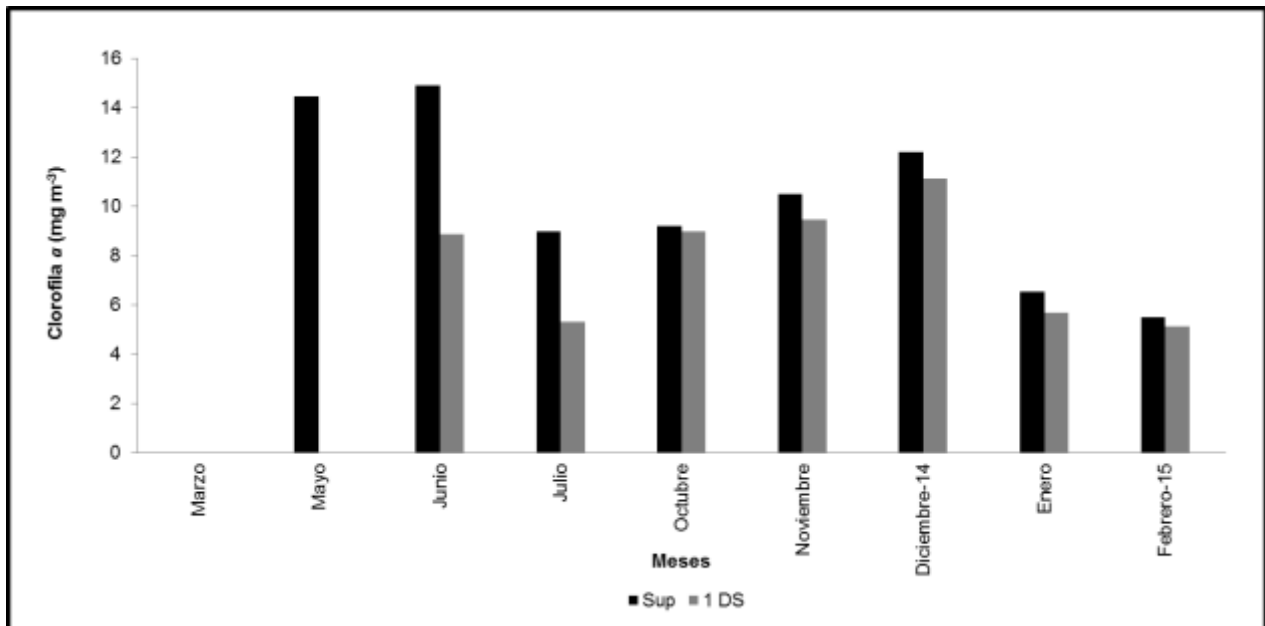


Figura 12. Variaciones temporales de la clorofila α en la estación Con Vegetación en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.

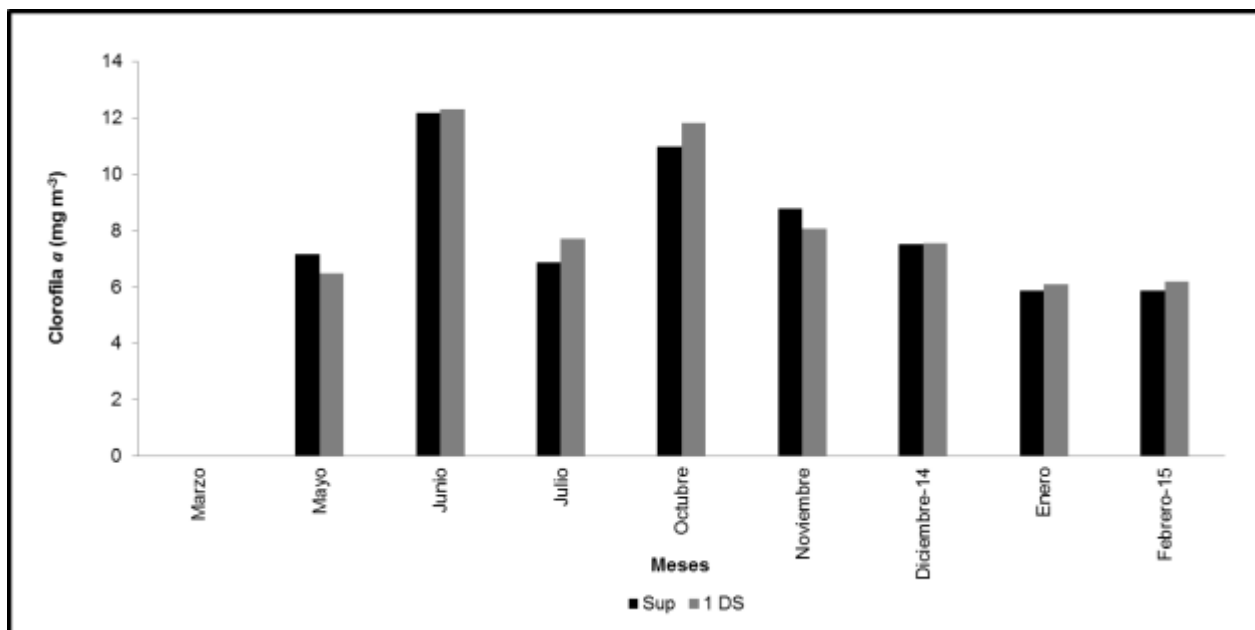


Figura 13. Variaciones temporales de la clorofila α en la estación Sin Vegetación en el humedal Madrigal, Valle del Cauca.

Tabla 13. Variaciones temporales de la clorofila α .

Estación muestreo	Variables	Profundidad estudio	Variaciones temporales
			$p < 0,05$
Con Vegetación	Clorofila α	Superficie	0,17854
		1 DS	0,05895
Sin Vegetación	Clorofila α	Superficie	0,00672
		1 DS	0,11424

8.5 PERFIL DE CLOROFILA α

El perfil de clorofila α de Septiembre de 2014 a Febrero de 2015 en las estaciones Con Vegetación y Sin Vegetación fue predominante en el perfil heterógrado (Figuras 14-35). El perfil clinógrado se encontró más en la estación Con Vegetación y el ortógrado en la estación Sin Vegetación. Los perfiles de clorofila α no mostraron diferencias significativas a dos intervalos de profundidad (0,05 m-0,60 m; 0,61 m-1,40 m) en las

estaciones de muestreo ($p = 0,48567$ $p < 0,05$; $p = 0,84458$ $p < 0,05$, respectivamente) (Tabla 14).

Tabla 14. Variaciones del perfil de clorofila a .

Estación muestreo	Variables	Profundidad estudio	Variaciones
			$p < 0,05$
Con Vegetación	Perfil Clorofila a	Dos intervalos de profundidad	0,48567
Sin Vegetación	Perfil Clorofila a	Dos intervalos de profundidad	0,84458

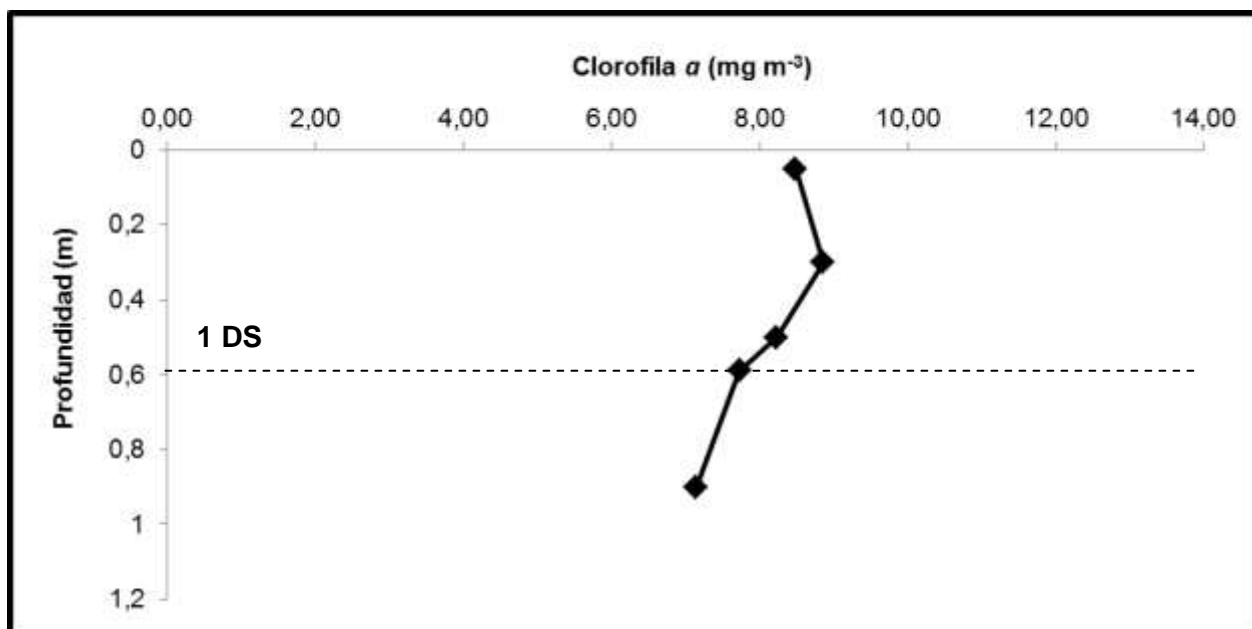


Figura 14. Perfil clinógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Septiembre 11 de 2014.

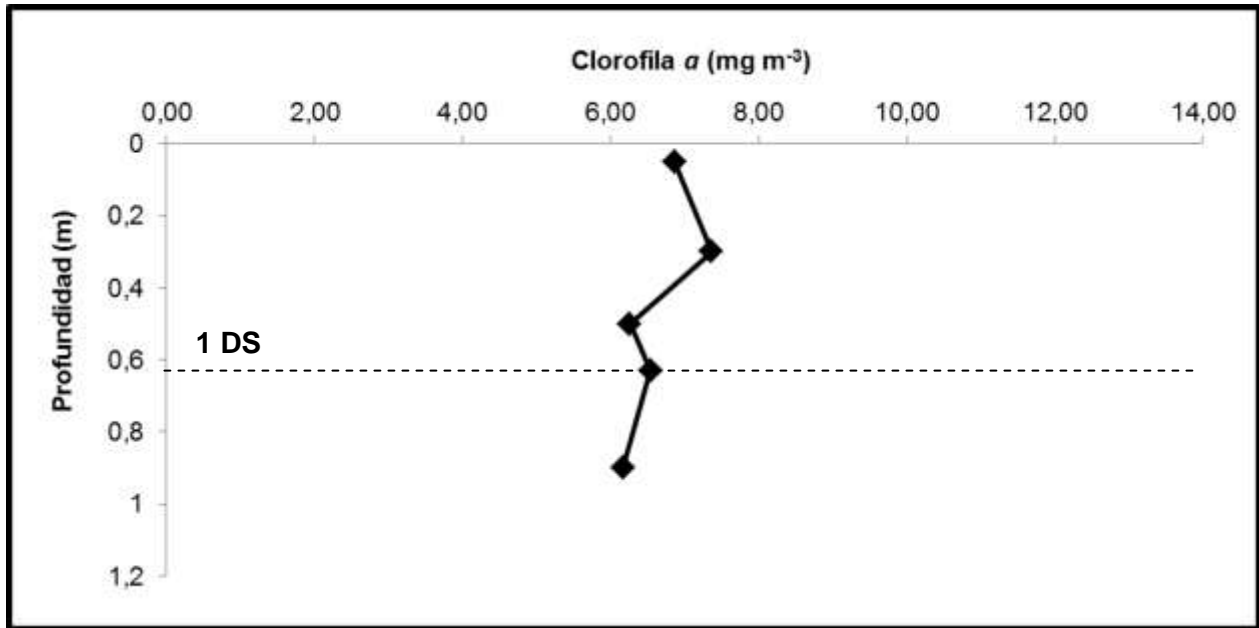


Figura 15. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Octubre 2 de 2014.

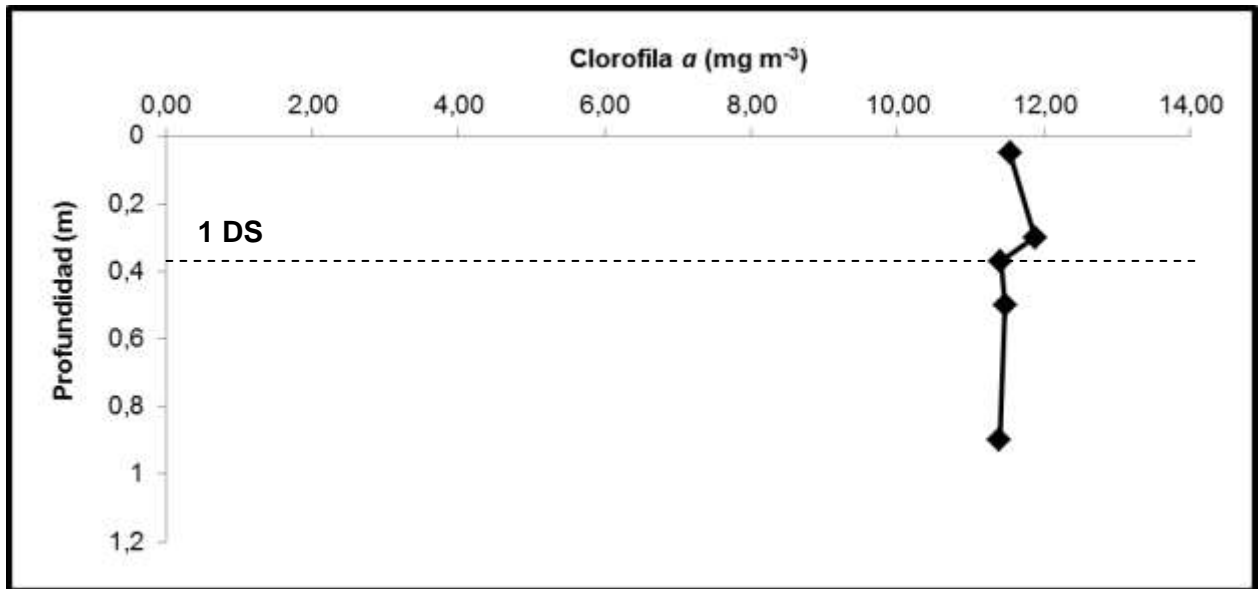


Figura 16. Perfil clinógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Octubre 30 de 2014.

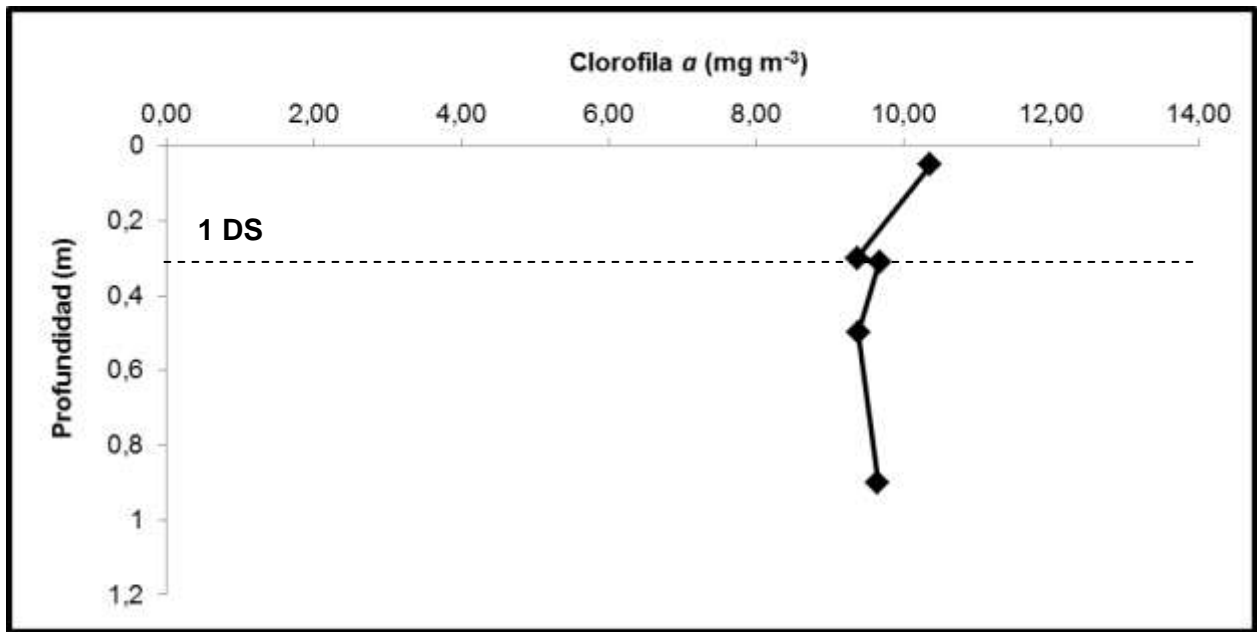


Figura 17. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Noviembre 6 de 2014.

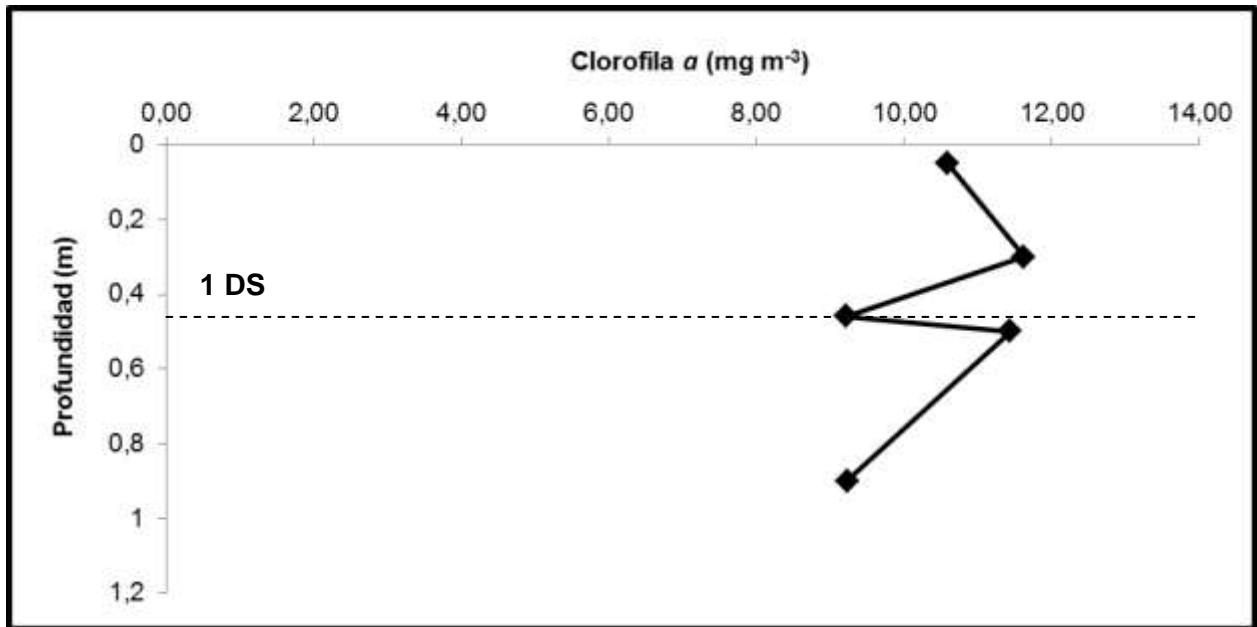


Figura 18. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Noviembre 20 de 2014.

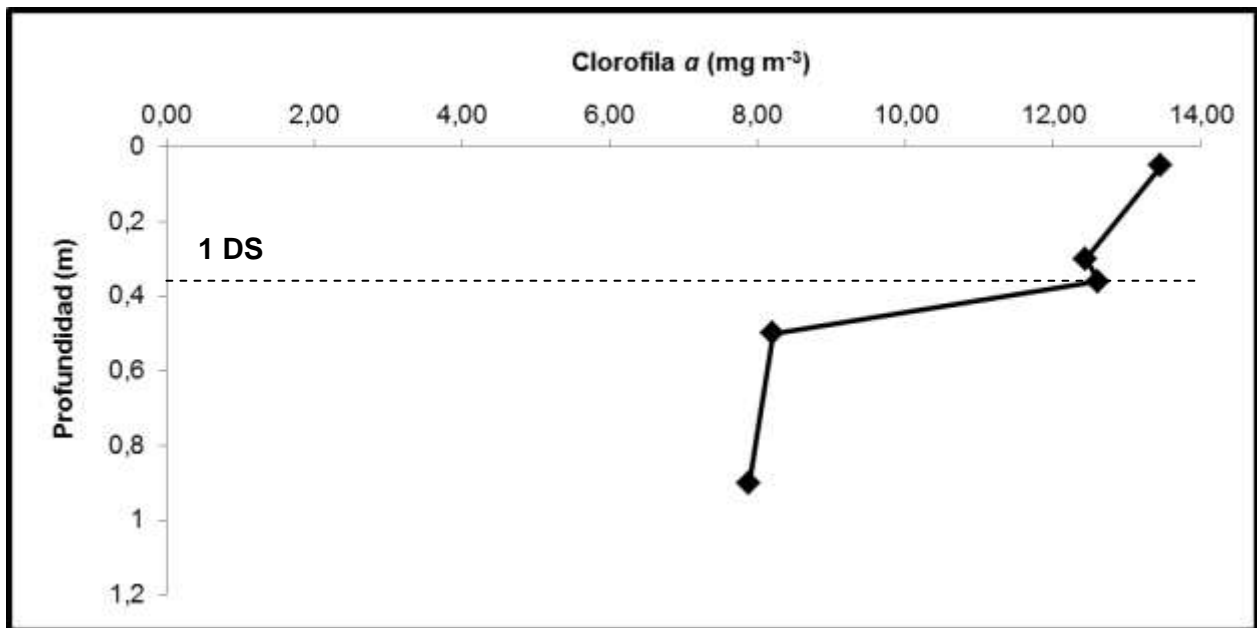


Figura 19. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Diciembre 4 de 2014.

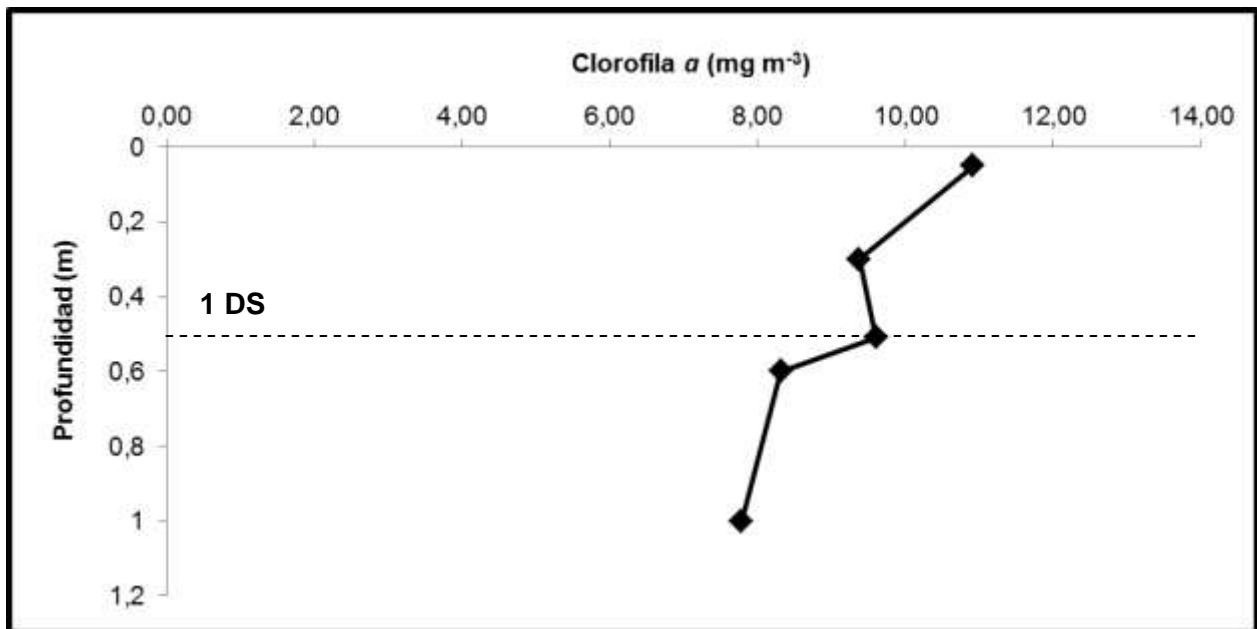


Figura 20. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Diciembre 10 de 2014.

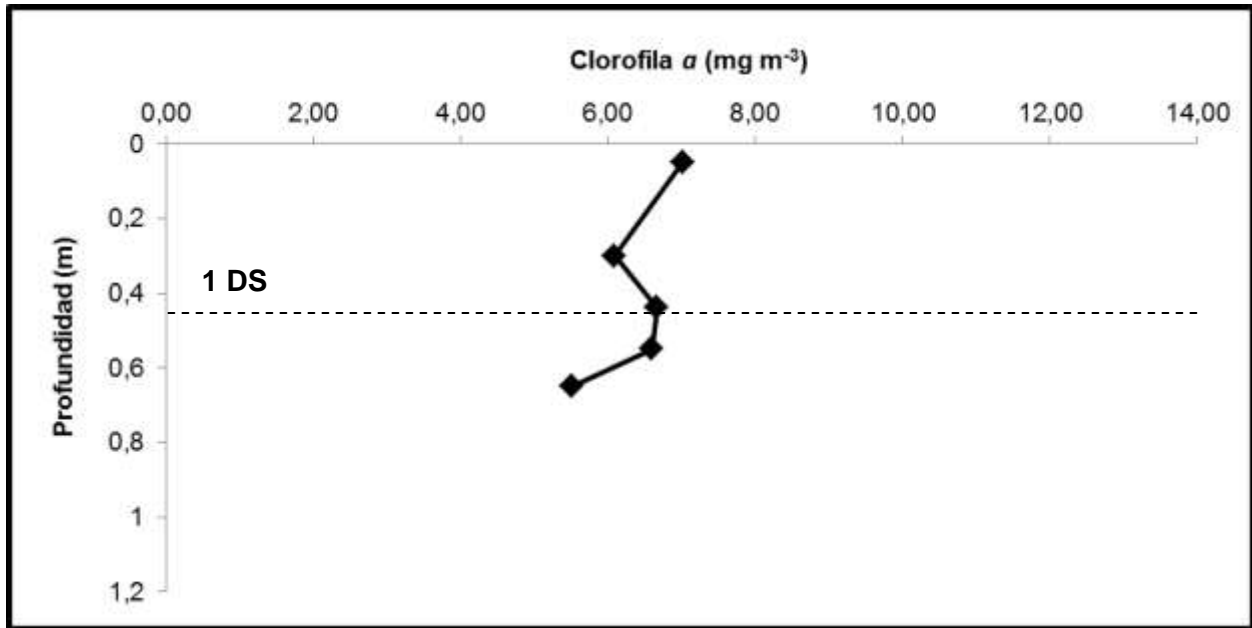


Figura 21. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Enero 15 de 2015.

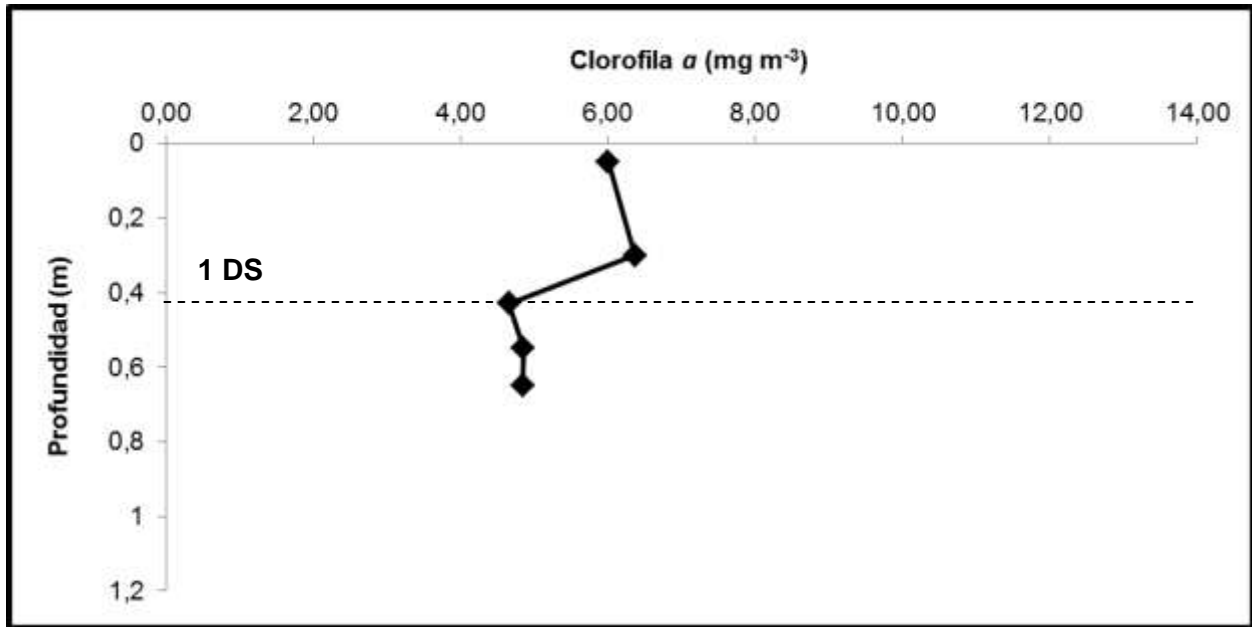


Figura 22. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación con Vegetación, Enero 29 de 2015.

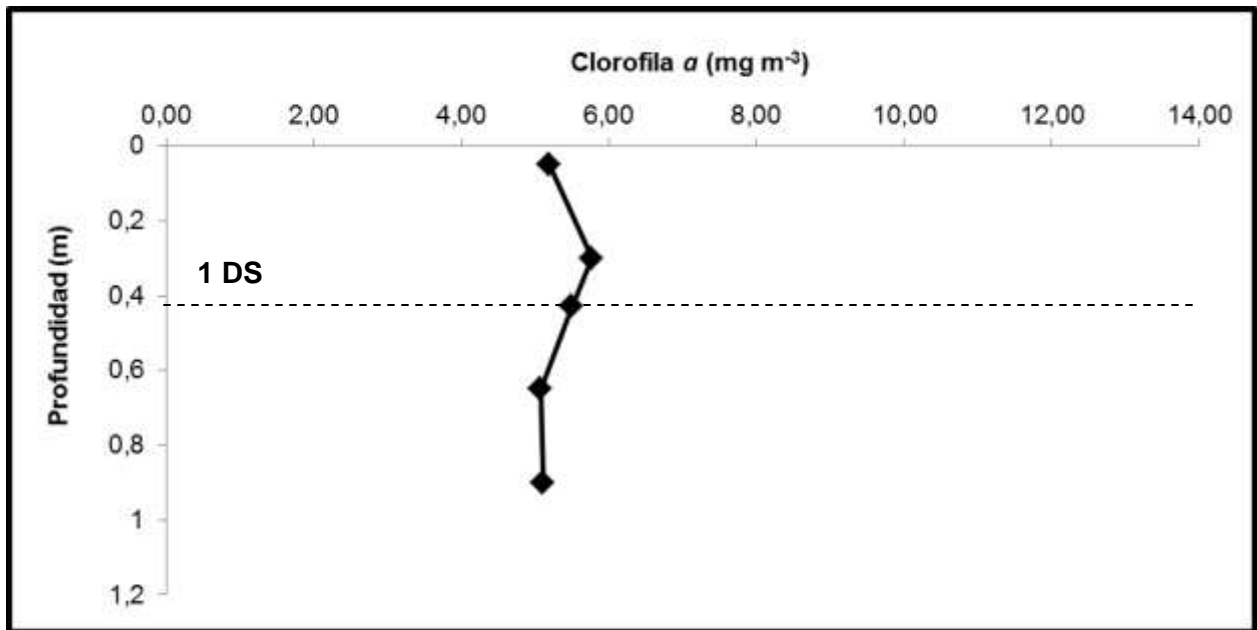


Figura 23. Perfil clinógrafo de clorofila a en la estación con Vegetación, Febrero 12 de 2015.

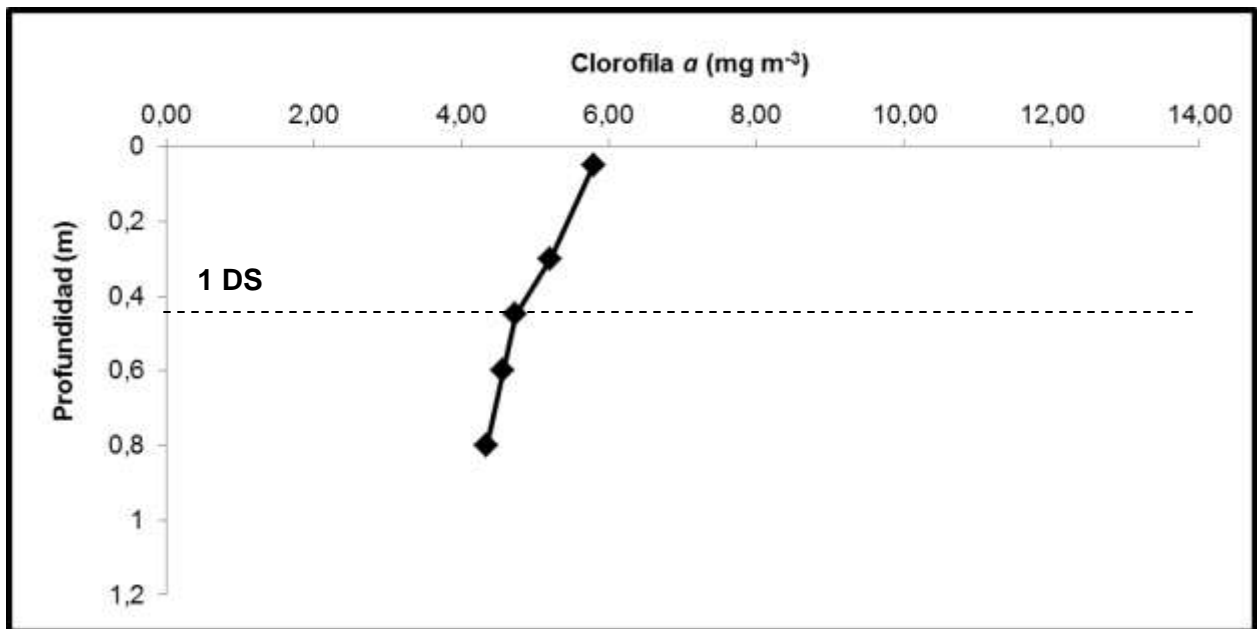


Figura 24. Perfil ortógrafo de clorofila a en la estación con Vegetación, Febrero 19 de 2015.

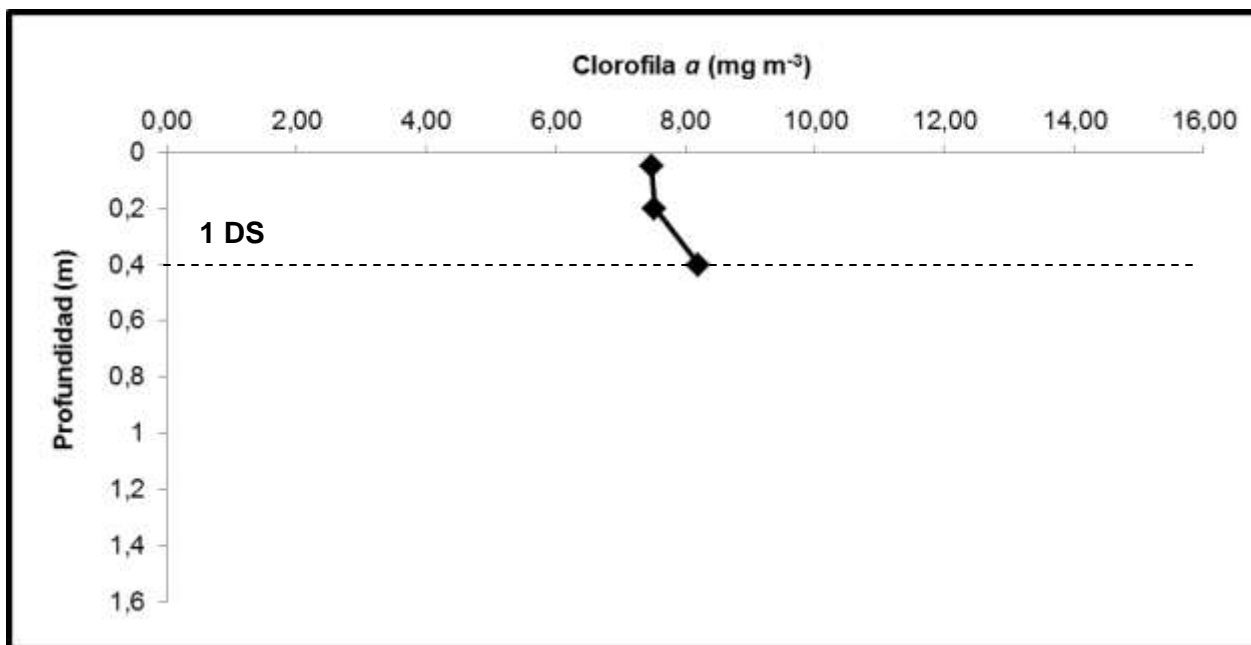


Figura 25. Perfil clinógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Septiembre 11 de 2014.

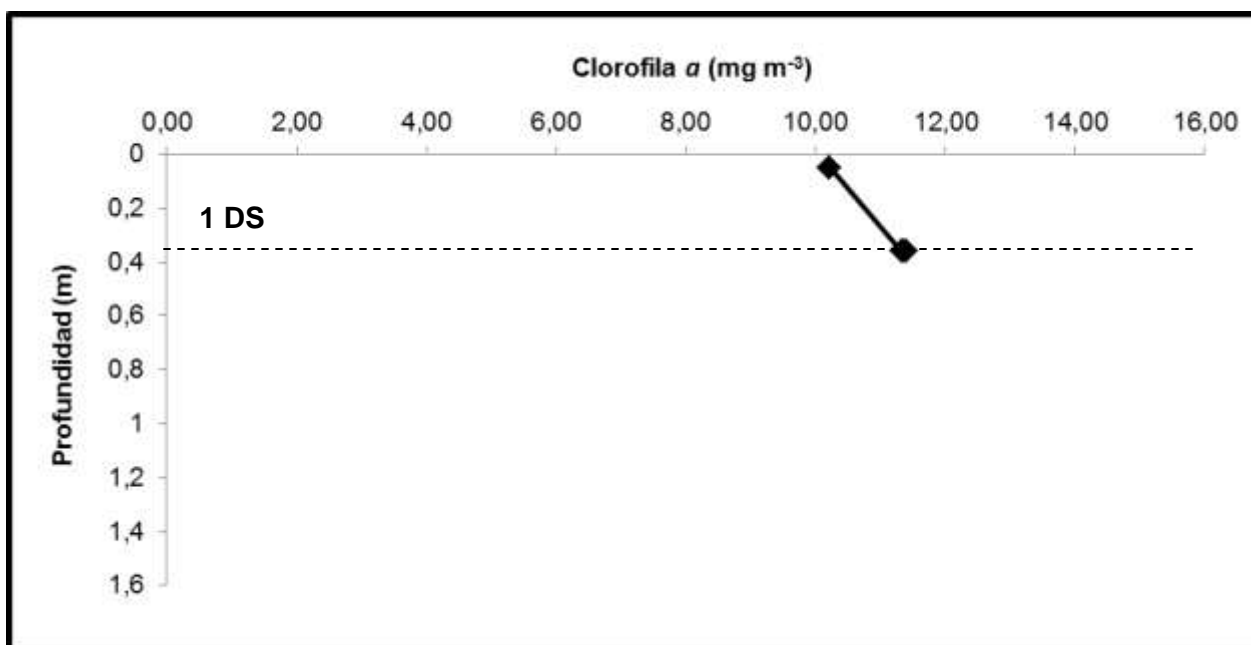


Figura 26. Perfil ortógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Octubre 2 de 2014.

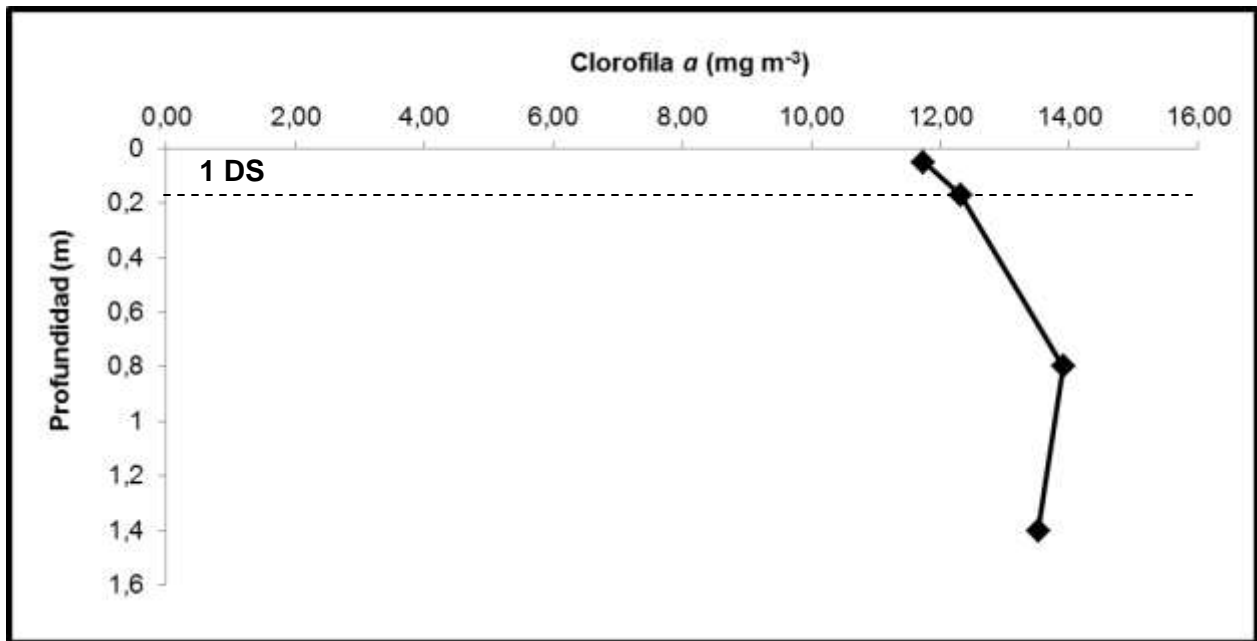


Figura 27. Perfil clinógrado de clorofila *a* en la estación Sin Vegetación, Octubre 30 de 2014.

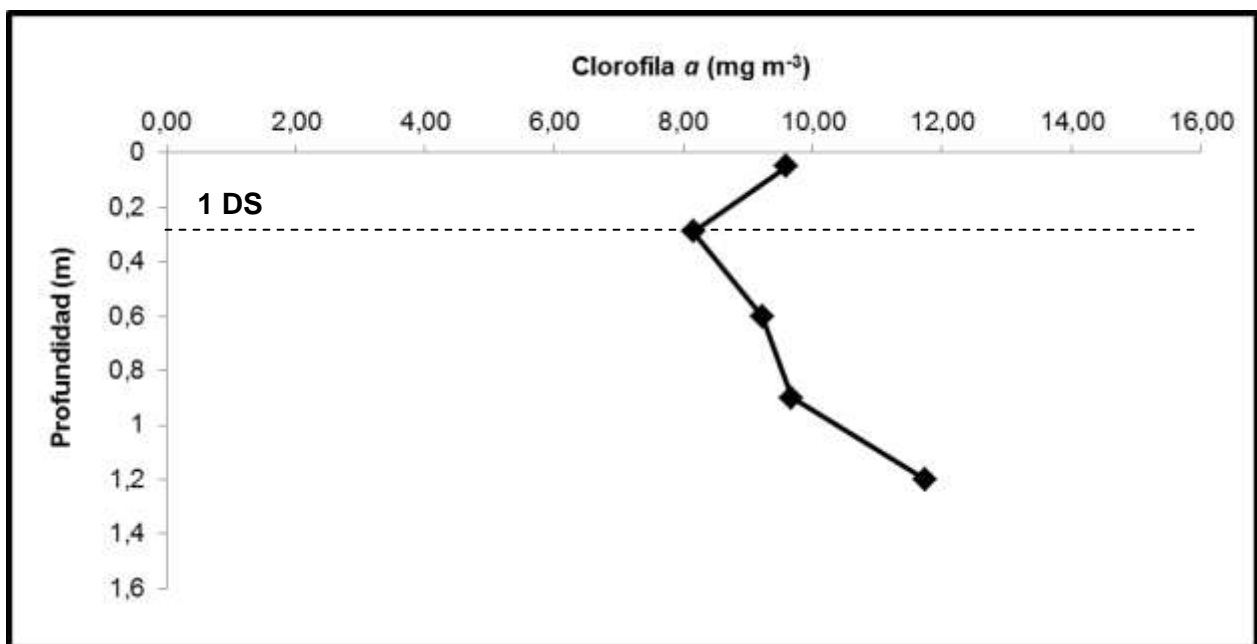


Figura 28. Perfil heterógrado de clorofila *a* en la estación Sin Vegetación, Noviembre 6 de 2014.

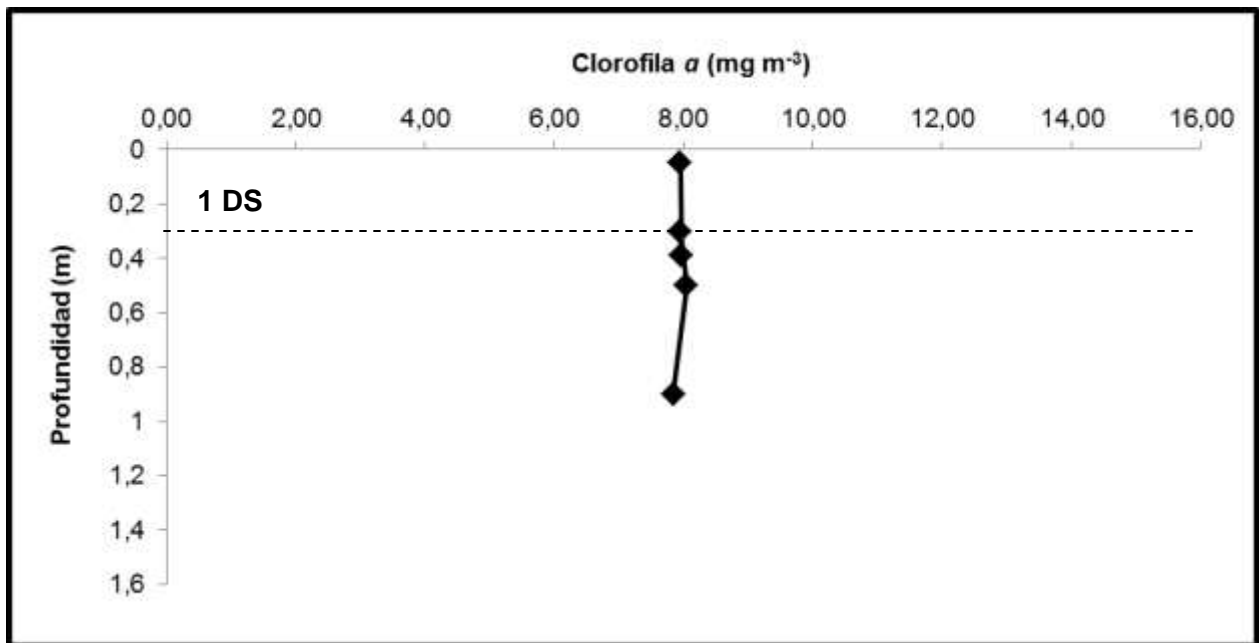


Figura 29. Perfil ortógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Noviembre 20 de 2014.

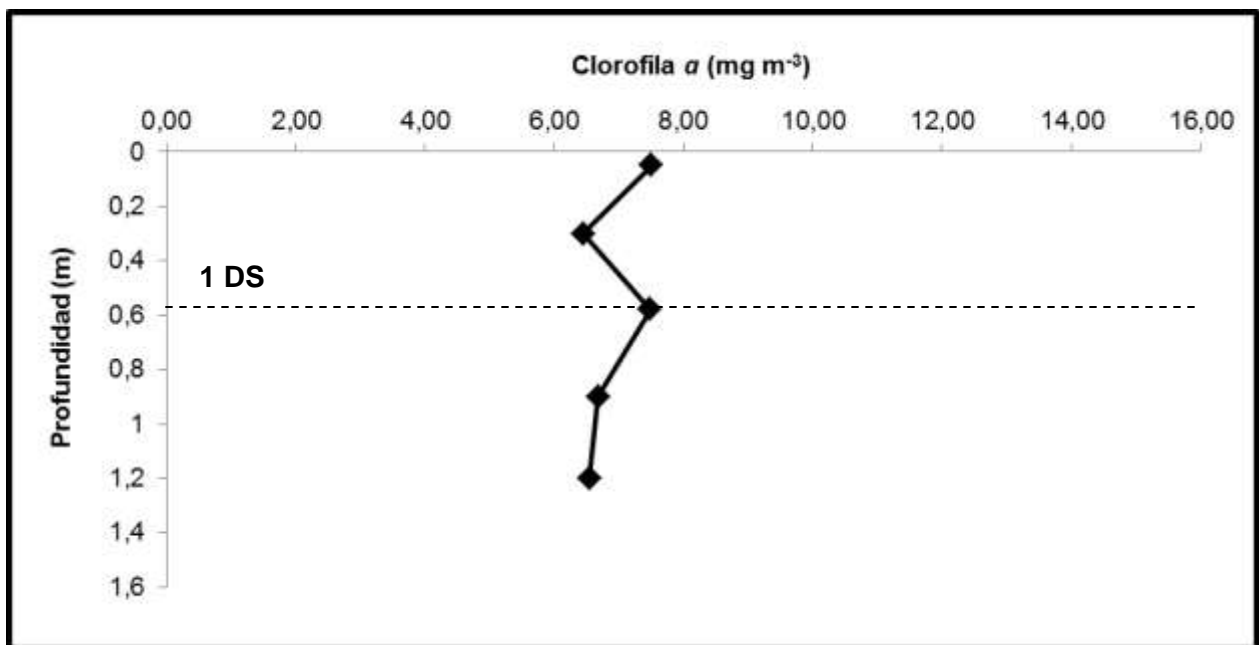


Figura 30. Perfil heterógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Diciembre 4 de 2014.

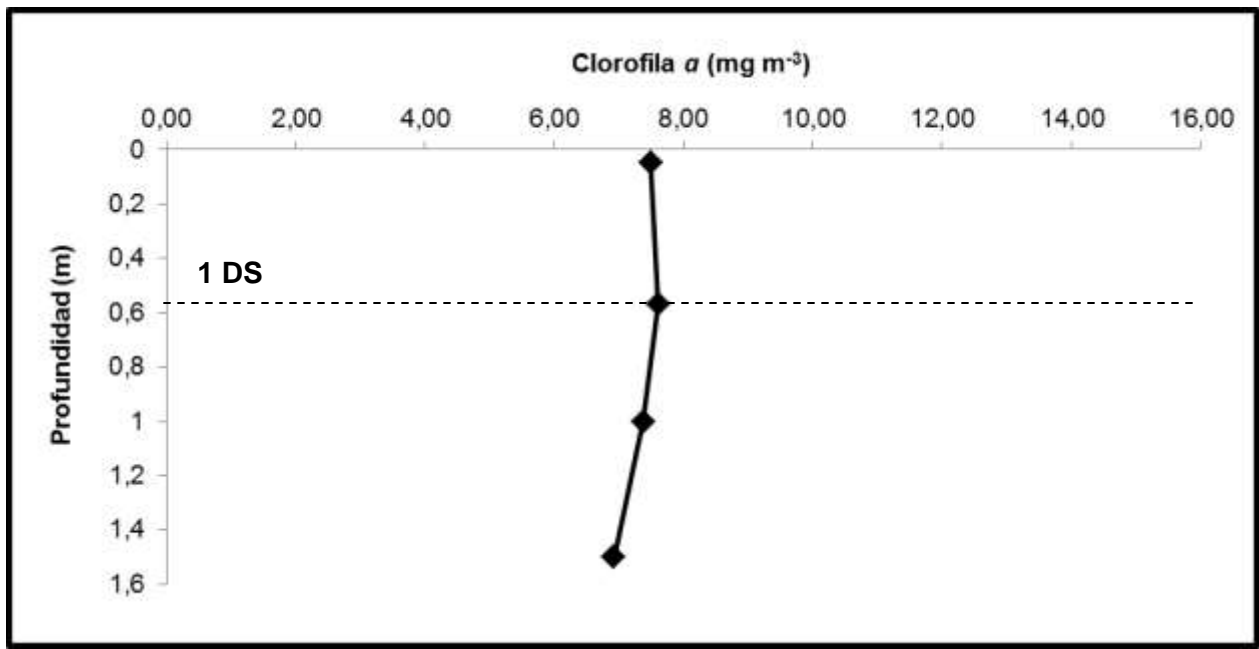


Figura 31. Perfil ortógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Diciembre 10 de 2014.

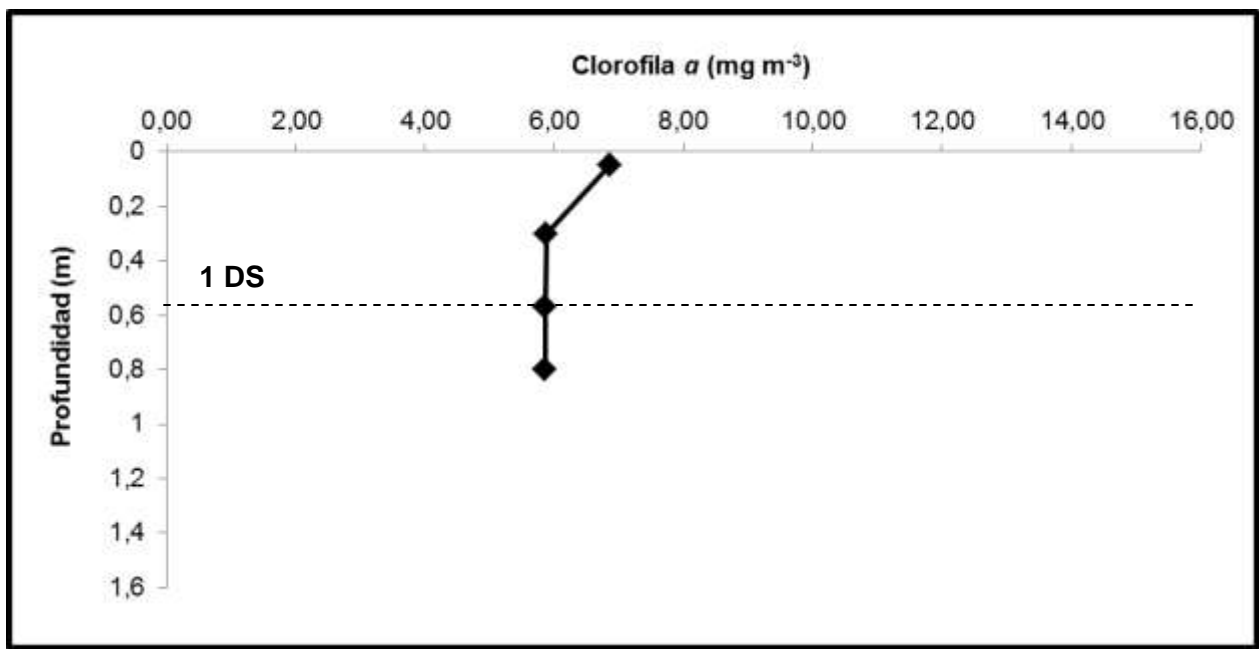


Figura 32. Perfil ortógrado de clorofila a en la estación Sin Vegetación, Enero 15 de 2015.

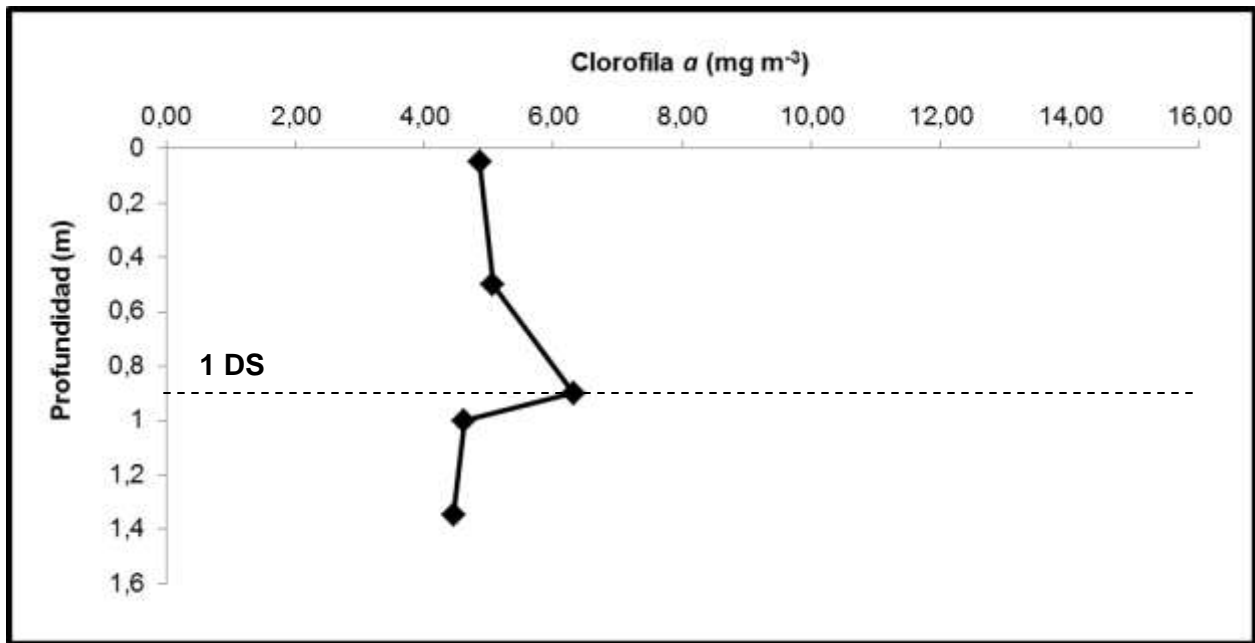


Figura 33. Perfil clinógrado de clorofila *a* en la estación Sin Vegetación, Enero 29 de 2015.

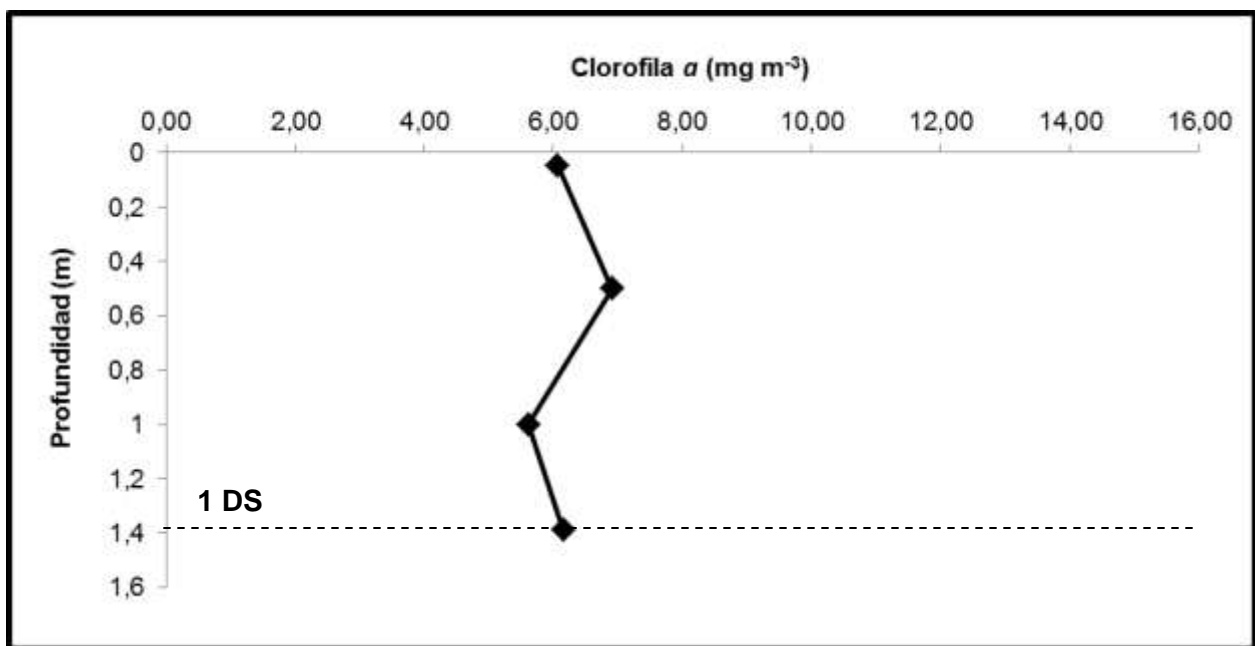


Figura 34. Perfil heterógrado de clorofila *a* en la estación Sin Vegetación, Febrero 12 de 2015.

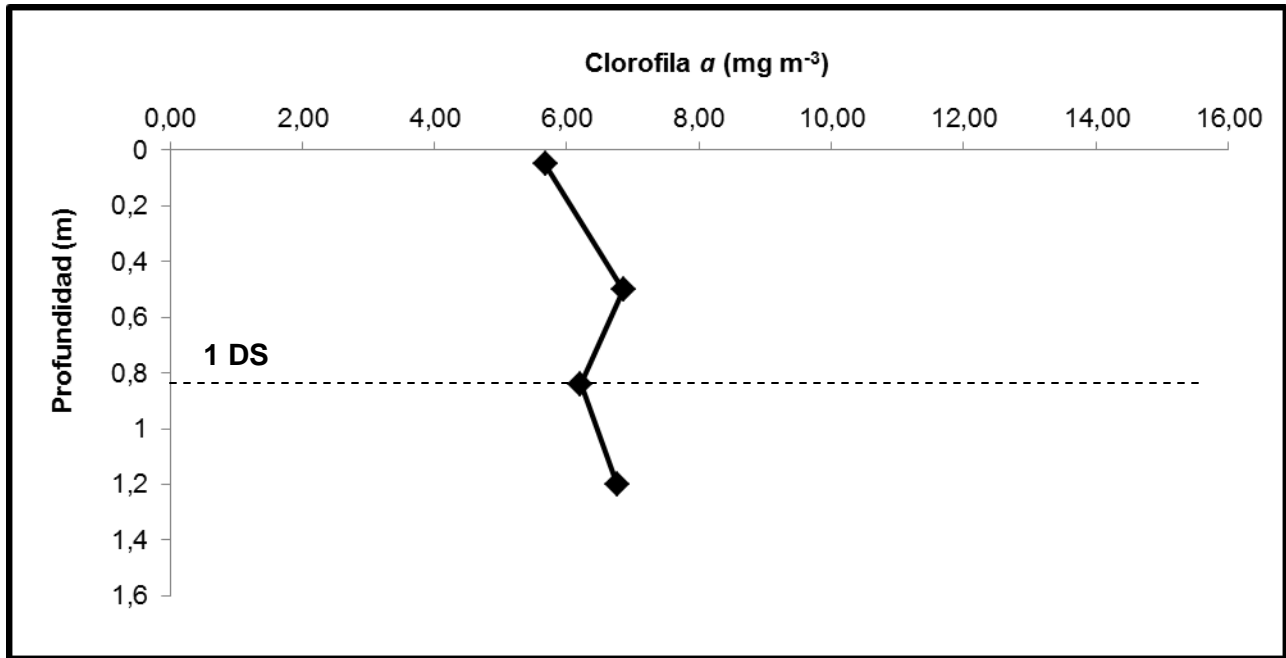


Figura 35. Perfil heterógrado de clorofila *a* en la estación Sin Vegetación, Febrero 19 de 2015.

8.6 CORRELACIONES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA *a* CON LAS VARIABLES DE ESTUDIO

Las correlaciones significativas ($r > 0,60$ $p < 0,05$) de la productividad primaria con las variables de estudio fueron solamente con la alcalinidad, nitritos, nitratos, Fe ferroso y Fe férrico en la estación Con Vegetación, y el oxígeno disuelto en la estación Sin Vegetación (Tablas 15 y 16).

Tabla 15. Correlaciones de la productividad primaria con las variables de estudio: parámetros *in situ*.

Variables	Estación muestreo	Variables correlacionadas
		OD
Productividad primaria	Sin Vegetación	0,617249

Tabla 16. Correlaciones de la productividad primaria con las variables de estudio: calidad de agua.

Variables	Estación muestreo	Variables correlacionadas				
		Alcalinidad	Nitritos	Nitratos	Fe ferroso	Fe férrico
Productividad primaria	Con Vegetación	0,725262	0,745389	-0,760854	-0,600884	0,706402

Las variables de estudio correlacionadas significativamente con la productividad primaria y clorofila α , presentaron una clara variabilidad en el tiempo (Figuras 36-40).

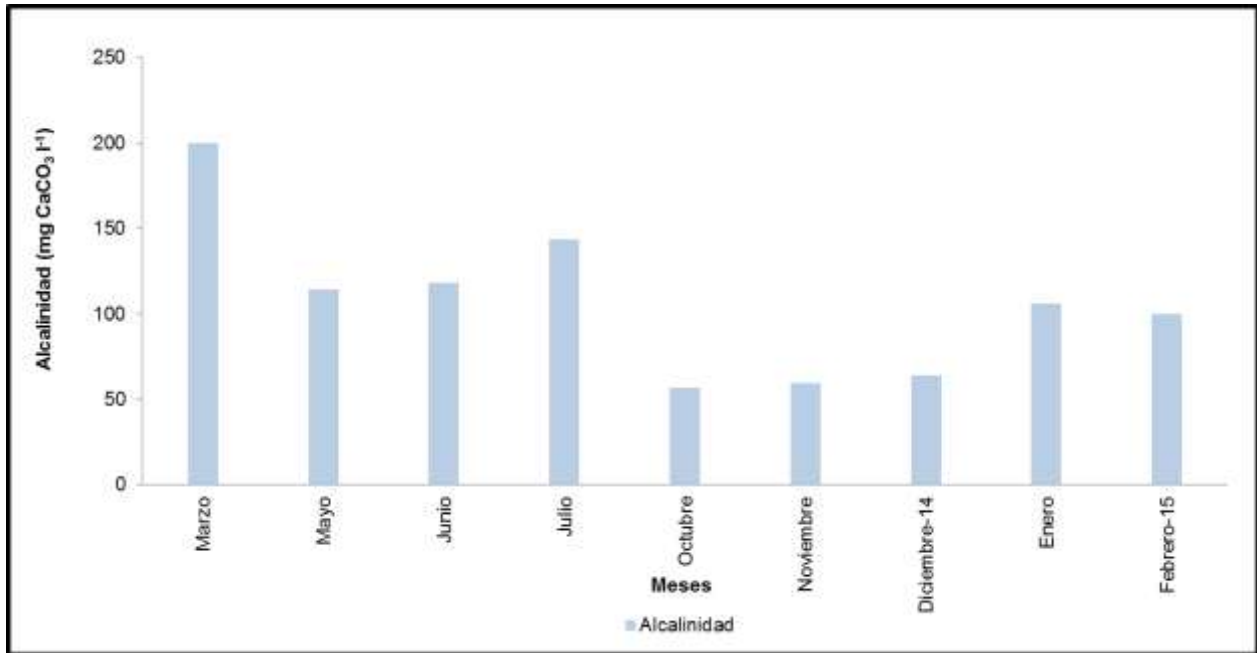


Figura 36. Alcalinidad en la estación Con Vegetación.

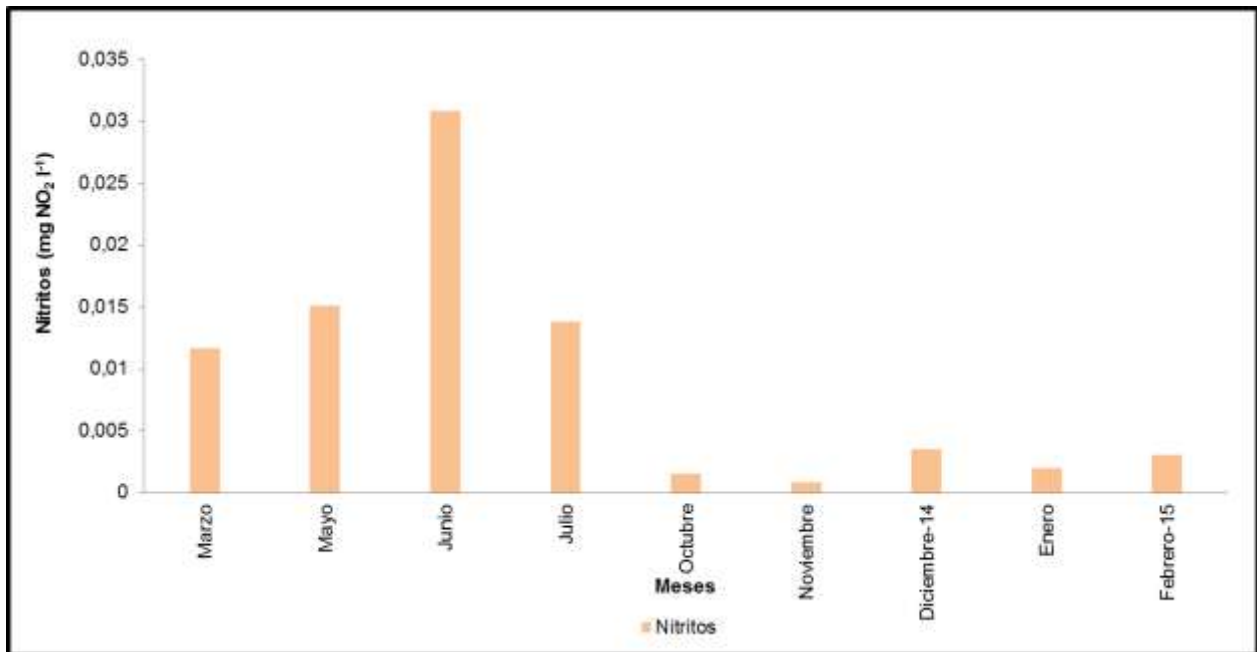


Figura 37. Nitritos en la estación Con Vegetación.

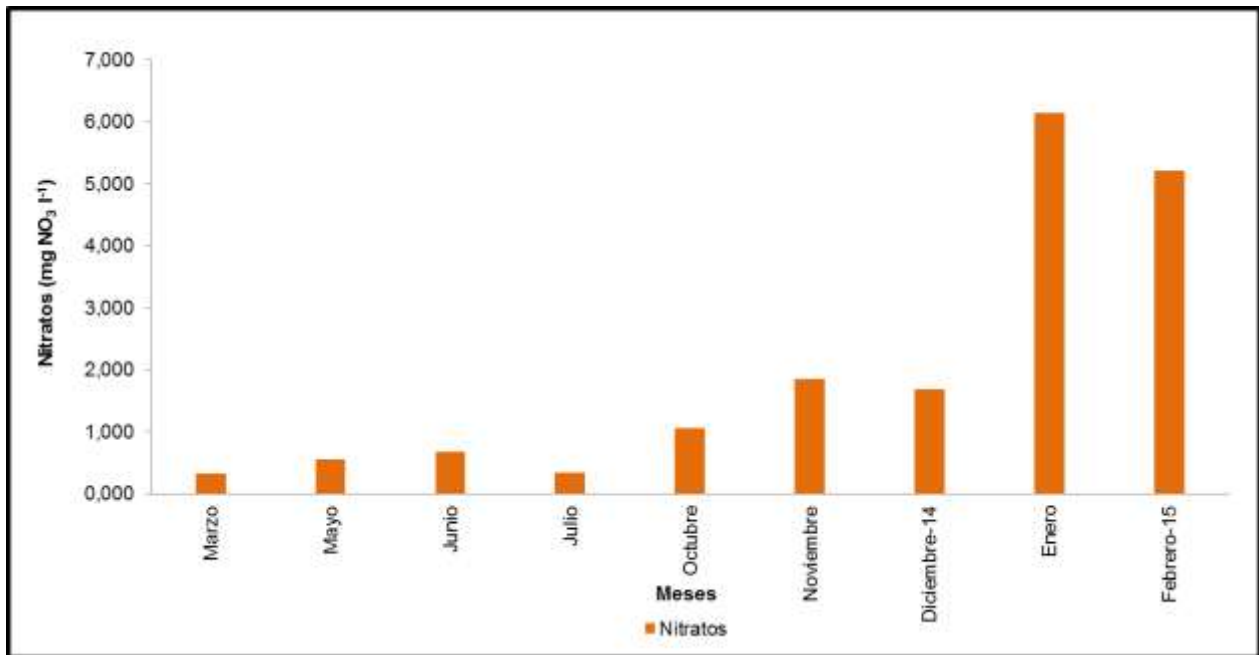


Figura 38. Nitratos en la estación Con Vegetación.

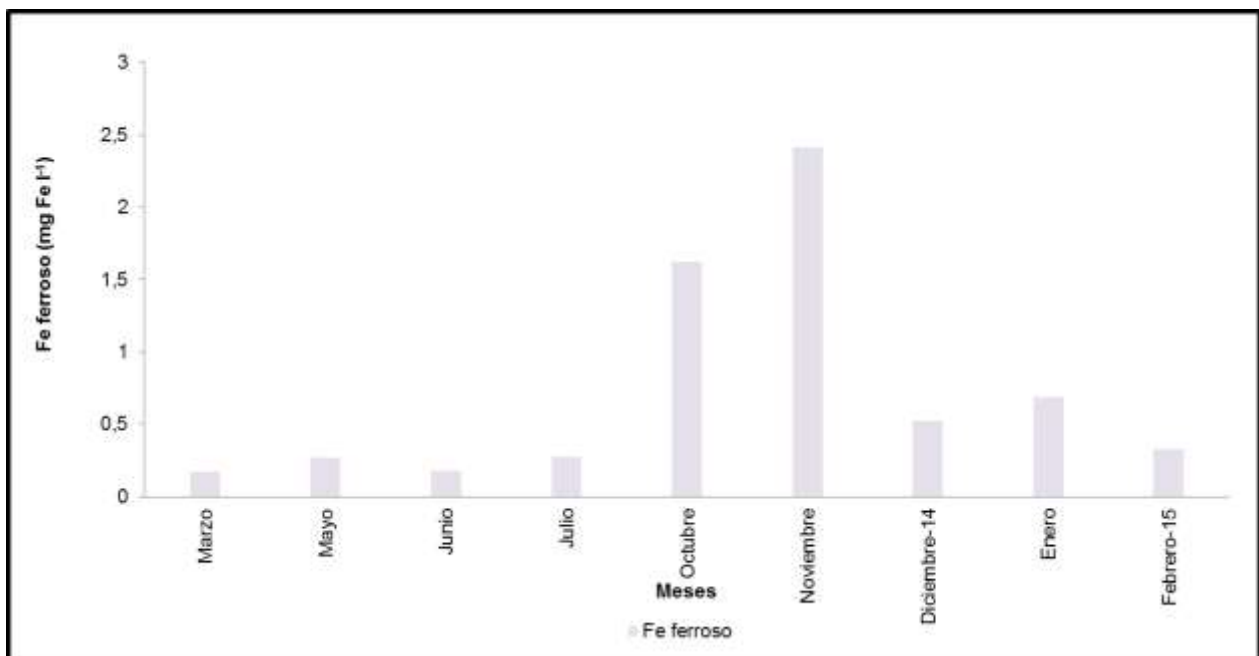


Figura 39. Fe ferroso en la estación Con Vegetación.

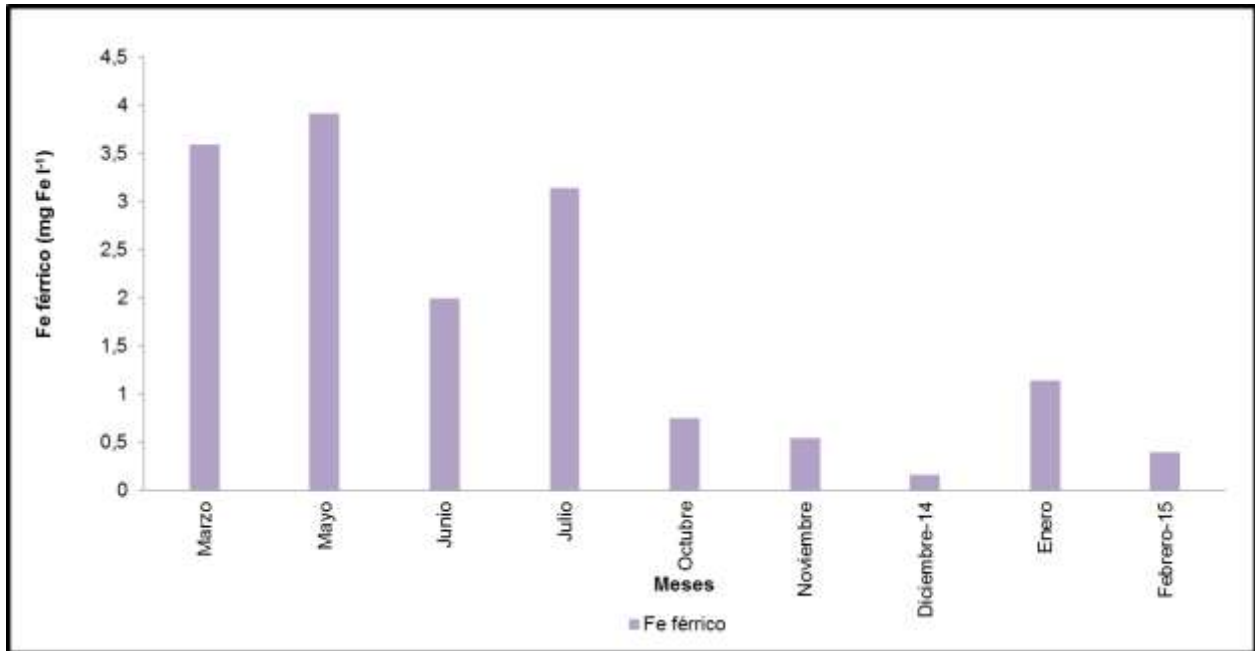


Figura 40. Fe férrico en la estación Con Vegetación.

Las precipitaciones, aunque no tuvieron correlaciones significativas con la productividad primaria y la clorofila a , tendrían influencia, observando el comportamiento de las precipitaciones durante el periodo de estudio y la productividad primaria y clorofila a (Figuras 41-44).

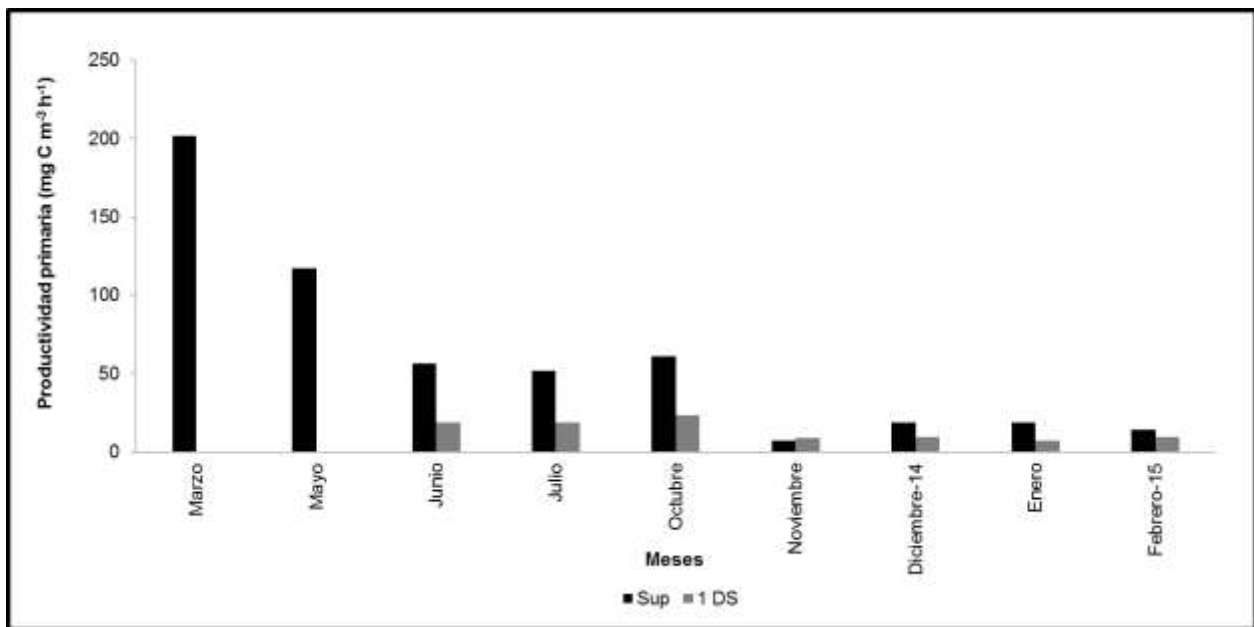
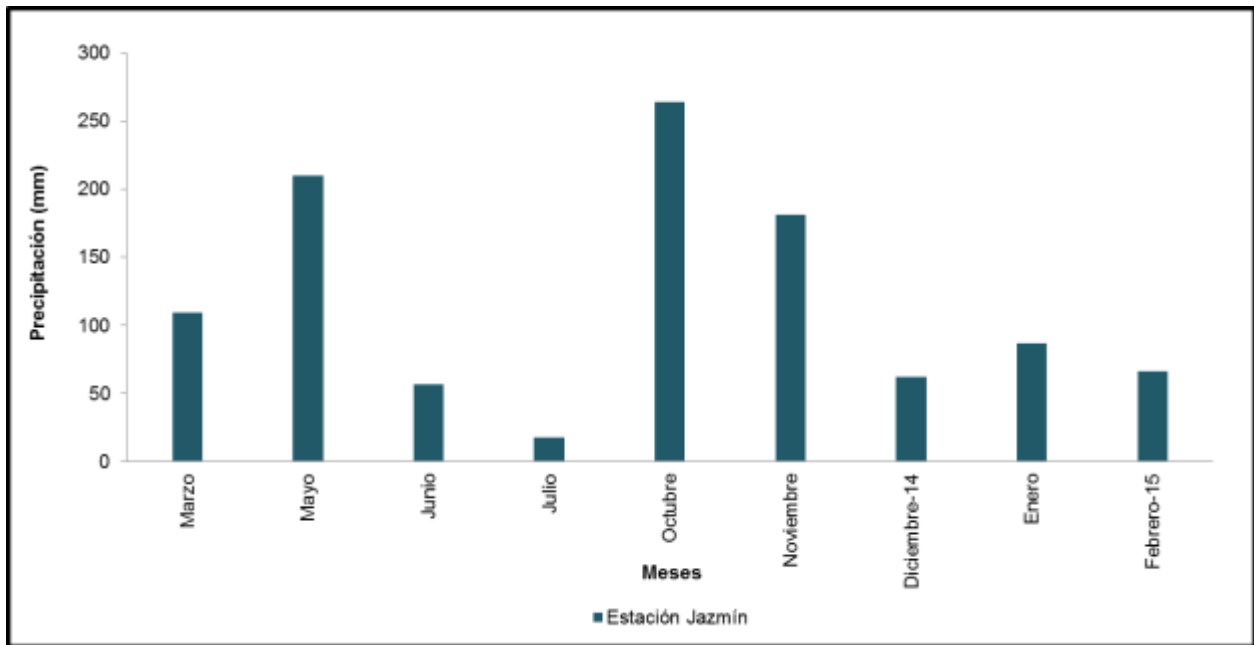


Figura 41. Precipitación y Productividad primaria en la estación Con Vegetación.

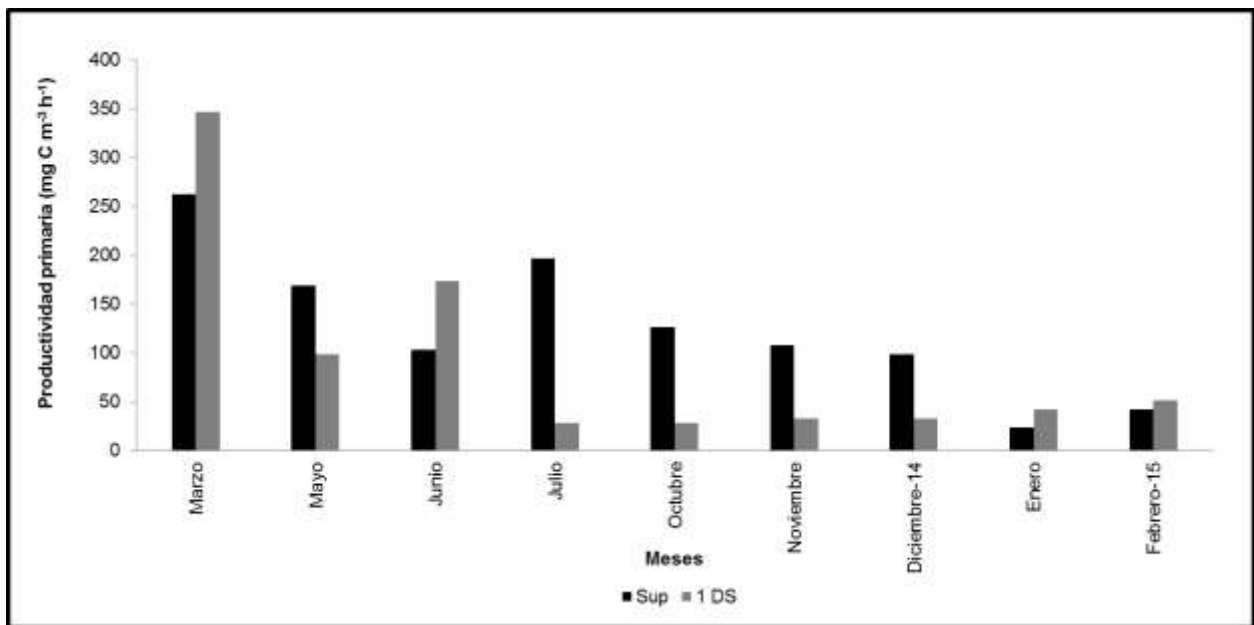
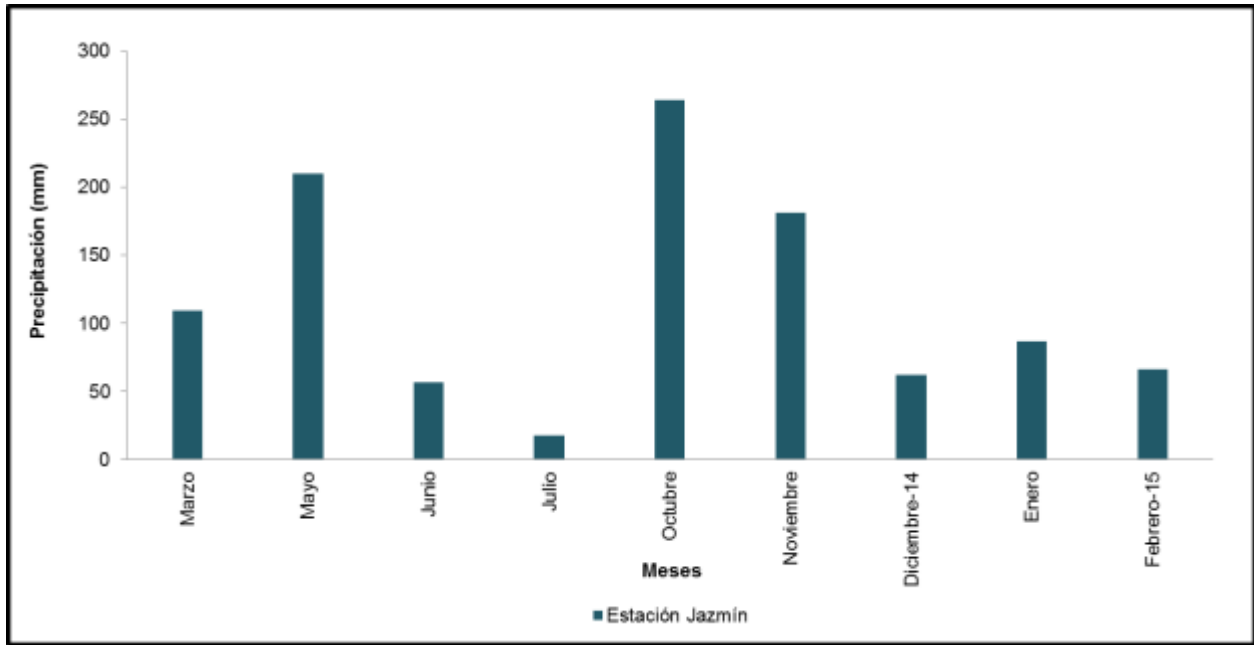


Figura 42. Precipitación y Productividad primaria en la estación Sin Vegetación.

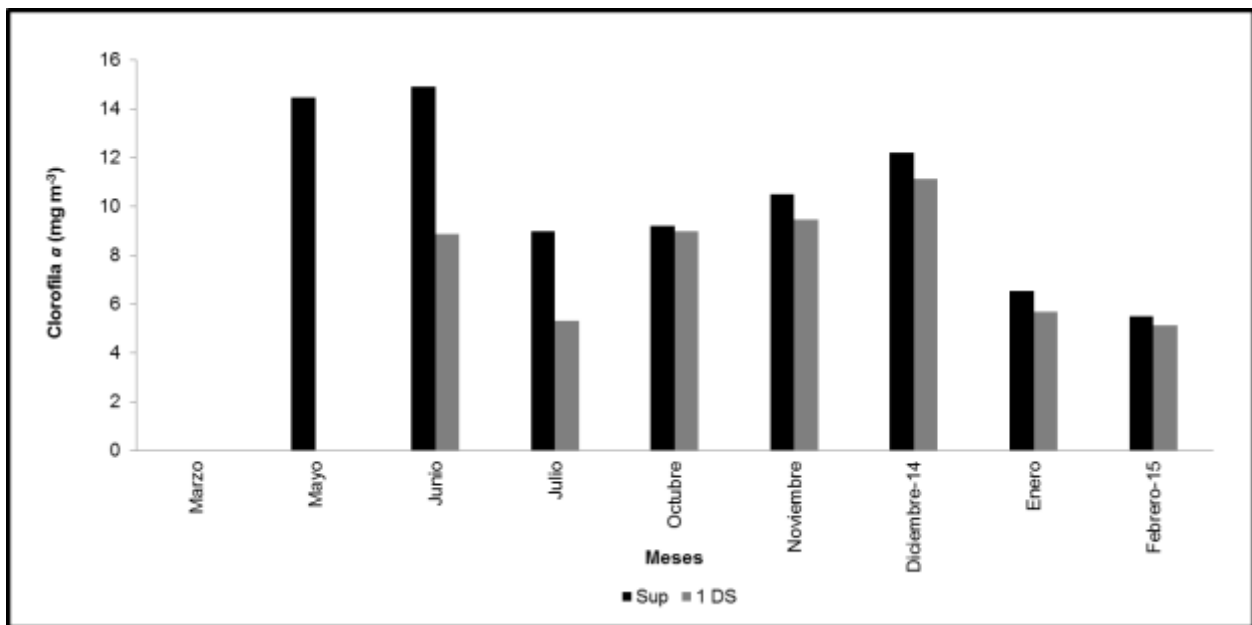
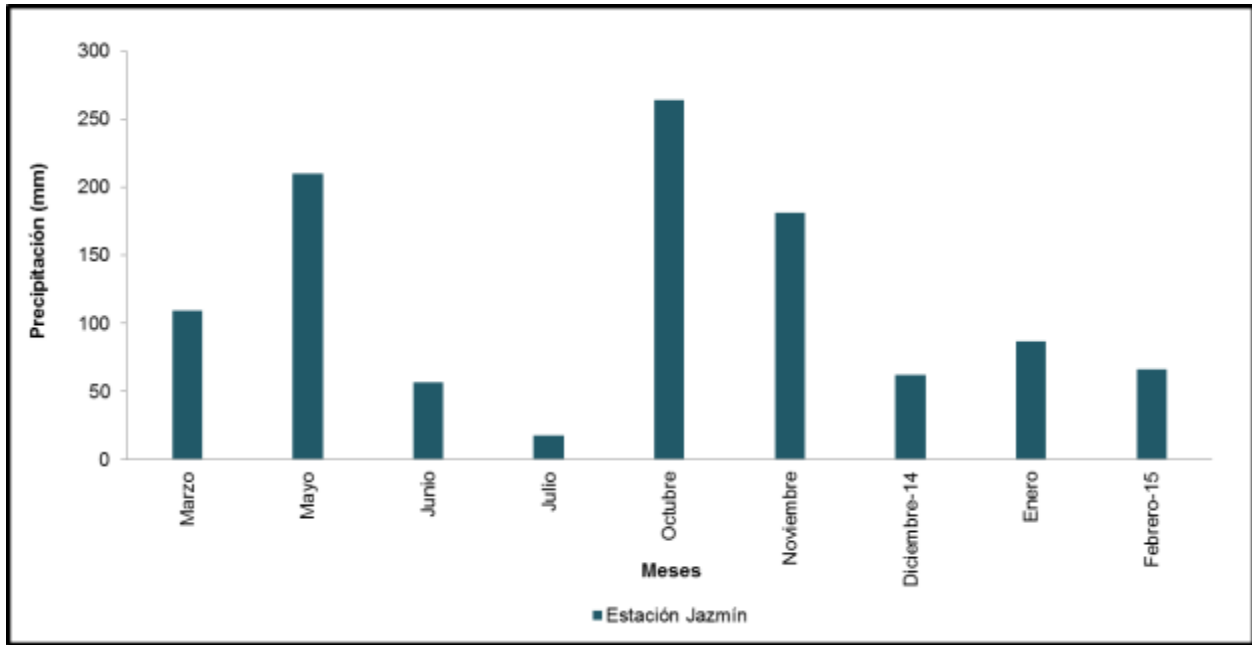


Figura 43. Precipitación y Clorofila α en la estación Con Vegetación.

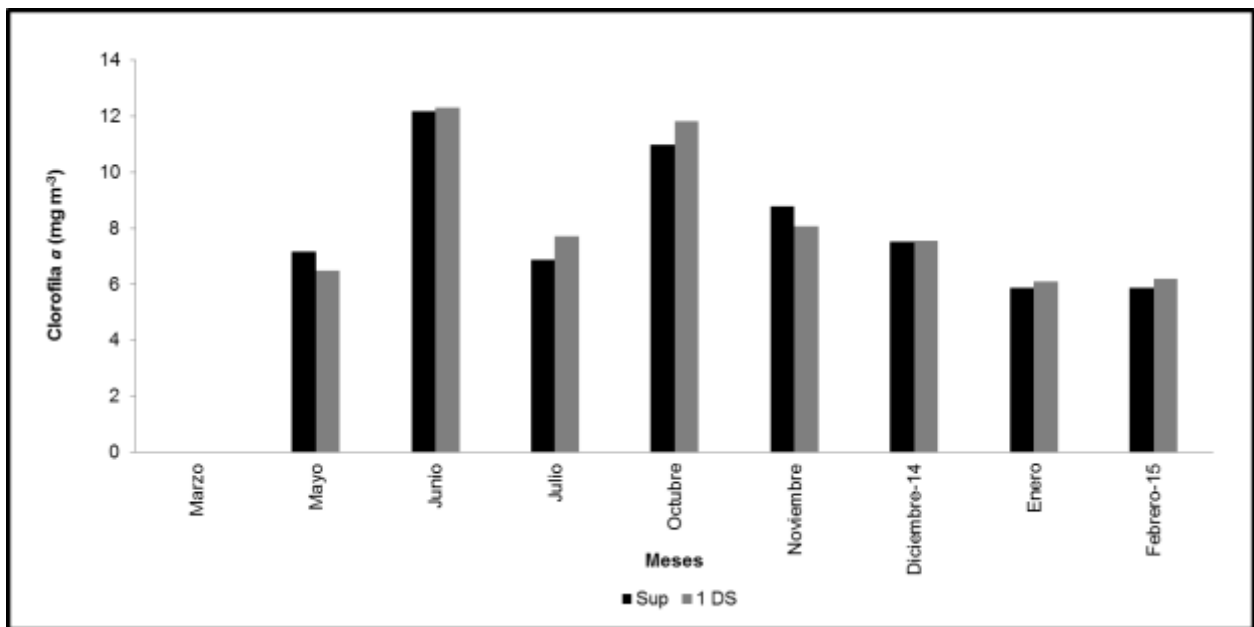
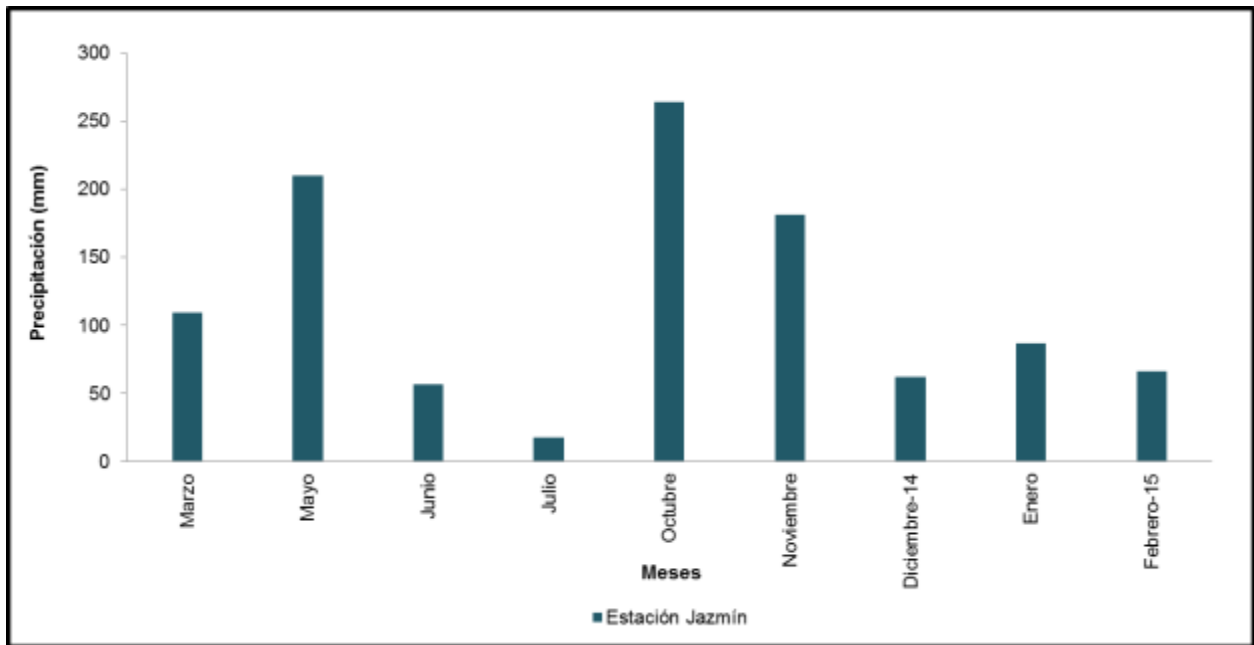


Figura 44. Precipitación y Clorofila a en la estación Sin Vegetación.

8.7 MODELO LINEAL GENERALIZADO REGRESIÓN MÚLTIPLE DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA α CON LAS VARIABLES DE ESTUDIO

El oxígeno disuelto tuvo un efecto significativo en la productividad primaria en la estación Sin Vegetación (Tabla 17). La alcalinidad sólo presentó un efecto significativo en la productividad primaria en la estación Con Vegetación (Tabla 18). En tanto que, la alcalinidad y los nitritos mostraron efectos significativos en la clorofila α en las estaciones de muestreo (Tablas 19 y 20).

Tabla 17. Modelo Lineal Generalizado (MLG) Regresión Múltiple de la productividad primaria con los parámetros *in situ* en la estación Sin Vegetación.

Efecto	Coefficientes	Productividad primaria p < 0,05	Ecuación MLG Regresión Múltiple		
Intercepto	-1441,10	0,067627			
OD	45,88	0,002134			
ORP	-0,45	0,129874			
Temperatura	41,44	0,155279	Productividad primaria = -1441,10+ 45,88 OD-0,45ORP +41,44Temp+54,61pH+54,62Prof. Total-0,07LL. Jazmín		
pH	54,61	0,199753			
Prof. Total	54,62	0,446877			
LLuvias Jazmín	-0,07	0,817000			
Múltiple R	0,869865	Ajustado R²	0,623938	MLG Regresión Múltiple p < 0,05	0,006479

Tabla 18. Modelo Lineal Generalizado (MLG) Regresión Múltiple de la productividad primaria con calidad de agua en la estación Con Vegetación.

Efecto	Coefficientes	Productividad primaria p < 0,05	Ecuación MLG Regresión Múltiple		
Intercepto	-35,6765	0,241404			
Alcalinidad	0,5020	0,009341			
DQO Agua	0,4740	0,548018			
P Total	-24,3990	0,286016	Productividad primaria = -35,6765+ 0,5020 Alca.+0,4740DQO-24,3990P Total+522,9926Fosfatos+878,4854Nitritos-8,0454N Amo.-0,5351Sulfatos		
Fosfatos	522,9926	0,723369			
Nitritos	878,4854	0,104572			
N Amoniacal	-8,0454	0,842467			
Sulfatos	-0,5351	0,832716			
Múltiple R	0,955189	Ajustado R²	0,789725	MLG Regresión Múltiple p < 0,05	0,021020

Tabla 19. Modelo Lineal Generalizado (MLG) Regresión Múltiple de la clorofila *a* con calidad de agua en la estación Con Vegetación.

Efecto	Coefficientes	Clorofila <i>a</i> p < 0,05	Ecuación MLG Regresión Múltiple		
Intercepto	15,3233	0,024760			
Alcalinidad	-0,0861	0,026021			
DQO Agua	0,0203	0,846337			
P Total	-1,2276	0,666721	Clorofila <i>a</i> = 15,3233- 0,0861 Alca.+0,0203DQO-1,2276P Total -0,3941Fosfatos+ 376,3227 Nitritos+0,1969N Amo.-0,2192Sulfatos		
Fosfatos	-0,3941	0,998401			
Nitritos	376,3227	0,003260			
N Amoniacal	0,1969	0,972189			
Sulfatos	-0,2192	0,520027			
Múltiple R	0,962070	Ajustado R²	0,795343	MLG Regresión Múltiple p < 0,05	0,038430

Tabla 20. Modelo Lineal Generalizado (MLG) Regresión Múltiple de la clorofila *a* con calidad de agua en la estación Sin Vegetación.

Efecto	Coeficientes	Clorofila <i>a</i> p < 0,05	Ecuación MLG Regresión Múltiple	
Intercepto	9,9491	0,009826		
Alcalinidad	-0,0478	0,038221		
DQO Agua	-0,1141	0,055760		
P Total	-2,3830	0,414052	Clorofila <i>a</i> = 9,9491 -0,0478 Alca.-0,1141DQO-2,3830P Total +276,3731Fosfatos+ 336,9323 Nitritos+4,3683N Amo.-0,6661Sulfatos	
Fosfatos	276,3731	0,063263		
Nitritos	336,9323	0,003538		
N Amoniacal	4,3683	0,268194		
Sulfatos	-0,6661	0,083361		
Múltiple R	0,926402	Ajustado R²	0,716443	MLG Regresión Múltiple p < 0,05
				0,014947

8.8 PRODUCTIVIDAD PRIMARIA POR UNIDAD DE SUPERFICIE Y FLUJOS DE CAPTURA DE CH₄ Y CO₂

La productividad primaria promedio por unidad de superficie en términos del carbono fijado fue baja en la estación Con Vegetación (2,16 g C m⁻² d⁻¹) y mayor en la estación Sin Vegetación (4,53 g C m⁻² d⁻¹). La contribución del flujo de captura promedio de CH₄ fue baja en la estación Con Vegetación (-0,122 g m⁻² d⁻¹) y mayor en la estación Sin Vegetación (-2,956 g m⁻² d⁻¹). El flujo de captura promedio de CO₂ fue semejante en ambas estaciones de muestreo (-6,798 g m⁻² d⁻¹ y -6,744 g m⁻² d⁻¹, respectivamente) (Tabla 21).

Tabla 21. Productividad primaria por unidad de superficie y flujos de captura de CH₄ y CO₂ en las estaciones de muestreo.

Estación muestreo	C _{fitoplancton} promedio g C m ⁻² d ⁻¹	CH ₄ promedio g m ⁻² d ⁻¹	CO ₂ promedio g m ⁻² d ⁻¹
Con Vegetación	2,16	-0,122	-6,798
Sin Vegetación	4,53	-2,956	-6,744

8.9 VARIACIONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LOS FLUJOS DE CH₄ Y CO₂, Y CORRELACIONES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA *a* CON LOS FLUJOS DE CH₄ Y CO₂

El flujo de captura promedio de CH₄ fue bajo en la estación Con Vegetación (-0,122 g m⁻² d⁻¹) y notorio en la estación Sin Vegetación (-2,956 g m⁻² d⁻¹). La emisión promedio de CH₄ fue mayor en la estación Con Vegetación (3,53 g m⁻² d⁻¹) y baja en la estación Sin Vegetación (0,26 g m⁻² d⁻¹). El flujo de captura promedio de CO₂ fue casi semejante en las estaciones de muestreo (-6,798 g m⁻² d⁻¹ y -6,744 g m⁻² d⁻¹, respectivamente). La emisión promedio de CO₂ fue más alta en la estación Con Vegetación (9,369 g m⁻² d⁻¹) en relación con la estación Sin Vegetación (5,693 g m⁻² d⁻¹) (Figura 45). Las variaciones espaciales de los flujos de CH₄ mostraron diferencias significativas en las estaciones de muestreo ($p = 0,00025$ $p < 0,05$) (Tabla 22).

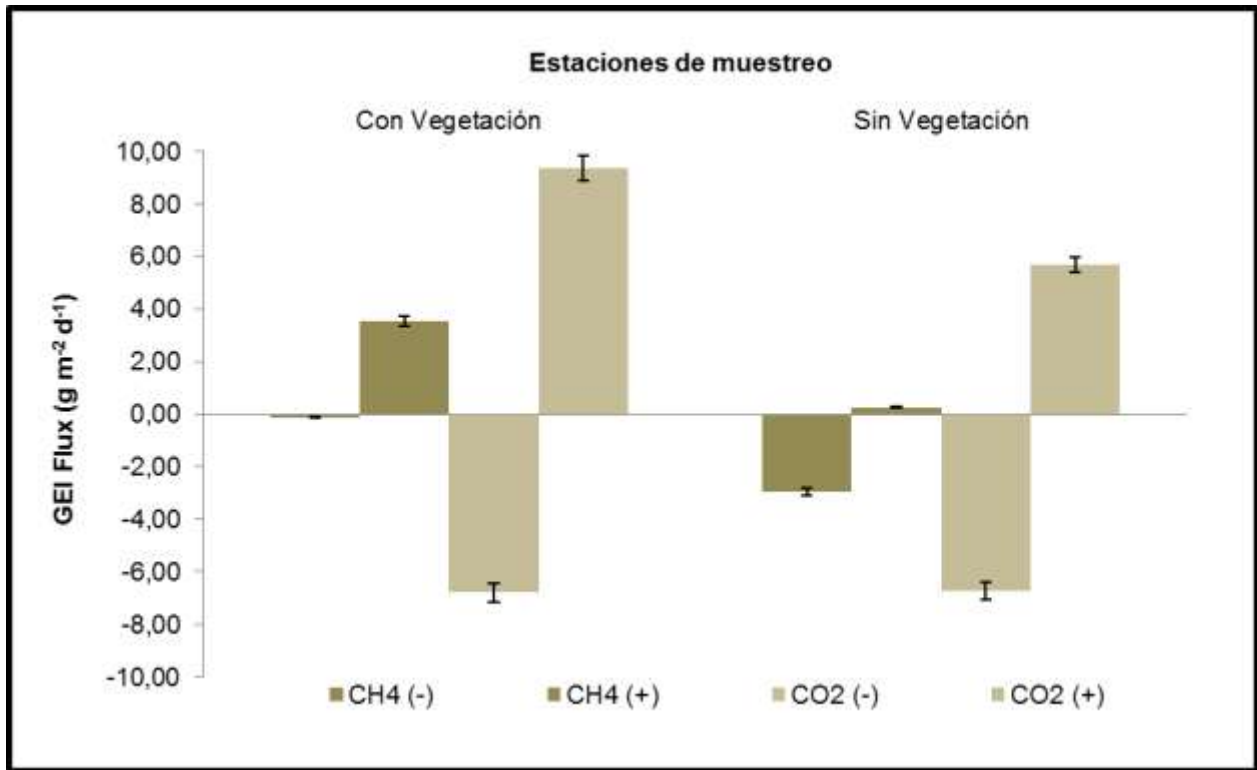


Figura 45. Variaciones espaciales de CH₄ y CO₂ en las estaciones de muestreo.

Tabla 22. Variaciones espaciales de los flujos de CH₄ y CO₂.

Estación muestreo	Variabes	Profundidad estudio	Variaciones espaciales p < 0,05
Con Vegetación Sin Vegetación	CH ₄	Superficie	0,00025
Con Vegetación Sin Vegetación	CO ₂	Superficie	0,83350

El flujo de captura de CH₄ fue bajo (valores < -0,141 g m⁻² d⁻¹) contrario al de emisión que fue poco mayor en la estación Con Vegetación (valores < 11,824 g m⁻² d⁻¹). El flujo de captura de CO₂ fue mayor y más frecuente (valores < -22,336 g m⁻² d⁻¹) al de la emisión (valores < 26,522 g m⁻² d⁻¹) (Figura 46). En la estación Sin Vegetación, el flujo de captura de CH₄ fue mayor (valores < -14,261 g m⁻² d⁻¹) y la emisión baja (valores < 0,274 g m⁻² d⁻¹). El flujo de captura de CO₂ fue mayor en el segundo semestre del

periodo de estudio (valores $< -12,623 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y la emisión fue alta en el primer semestre (valores $< 17,734 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Figura 47). Las variaciones temporales de los flujos de CH_4 y CO_2 fueron significativamente diferentes en la estación Con Vegetación ($p = 0,00810$ $p < 0,05$) (Tabla 23).

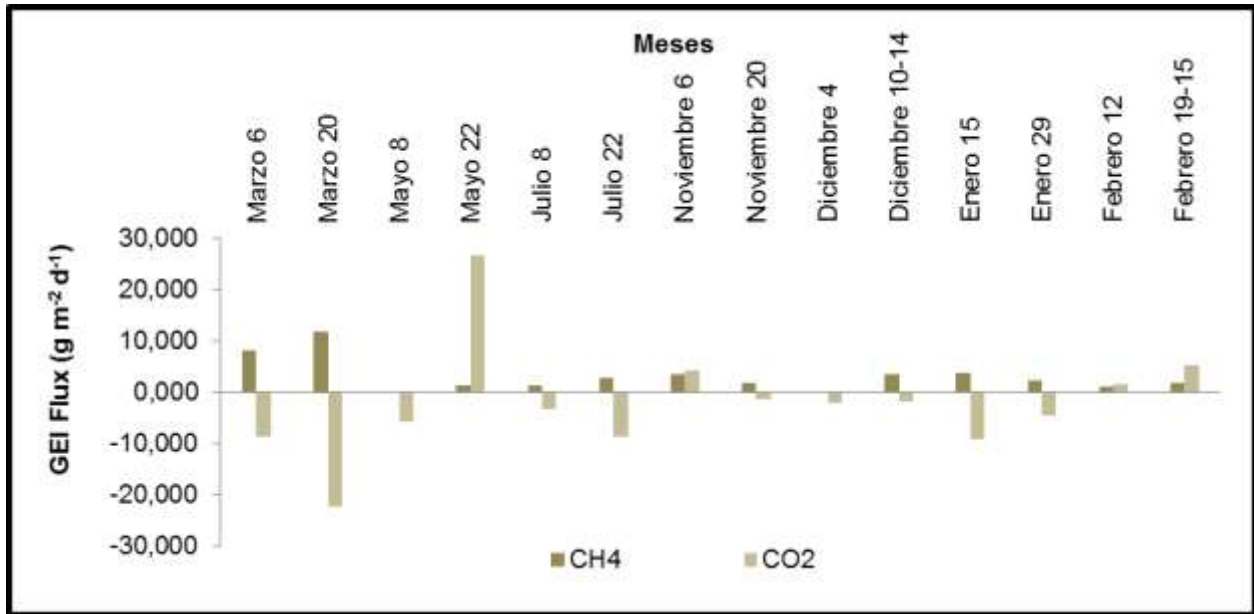


Figura 46. Variaciones temporales de los flujos de CH_4 y CO_2 en la estación Con Vegetación.

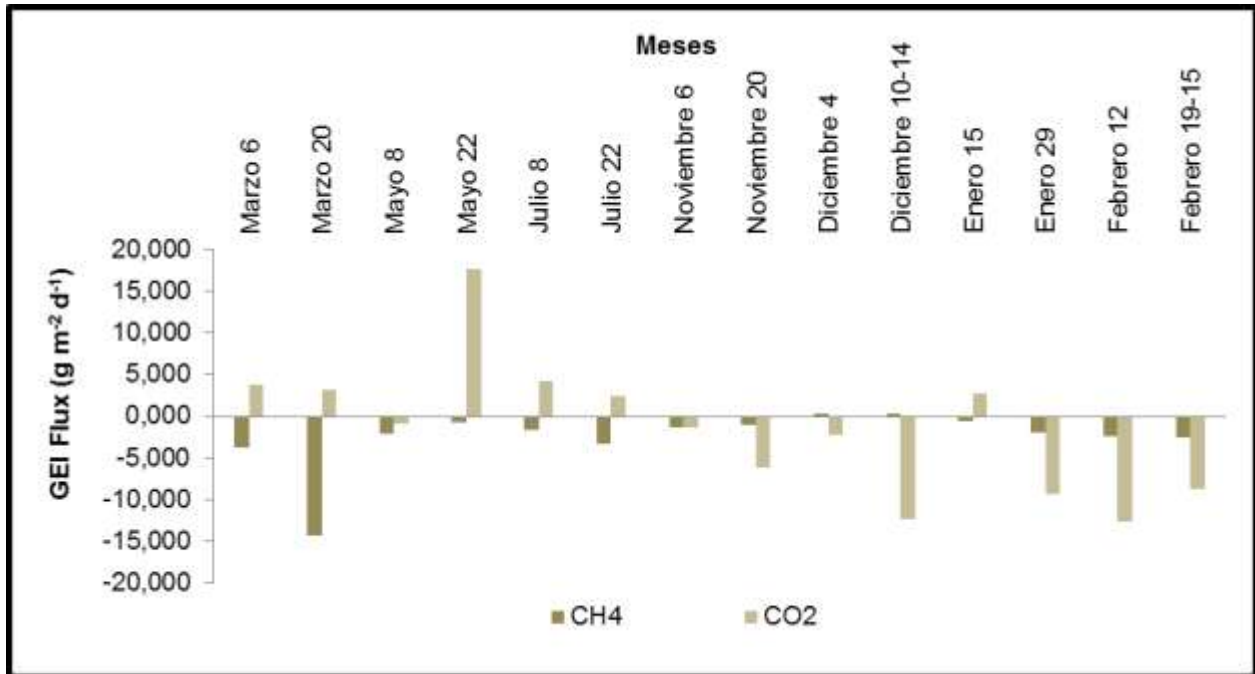


Figura 47. Variaciones temporales de los flujos de CH₄ y CO₂ en la estación Sin Vegetación.

Tabla 23. Variaciones temporales de los flujos de CH₄ y CO₂.

Estación muestreo	Variables	Profundidad estudio	Variaciones temporales
			p < 0,05
Con Vegetación	CH ₄	Superficie	0,00810
	CO ₂	Superficie	0,31026
Sin Vegetación	CH ₄	Superficie	0,16817
	CO ₂	Superficie	0,19200

Las correlaciones significativas entre la productividad primaria y el flujo de CO₂ fueron solamente en las estaciones Con Vegetación (r = **-0,607070**) y Sin Vegetación (r = **0,751934**) (Tabla 24).

Tabla 24. Correlaciones de la productividad primaria con los flujos de CH₄ y CO₂.

Variables	Estación muestreo	Variables correlacionadas	
		CH ₄ Flux	CO ₂ Flux
Productividad primaria	Con Vegetación	0,037528	-0,607070
	Sin Vegetación	-0,119075	0,751934

9. DISCUSIÓN

9.1 VARIACIONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA α

Los resultados encontrados sobre las variaciones espaciales y temporales de la productividad primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) y clorofila α (mg m^{-3}) mostraron diferencias en las estaciones de muestreo. Lo cual es consistente con lo reportado en otros ecosistemas acuáticos (Wissmar *et al.*, 1981; Margalef, 1983; Ramírez, 1991; Pinilla, 2009; Montoya y Aguirre, 2010).

La productividad primaria fue generalmente más alta en superficie. En el caso de la clorofila α en 1 DS fue ligeramente más alta que en superficie en la estación Sin Vegetación. Estas variaciones sugieren que la productividad primaria y la clorofila α están determinadas por cambios de la luz que contrastan en la columna de agua en la estación Sin Vegetación con la sombra de las plantas acuáticas en la estación Con Vegetación (Carpenter y Lodge, 1986). Este comportamiento influye en las respuestas de las algas, para aprovechar la luz en una columna de agua iluminada, que puede causar fotoinhibición, en el caso de las variaciones temporales de la clorofila α en la estación Sin Vegetación (Esteves, 1998; Falkowski y LaRoche, 1991; Bayley, 1995;

Williamson, 1995; Calijuri *et al.*, 1999). Los perfiles de clorofila a de Septiembre de 2014 a Febrero de 2015 fueron distribuciones teóricas de la productividad conocidas con base en la clorofila a en las estaciones de muestreo. Los resultados de los perfiles como de las variaciones espaciales y temporales de la clorofila a están determinando una clasificación trófica de eutrofia (Vollenweider, sf. en Naundorf, 2010).

El promedio de la productividad primaria por unidad de superficie ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) en las estaciones de muestreo ($3,35 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) fue mayor en relación con otros ecosistemas acuáticos (Tabla 25).

Tabla 25. Productividad primaria por unidad de superficie en ecosistemas acuáticos.

Ecosistemas acuáticos	Productividad primaria		Referencias
	Baja: $< 0,9 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ - Alta: $> 1 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (Daneri <i>et al.</i> , 2000)		
Embalse tropical hipereutrófico (Pao-Cachinche, Venezuela)	1,82		González <i>et al.</i> , 2004
Lago Castanho (Amazonas, Brasil)	1,5		Esteves (1998)
Lago Don Helvecio (Brasil)	0,18		Esteves (1998)
Ciénaga Grande de Santa Marta (Magdalena, Colombia)	4,63		Hernández y Gocke (1990)
Ciénaga Escobillitas (Córdoba, Colombia)	8,37		Montoya y Aguirre (2010)
Laguna de Guatavita (Cundinamarca, Colombia)	0,49		Zapata (2001)
Lago Boa (Amazonía colombiana)	0,6 y 2,3		Pinilla (2009)
Humedal Madrigal (Valle del Cauca, Colombia)	3,34		Investigación actual

9.2 CORRELACIONES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA a CON LAS VARIABLES DE ESTUDIO, Y EL MODELO LINEAL GENERALIZADO (MLG) REGRESIÓN MÚLTIPLE

Los resultados mostraron una correlación significativa de la productividad primaria con el oxígeno disuelto, lo que evidencia una interdependencia de la actividad fotosintética

de las algas y la disponibilidad de la luz en la columna de agua en la estación Sin Vegetación (Falkowski, 1980, 1984a; Cullen y Lewis, 1988; Martínez *et al.*, 2008). Mientras que, las correlaciones significativas de la productividad con la alcalinidad, nitritos, nitratos, Fe ferroso y Fe férrico en la estación Con Vegetación determinaron requerimientos de nutrientes para la productividad primaria (Mayer y Likens, 1987; Craft y Richardson, 1993; Reddy y DeLaune, 2008). El Modelo Lineal Generalizado (MLG) Regresión Múltiple confirma que las variables de más influencia en las variaciones espaciales y temporales de la productividad primaria fueron el oxígeno disuelto en la estación Sin Vegetación, la alcalinidad en la estación Con Vegetación, y en la clorofila α , la alcalinidad y los nitritos en la estación Con Vegetación. Se ha considerado que las entradas de materia y energía, tienen implicaciones directas en la ecología del humedal (Junk *et al.*, 1989; Junk, 1997; Thomaz *et al.*, 1997; Neiff, 1999; Tundisi, 2007) y contribuye significativamente a la alta productividad, usualmente, encontrada en humedales naturales (Junk y Welcomme, 1990; Carvalho *et al.*, 2001; Benassi, 2006; Granado y Henry, 2012).

9.3 VARIACIONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LOS FLUJOS DE CH₄ Y CO₂, Y CORRELACIONES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CLOROFILA α CON LOS FLUJOS DE CH₄ Y CO₂

Las variaciones espaciales de los flujos de CH₄ fueron significativamente diferentes en las estaciones de muestreo y se sustenta en las variaciones temporales significativas de CH₄ en la estación Con Vegetación. Las condiciones anóxicas prevalentes en esta estación facilitan la metanogénesis y emisión de CH₄ a la atmósfera en la estación Con

Vegetación, en contraste con la estación Sin Vegetación (Matson y Harriss, 1995; Belger *et al.*, 2011; Bernal, 2012; Zhu *et al.*, 2013; Marcelino *et al.*, 2015). Adicionalmente, la baja captura de CH₄ en la estación Con Vegetación mostró el efecto de las plantas que puede atenuar la emisión de CH₄ por la oxidación de este gas mediante el transporte y liberación de oxígeno disuelto desde las raíces localizadas en suelos anóxicos (Whalen, 2005; Altor y Mitsch, 2008). Las variaciones espaciales y temporales de los flujos de CO₂ fueron debido a las condiciones en las que el CO₂ está disponible en las estaciones de muestreo. Se ha sugerido que la difusión es la ruta primaria de las emisiones de CO₂, que influiría en la más alta emisión de CO₂ en la estación Con Vegetación comparada con la estación Sin Vegetación (Devol *et al.*, 1988; Engle y Melack, 2000). Al contrario de lo que se ha estudiado de la captura de carbono que dependerá del tipo de comunidad del humedal. Esto es, capturas más altas en comunidades de aguas abiertas que en zonas con vegetación (Bernal, 2012). Las emisiones de humedales son comúnmente de 100 mg m⁻² d⁻¹ (Whalen, 2005), siendo bajas comparadas con las emisiones promedio de CH₄ del presente estudio (Con Vegetación: 3,53 g m⁻² d⁻¹ y Sin Vegetación: 0,26 g m⁻² d⁻¹). En tanto que, las capturas y emisiones promedio de CH₄ y CO₂ de cuatro puntos de muestreo en la laguna de Sonso, Valle del Cauca fueron comparables (Gallardo y Nuñez, 2014), y similares a las capturas de CH₄ en las estaciones de muestreo del humedal Madrigal (Con Vegetación: -0,122 g m⁻² d⁻¹ y Sin Vegetación: -2,956 g m⁻² d⁻¹). Los flujos de CO₂ fueron más altos (Con Vegetación: 9,369 g m⁻² d⁻¹ y -6,798 g m⁻² d⁻¹ y Sin Vegetación: 5,693 g m⁻² d⁻¹ y -6,744 g m⁻² d⁻¹) e involucran permanentemente las condiciones en que se producen (Rudorff *et al.*, *sf*; Smith *et al.*, 2003; Chu, 2009; Mitsch, 2012; Mander

et al., 2014; Mitsch *et al.*, 2014; Roy *et al.*, 2014; Villa y Mitsch, 2014; Waletzko y Mitsch, 2014; Yang *et al.*, 2014; Villa y Mitsch, 2015). No obstante, las emisiones de CH₄ y CO₂ en las estaciones de muestreo del humedal Madrigal fueron menores comparadas con las emisiones del punto 1-influenciado por procesos de sedimentación del río Cauca en la laguna de Sonso (Canchala, 2014).

La correlación negativa entre la productividad primaria y los flujos de CO₂ mostró que hay captura de carbono a medida que disminuye el CO₂ en la estación Con Vegetación. A diferencia de la correlación positiva entre la productividad primaria y los flujos de CO₂ que indicó la disponibilidad de CO₂ en la columna de agua en la estación Sin Vegetación. Lo cual es debido a las entradas de este gas para la fotosíntesis y procesos biológicos en los sedimentos. El CO₂ es altamente soluble y las altas concentraciones pueden acumularse cerca de la interfase sedimento/agua, lo cual resulta en sobre saturación y liberación a la atmósfera. Se ha sugerido que el carbono orgánico disuelto del ambiente terrestre es una fuente importante de carbono en ambientes acuáticos (Huttunen *et al.*, 2002; Rantakari y Kortelainen, 2005), puesto que, es relevante la acumulación y secuestro de CO₂ en zonas con vegetación y donde las emisiones bajas de CH₄, por ejemplo, en ambientes salobres comparadas con las de humedales de agua dulce, cobra atención en el manejo y protección de los humedales (Drake *et al.*, 2015).

10. CONCLUSIONES

De acuerdo a los resultados obtenidos y objetivos planteados, se concluyó que:

- La productividad primaria fue alta en superficie debido a la disposición de la luz en la columna de agua en la estación Sin Vegetación y el efecto sombra de las plantas acuáticas en la estación Con Vegetación. La clorofila a fue alta en superficie en la estación Con Vegetación y a 1 DS en la estación Sin Vegetación.
- Las correlaciones de Spearman y los análisis del Modelo Lineal Generalizado (MLG) Regresión Múltiple de la productividad primaria y clorofila a con las variables de estudio, mostraron solamente la mayor influencia del oxígeno disuelto, y la alcalinidad, nitritos, nitratos, Fe ferroso y Fe férrico en las estaciones de muestreo, respectivamente.
- Las estaciones de muestreo fueron fuentes de captura y emisión de CH_4 y CO_2 en las estaciones de muestreo. La estación con Vegetación presentó los mayores flujos de CO_2 con baja captura y mayor emisión de CH_4 . Opuesto a la

estación Sin Vegetación con flujos de CO₂ altos, mayor captura y baja emisión de CH₄.

- Las correlaciones de Spearman de la productividad primaria con los flujos de CO₂ determinaron mayor captura de carbono en la estación Con Vegetación y procesos que participan en la emisión de carbono a la atmósfera. Mientras que, la disponibilidad de CO₂ en la columna de agua mostró flujos de captura y emisión similares en la estación Sin Vegetación.

11. RECOMENDACIONES

- Continuar con monitoreos de series de tiempo de más de un año con el fin de observar cambios importantes en la relación de la productividad primaria con los flujos de CH₄ y CO₂.
- Evaluar otros ambientes acuáticos como estanques piscícolas, lagunas alto andinas y embalses para establecer comparaciones de la productividad primaria y su relación con los flujos de CH₄ y CO₂.
- Procurar el manejo y conservación del humedal Madrigal en zonas con vegetación, considerado que fueron mayor fuente de captura y emisión de flujos de CO₂ que de CH₄.

12. BIBLIOGRAFÍA

Abril, G., Richard, S. y Guérin, F. (2006). In situ measurements of dissolved gases (CO₂ and CH₄) in a wide range of concentrations in a tropical reservoir using an equilibrator. *Science of the Total Environment* (354), pp. 246-251.

Ambientales 43. (2012). Revista Semestral de la Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional. ISSN 1409-2158. p. 87.

Alford, D. P., Delaune, R. D. y Lindau, C. W. (1997). Methane flux from Mississippi River deltaic plain wetlands. *Biogeochemistry* (37), pp. 227-236.

Altor, A. E. y Mitsch, W. J. (2008). Methane and Carbon Dioxide Dynamics in Wetland Mesocosms: Effects of Hydrology and Soils. *Ecological Applications* 18 (5), pp. 1307-1320.

Aselmann, I. y Crutzen, P. J. (1989). "Global Distribution of Natural Fresh-Water Wetlands and Rice Paddies, their Net Primary Productivity, Seasonality and Possible Methane Emissions", *Journal of Atmospheric Chemistry Papers* 8 (4), pp. 307-358.

Avnimelech, Y. y Ritvo, G. (2003). "Shrimp and fish pond soils: processes and management". *Aquaculture* (220), pp. 549-567.

Bayley, P. B. (1995). "Understanding large river-floodplain ecosystem". *BioScience* (45), pp. 153-158.

Belger, L., Forsberg, B. R. y Melack, J. M. (2011). Carbon dioxide and methane emissions from interfluvial wetlands in the upper Negro River basin, Brazil. *Biogeochemistry* (105), pp. 171-183.

Benassi, R.F. (2006). Dinâmica espaço-temporal de um sistema de áreas alagáveis na planície de inundação do Rio Jacupiranguinha, Vale do Ribeira de Iguape, SP. Ph.D. Thesis in Hydraulics and Sanitation, Universidade de São Paulo, São Carlos, p.191.

Benassi, R. F. (2007). *Dinâmica espaço-temporal de um sistema de áreas alagadas na planície de inundação do Rio Jacupiranguinha, Vale do Ribeira do Iguape, SP*. São Carlos: Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo [Tese de Doutorado em Hidráulica e Saneamento], p.191.

Benassi, R. F., Furtado, F. R. H. y Calijuri M. C. (2012). Space-temporal dynamics of limnological variables in a floodplain wetland locate at Ribeira do Iguape Valley (São Paulo, Brazil) at different hydrological periods. *Acta limnologica Brasiliensia* 24 (1), pp. 83-96.

Bergman, I., Klarquist, M. y Nilsson, M. (2000). Seasonal variation in rates of methane production from peat of various botanical origins: effects of temperature and substrate quality. *FEMS Microbiol. Ecol.* (33), pp. 181-189.

Bernal, B. (2012). Carbon Sequestration in Natural and Created Wetlands. Dissertation. Environment and Natural Resources Graduate Program. The Ohio State University. p.184.

Blodau, C. y Moore, T. R. (2002). Experimental response of peatland carbon dynamics to a water table fluctuation. *Aquatic Sciences* (65), pp. 47-62.

Bodelier, P. L. E. y Laanbroek, H. J. (2004). Nitrogen as a regulatory factor of methane oxidation in soils and sediments. *FEMS Microbiol. Ecol.* (47), pp. 65-277.

Boon, P. I. y Lee, K. (1997). Methane oxidation in sediments of a floodplain wetland in south-eastern Australia. *Lett. Appl. Microbiol.* (25), pp. 138-142.

Boyd, C. E. (2002). Estándares de la calidad del agua: Amoníaco de nitrógeno total. *Boletín nicovita camarón de mar.* 7 (Edición 01), p. 5.

Bridgham, S. D., Megonigal, J. P., Keller, J. K., Bliss, N. B y Trettin, C. (2006). The carbon balance of North American wetlands. *Wetlands* (26), pp. 889-916.

Bridgham S. D., Cadillo-Quiroz, H., Keller, J. K. y Zhuang, Q. (2013). Methane emissions from wetlands: biogeochemical, microbial and modeling perspectives from local to global scales. *Global Change Biology* (19), pp. 1325-1346.

Brower, J. E. y Zar, J. H. (1981). *Field and Laboratory methods for general ecology* 4th ed., WM.C Brown Publishers. Dubuque.

Calijuri, M. C., Deberdt, G. L. B. y Minoti, R. T. (1999). A produtividade primária pelo fitoplâncton na represa de Salto Grande (Americana-S.P.). En: Henry R. (Ed.). *Ecologia de reservatórios: Estrutura, função e aspectos sociais*. FAPESP, FUNDIBIO. Botucatu, Brasil. pp. 109-148.

Canchala, T. R. (2014). Generación de Gases de Efecto Invernadero en los sedimentos de un Humedal Natural Eutrofizado: Influencia de Nutrientes (N y P). Universidad del Valle, Facultad de Ingeniería-EIDENAR, Maestría en Ingeniería Énfasis en Ingeniería Sanitaria y Ambiental, Santiago de Cali. Tesis de Maestría. p.62.

- Carpenter, S. R. y Lodge, D. M. (1986). Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* (26), pp. 341-370.
- Casper, P., Maberly, S. C., Hall, G. H. y Bland, J. (2000). Fluxes of Methane and Carbon Dioxide from a Small Productive Lake to the Atmosphere. *Biogeochemistry* 49 (1), pp. 1-19.
- Carvalho, P., Bini, L. M., Thomaz, S. M., Oliveira, L. G., Robertson, B., Tavechio, W. L. G. y Darwisch, A. J. (2001). Comparative limnology of South American floodplain lakes and lagoons. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 23 (2), pp. 265-273.
- Craft, C. B. y Richardson, C. J. (1993). "Peat accretion and N, P, and organic C accumulation in nutrient enriched and unenriched Everglades peatlands". *Ecol. Appl.* (3), pp. 446-458.
- Christensen, T. R., Panikov, N., Mastepanov, M., Joabsson, A., Stewart, A., Oquist, M., Sommerkorn, M., Reynaud, S. y Svensson, B. (2003). Biotic control on CO₂ and CH₄ exchange in wetlands: a closed environment study. *Biogeochemistry* (64), pp. 337-354.
- Chu, S. (2009). Carbon Capture and Sequestration. *Science* (325), p. 1599.
- Cole, J. J., Caraco, N. F., Kling, G. W. y Kratz, T. K. (1994). Carbon dioxide supersaturation in the surface waters of lakes. *Science* (265), pp. 1568-1570.
- Collins, M. E. y Kuehl, R. J. (2000). Organic matter accumulation and organic soils. pp. 137-162. In: J. L. Richardson and M. J. Vepraskas (eds.). *Wetland soils: genesis, hydrology, landscapes and classification*. Lewis Publishers. Boca Raton, FL, USA.
- Cronk, J. K. y Fennessy, M. S. (2001). *Wetland plants: biology and ecology*. Lewis Publishers. Boca Raton, FL, USA.

Cullen, J. J. y Lewis, M. R. (1988). The Kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing. *J. Plankton Res.* (10), pp. 1039-63.

CVC, sf. Programa Manejo de Humedales de la Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca-CVC. Plan de Manejo Ambiental Humedal Madrigal Convenio CVC No. 043 de 2010. p. 386.

Dai, Z. H., Trettin, C. C, Li, C. S., Li, H., Sun, G. y Amatya, D. M. (2012). Effect of assessment scale on spatial and temporal variations in CH₄, CO₂, and N₂O fluxes in a forested wetland. *Water Air and Soil Pollution* (223), pp. 253-265.

Daneri, G., Dellarosa, V., Quiñones, R., Jacob, B., Montero, P. y Ulloa, O. (2000). Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Mar. Eco. Prog. Ser.*, (197), pp. 41-49.

Drake, K., Halifax, H., Adamowicz, S. C. y Craft, C. (2015). Carbon Sequestration in Tidal Salt Marshes of the Northeast United States. *Environmental Management* p. 13.

Denman, K. L., Brasseur, G., Chidthaisong, A., Ciais, P., Cox, P. M., Dickinson, R. E., Hauglustaine, D., Heinze, C., Holland, E., Jacob, D., Lohmann, U., Ramachandran, S., da Silva Dias, P. L., W. S. C. y Zhang, X. (2007). "Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry", Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Devol, A. H., Richey J. E., Clark W. A., King S. L. y Martinelli L. A. (1988). Methane emissions to the troposphere from the Amazon floodplain. *J. Geophys. Res.* (93), pp. 1583-1592.

Devol, A. H., Richey, J. E., Forsberg, B. R. y Martinelli, L. A. (1994). Environmental methane in the Amazon River floodplain. In: Mitsch WJ (ed) Global wetlands: Old world and new. Elsevier Science, Amsterdam, pp. 151-165.

Ding, W. X. y Cai, Z. C. (2007). Methane emission from natural wetlands in China: summary of years 1995-2004 studies. *Pedosphere* (17), pp. 475-485.

Downing, J. A., Prairie, Y. T., Cole, J. J., Duarte, C. M., Tranvik, L. J. y co-authors. (2006). The global abundance and size distribution of lakes, ponds and impoundments. *Limnol. Oceanogr.* (51), pp. 2388-2397.

Duan, X., Wang, X., Mu, Y. y Ouyang, Z. (2005). "Seasonal and diurnal variations in methane emissions from Wuliangsu Lake in arid regions of China", *Atmospheric Environment* (39), pp. 4479-4487.

Environmental Laboratory. (1987). Corps of engineers wetlands delineation manual. Technical report Y-87-1.U.S. Army EngineerWaterways Experiment Station. Vicksburg, MS, USA.

Engle, D. y Melack, J. M. (2000). Methane emissions from an Amazon floodplain lake: enhanced release during episodic mixing and during falling water. *Biogeochemistry* (51), pp. 71-90.

Esteves, F. (1998). Fundamentos de limnología. 2ª ed. Ed. Interciencia. Sao Paulo. p. 409.

Eswaran, H. E., Van den Berg, Reich, P. y Kimble, J. (1995). [Global soil carbon resources, in Soils and Global Change], CRC Press, Boca Raton, Fla., pp. 27-43.

Falkowski, P. G. (1980). Light-shade adaptation in marine phytoplankton. In: Falkowski, P. G. [Ed.] Primary Productivity in the Sea. Plenum Press, New York. pp. 99-119.

Falkowski, P. G. (1984a). Physiological responses of phytoplankton to natural light regimes. *J. Plankton Res.* (76), pp. 295-307.

Falkowski, P. G. y LaRoche J. (1991). Acclimation to spectral irradiance in algae. *J. Phycol.* (27), pp. 8-14.

Forster, P., Ramaswamy, P., Artaxo, P. et al. (2007). Changes in atmospheric constituents and in radiative forcing. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds. Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL), Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 129-234.

Friedman, J. B. (2009). Adaptación a los impactos del cambio climático en los humedales costeros del Golfo de México. Volumen II. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.

Gallardo, D. M. y Nuñez, T. R. S. (2014). Variación espacial de las emisiones de Gases de Efecto Invernadero (GEI) en un cuerpo acuático léntico eutrofizado: Caso de estudio Laguna de Sonso. Universidad del Valle, Facultad de Ingeniería, Escuela de los Recursos Naturales y del Ambiente, Programa Académico de Ingeniería Sanitaria y Ambiental, Santiago de Cali. p. 73.

Gauci, V., Matthews, E., Dise, N., Walter, B., Koch, D., Granberg, G. y Vile, M. (2004). Sulfur pollution suppression of the wetland methane source in the 20th and 21st centuries. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* (101), pp. 12583-12587.

González, E. J., Ortaz, M., Peñaherrera, C. y Matos, M. L. (2004). Fitoplancton de un embalse tropical hipereutrífico (Pao-Cachinche, Venezuela): abundancia, biomasa y producción primaria. *Interciencia* 29 (10), pp. 548-555.

GLOBE. (2005). ¿Por qué estudiar el suelo?. Actividad de aprendizaje. p. 4. http://www.globeargentina.com.ar/guia_del_maestro_web/hidrologia/protdetransparenciadeagua.pdf.

Gorham, E. (1991). "Northern Peatlands-Role. In: The Carbon-Cycle and Probable Responses to Climatic Warming". *Ecological Applications, Papers* 1 (2), pp. 182-195.

Graham, S. A., Craft., C. B., McCornick, P. V. y Aldous, A. (2005). Forms and accumulation of soil P in natural and recently restored peatlands-upper Klamath Lake, Oregon, USA. *Wetlands* (25), pp. 594-606.

Granado, C. D. y Henry R. (2012). Changes in abiotic characteristics of water in the Paranapanema River and three lateral lagoons at mouth the Jurumirim Reservoir during the flood period, São Paulo, Brazil. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 40 (1), pp. 79-89.

Guérin, F., Abril, G., Richard, S., Burban, B., Reynouard, C., Seyler, P. y Delmas, R. (2006). "Methane and carbon dioxide emissions from tropical reservoirs: significance of downstream rivers", *Geophysical Research Letters* (33), L21407.

Guérin, F., Abril, G., Serça, D., Delon, C., Richard, S., Delmas, R., Tremblay, A. y Varfalvy, L. (2007). Gas transfer velocities of CO₂ and CH₄ in a tropical reservoir and its river downstream. *Journal of Marine Systems* (66), pp. 161-172.

Hansen, J., Sato, M., Kharecha, P., Russell, G., Lea, D. W. y Siddall, M. (2007). Climate change and trace gases. *Philosophical Transactions of the Royal Society A-Mathematical Physical and Engineering Sciences* (365), pp. 1925-1954.

Hammer, D. A. (1992). *Creating freshwater wetlands*. Lewis Publishers. Chelsea, MI, USA.

Henry, R. (2003). Os ecótonos nas interfaces dos ecossistemas aquáticos: conceitos, tipos, processos e importância. Estudo de aplicação em lagoas marginais ao Rio Paranapanema na zona de sua desembocadura na represa de Jurumirim. In Henry, R., ed. *Ecótonos nas interfaces dos ecossistemas aquáticos*. São Carlos: Rima Editora. pp. 1-28.

Herbst, M., Friberg, T., Ringgaard, R. y Soegaard, H. (2011). Interpreting the variations in atmospheric methane fluxes observed above a restored wetland. *Agricultural and Forest Meteorology* (151), pp. 841-853.

Hernández, C. y Gocke, K. (1990). "Productividad primaria en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia". *Ant. Inst. Invest. Mar. Punta Betín*. (19), pp. 101-119.

Hernández, M. E. (2010). Suelos de humedales como sumideros de carbono y fuentes de metano. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A.C. Chapingo, México. *Terra Latinoamericana* 28 (2), pp. 139-147.

Holdridge, L. R. (1987). *Ecología basada en zonas de vida*. Trad. Por Humberto Jiménez Saa. 3 reimpresión. IICA. Colección Libros y Materiales Educativos No. 83 ISBN. 92 9039 131 6.

Houghton, J. T., Ding, Y., Griggs, D. J., Noguera, M., VanDerLinden, P. J., Dai, X., Maskell, K. y Johnson, C. A. (2001). *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, New York, NY, USA.

Houghton, R. A. (2005). Tropical deforestation as a source of greenhouse gas emissions. Brazil: Amazon Institute for Environmental Research. In: Tropical Deforestation and Climate Change. Edited by Paulo Moutinho and Stephan Schwartzman. pp. 13-21.

Huttunen, J. T., Väisänen, T. S., Heikkinen, M., Hellsten, S., Nykänen, H., Nenonen, O. y Martikainen, P. J. (2002). Exchange of CO₂, CH₄ and N₂O between the atmosphere and two northern boreal ponds with catchments dominated by peatlands or forests. *Plant Soil* (242), pp. 137-146.

Huttunen, J. T., Alm, J., Liikanen, A., Juutinen, S., Larmola, T., Hammar, T., Silvola, J. y Martikainen, P. J. (2003). Fluxes of Methane, carbon dioxide and nitrous oxide in boreal lakes and potential anthropogenic effects on the aquatic greenhouse gas emissions. *Chemosphere* 52 (3), pp. 609-621.

IPCC. (2001). Grupo Intergubernamental de Expertos sobre El Cambio Climático. Tercer Informe de Evaluación. Cambio climático 2001. La base científica. OMM, PNUMA. p. 94.

IPCC. (2007). Grupo Intergubernamental de Expertos sobre El Cambio Climático. Informe de síntesis. OMM, PNUMA. p. 114.

IPCC. (2014). Grupo Intergubernamental de Expertos sobre El Cambio Climático. Impactos, adaptación y vulnerabilidad. Resumen para responsables de políticas. Contribución del Grupo de Trabajo II al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre El Cambio Climático. OMM, PNUMA. p. 40.

Junk, W. J., Bayley, P. B. y Sparks, R. E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: Dodge D. P. (editor), Proceedings of the International Large

River Symposium. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Science* (106), pp. 110-127.

Junk, W. J. y Welcomme, R. I. (1990). Floodplains. In: Patten, B. C., ed. *Wetlands and shallow continental water bodies*. The Hague: SPB Academic. p. 772.

Junk, W. J. (1997). *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Berlin: Springer-Verlag. p. 520.

Juutinen, S., Rantakari, M., Kortelaine, P. et al. (2009). Methane dynamics in different boreal lake types. *Biogeosciences* (6), pp. 209-223.

Keddy, P. A. (2010). *Wetland ecology: principles and conservation*. 2, ilustrada ed. Cambridge University Press.

Kortelainen, P., Rantakari, M., Huttunen, J. T., Mattsson, T., Alm, J. y co-authors. (2006). Sediment respiration and lake trophic state are important predictors of large CO₂ evasion from small boreal lakes. *Glob. Change Biol.* (12), pp. 1554-1567.

Lasso, P. A. P. (2010). Cámaras estáticas para la estimación de emisiones de gases de efecto invernadero en lagunas de estabilización para el tratamiento de aguas residuales domésticas. p. 86.

Liikanen, A. F., Flök, L. y Martikainen, L. (2002). "Gas dynamics in eutrophic lake sediments affected by oxygen, nitrate, and sulfate", *J. Environ. Qual.* (31), pp. 338-349.

Liikanen, A., Huttunen, J. T., Murtoniemi, T., Tanskanen, H., Väisänen, T., Silvola, J., Alm, J. y Martikainen, P. J. (2003). "Spatial and seasonal variation in greenhouse gas and nutrient dynamics and their interactions in the sediments of a boreal eutrophic lake", *Biogeochemistry* (65), pp. 83-103.

- Maberly, S. C. (1996). Diel, episodic and seasonal changes in pH and concentrations of inorganic carbon in a productive lake. *Freshwater Biol.* (35), pp. 579-598.
- Marani, L. y Alvala, P. C. (2007). Methane emissions from lakes and floodplains in Pantanal, Brazil. *Atmospheric Environment* 41 (88), pp. 1627-1633.
- Margalef, R. (1983). Limnología. Ed. Omega. S. A. Barcelona. pp. 253-269.
- Mander, U., Maddison, M., Soosaar, K. y Karabelnik, K. (2011). The impact of pulsing hydrology and fluctuating water table on greenhouse gas emissions from constructed wetlands. *Wetlands* (31), pp. 1023-1032.
- Marcelino, A. A., Santos, M. A., Xavier, V. L., Bezerra, C. S., Silva, C. R. O., Amorim, M. A., Rodrigues, R. P. y Rogeiro, J. P. (2015). Diffusive emission of Methane and carbon dioxide from two hydropower reservoirs in Brazil. *Braz. J. Biol.* 75 (2), pp. 331-338.
- Martin, J., Hofnerr, E. y Quigley, M. F. (2003). Effects of *Typha latifolia* transpiration and harvesting on nitrate concentrations in surface water of wetland microcosms. *Wetlands* (23), pp. 835-844.
- Martínez, M. O. G., Rodríguez R. A., Lugo V. A. y Sánchez R. M. R. (2008). Composición y dinámica del fitoplancton en un lago urbano hipertrófico. *Hidrobiológica* 18 (1 Suplemento), pp. 1-13.
- Matson, P. A. y Harriss, R. C. (1995). Biogenic trace gases: measuring emissions from soil and water. Blackwell Science, Cambridge.
- Mayer, M. S. y Likens, G. E. (1987). "The importance of algae in a shaded headwater stream as food for an abundant caddisfly (Trichoptera)". *Journal of the North American Benthological Society* (6), pp. 262-269.

McMillan, A. M. S., Goulden, M. L. y Tyler, S. C. (2007). Stoichiometry of CH₄ and CO₂ flux in a California rice paddy. *Journal of Geophysical Research Biogeosciences* (112), G01008.

Megonigal, J. P., Hines, M. E. y Visscher, P. T. (2004). Anaerobic metabolism: Linkages to trace gases and aerobic processes. In: Schlesinger, WH. (Ed.). *Biogeochemistry* Oxford: Elsevier-Pergamon. pp. 317-424.

Miller, R. L. (2011). Carbon gas fluxes in re-established wetlands on organic soils differ relative to plant community and hydrology. *Wetlands* (31), pp. 1055-1066.

Mitsch, W. J. y Gosselink, J. G. (2000). *Wetlands*. 3rd ed. John Wiley and Sons. New York, NY, USA. p. 936.

Mitsch, W. J. y Gosselink, J. G. (2011). *Wetlands*. John Wiley & Sons.

Mitsch, W. J., Zhang, L., Waletzko E. y Bernal, B. (2014). Validation of the ecosystem services of created wetlands: Two decades of plant succession, nutrient retention, and carbon sequestration in experimental riverine marshes. *Ecological Engineering* (72), pp. 11-24.

Montoya, Y. y Aguirre N. (2010). Dinámica de la producción primaria fitoplanctónica en un lago tropical (ciénaga Escobillitas) a lo largo del pulso de inundación. *Rev. Fac. Ing. Univ. Antioquia* (55), pp. 76-89.

Moreno-Casasola, P. y Travieso-Bello, A. C. (2007). Los humedales. pp. 233-260. In: Moreno-Casasola, P. (ed.). Entornos Veracruzanos: la costa de la Mancha. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz, México.

Morrissey, L. A., Zobel, D. B. y Livingston, G. P. (1993). Significance of stomatal control on methane release from *Carex*-dominated wetlands. *Chemosphere* (26), pp. 339-355.

- Muñoz, I., Rodrigues, A. C., Camacho, A., González, J. M., Romaní A. M. y Sabater, S. (2009). Flujo de energía en el ecosistema fluvial. Producción primaria y Producción secundaria. Edición en español BBVA. p. 26.
- Naundorf, G. (2010). Versión final texto productividad. Material del curso Biótica Acuática I. Maestría en Recursos Hidrobiológicos Continentales. Universidad del Cauca. Popayán, Colombia. p. 122.
- Neiff, J. J. (1990). Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15 (1), pp. 424-441.
- Neiff, J. J. (1999). El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. In: Malvarez, A. I. y Kandus, P. eds. Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos. UNESCO. pp. 97-145.
- Neiff, J. J. (2001). Diversity in some tropical wetland systems of South America. In: GOPAL, B., JUNK, WJ. and DAVIS, JA., eds. *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers. (2), pp. 157-186.
- Mander, Ü., Dotro, G., Ebie, Y., Towprayoon, S., Chiemchaisri, C., Nogueira, S. F., Jamsranjav, B., Kasak, K., Truu, J., Tournebize, J. y Mitsch, W. J. (2014). Greenhouse gas emission in constructed wetlands for wastewater treatment: a review. *Ecological Engineering* (66), pp. 19-35.
- Peña, E. J., Sandoval, H., Zu Iga, O. y Torres, A. M. (2009). "Estimates of Carbon Reservoirs in High-Altitude Wetlands in the Colombian Andes", *Journal of Agriculture and Rural Development in the Tropics and Subtropics (JARTS)* (110), p. 115.
- Pinilla, A. G. A. (2009). Producción primaria en un lago de aguas claras de la Amazonía colombiana (Lago Boa). *Act. biol. Colomb.* 14 (2), pp. 21-30.

- Portielje, R. y Lijklema, L. (1995). Carbon dioxide fluxes across the air-water interface and its impact on carbon availability in aquatic systems. *Limnol. Oceanogr.* 40, 690-699.
- Ramírez, J. (1991). "Mediciones de la productividad primaria en ecosistemas acuáticos lénticos por el método de la botella clara y oscura". *Revista AINSA* pp. 21-39.
- Reddy, K. R. y DeLaune, R. D. (2008). Biogeochemistry of wetlands. By Taylor & Francis Group, LLC. CRC Press is an imprint of Taylor & Francis Group, an Informa business. p. 806.
- Rantakari, M. y Kortelainen, P. (2005). Interannual variation and climatic regulation of the CO₂ emission from large boreal lakes. *Glob. Change Biol.* (11), pp. 1368-1380.
- Rejmankova, E. y Houdkova, K. (2006). Wetland plant decomposition under different nutrient conditions: what is more important, litter quality or site quality? *Biogeochemistry* (80), pp. 245-262.
- Repo, M. E., Huttunen, J. T., Naumov, A. V., Chichulin, A. V., Lapshina, E. D., Bleuten, W. y Martikainen, P. J. (2007). Release of CO₂ and CH₄ from small wetland lakes in western Siberia. *Tellus* (59B), pp. 788-796.
- Ribeiro O., D, M., Álvarez C. M., Riobos, P. y Cirujano, S. (2004). Descomposición de helófitos en un humedal semiárido hipertrófico. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* (61), pp. 53-61.
- Roulet, N. T. y Moore, T. R. (1995). The effect of forestry drainage practices on the emission of methane from northern peatlands. *Can. J. For Res.* 25 (3), pp. 491-499.
- Roulet, N. T. (2000). Peatlands, carbon storage, greenhouse gases, and the Kyoto Protocol: prospects and significance for Canada. *Wetlands* (20), pp. 605-615.

Roy Chowdhury, Mitsch, T. W. J. y Dick, R. (2014). Seasonal methanotrophy across a hydrological gradient in a freshwater wetland. *Ecological Engineering* (72), pp. 116-124.

Rudorff, C. M., Melack, J. M., MacIntyre, S., Barbosa, C. C. F., Evely, M. y Novo, L. M. sf. Seasonal and spatial variability of CO₂ emission from a large floodplain lake in the lower Amazon. *In Press*. p. 36.

Sabine, C. y Coauthors. (2004). Current status and past trends of the global carbon cycle. The Global Carbon Cycle: Integrating Humans, Climate, and the Natural World, C. Field and M. Raupach, Eds., SCOPE Series, (62), Island Press, pp. 17-44.

Schrier-Uijl A. P., Kroon, P. S., Leffelaar, P. A. et al. (2009a). Methane emissions in two drained peat agro-ecosystems with high and low agricultural intensity. *Plant Soil*. doi:10.1007/s11104-009-0180-12009.

Schrier-Uijl A. P., Kroon, P. S., Hensen, A. et al. (2009b). Comparison of chamber and eddy covariance based CO₂ and CH₄ emission estimates in a heterogeneous grass ecosystem on peat. *Agric For Meteorol*. doi:10.1016/j.agrformet.2009.11.007.

Schrier-Uijl, A. P., Veraart, A. J., Leffelaar, P. A., Berendse F. y Veenendaal, E. M. (2011). Release of CO₂ and CH₄ from lakes and drainage ditches in temperate wetlands, *Biogeochemistry* (102), pp. 265-279.

Smialek, J., Bouchard, V., Lippman, B., Quigley, M., Granata, T., Martin, J. y Brown, L. (2006). Effect of a woody (*Salix nigra*) and an herbaceous (*Juncus effusus*) macrophyte species on methane dynamics and denitrification. *Wetlands* (26), pp. 509-517.

Smith, K. A., Ball, T., Conen, F., Dobbie, K. E., Massheder J. y Rey, A. (2003). Exchange of greenhouse gases between soil and atmosphere: interactions of soil

physical factors and biological processes. *European Journal of Soil Science* (54), pp. 779-791.

Smith, T. M. y Smith, R. L. (2007b). *Ecología*. Pearson Educación.

Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B, Tignor, M. y Miller, H. L. (eds). (2007). *Climate change: the physical science basis*. Cambridge University Press, Cambridge.

Strack, M. y Waddington, J. M. (2008). Spatiotemporal variability in peatland subsurface methane dynamics. *Journal of Geophysical Research* (113), G02010.

Tauchnitz, N., Brumme, R., Bernsdorf, S. y Meissner, R. (2007). Nitrous oxide and methane fluxes of a pristine slope mire in the German National Park Harz Mountains. *Plant Soil* (303), pp. 131-138.

Thomaz, S. M. Roberto, M. C. y Bini, L. M. (1997). Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: Vazzoler, A. E. M., Agostinho, A. A. y Hahn, N. S. eds. *A planície de inundação do alto Rio Paraná: Aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá: Editora da Universidade Estadual de Maringá. pp. 73-102.

Tundisi, J. G. (2007). Exploração do potencial hidrelétrico da Amazônia. *Estudos Avançados* 21 (59), pp. 109-116.

Turetsky, M. R., Manning, S. W. y Wieder, K. R. (2004). Dating recent peat deposits. *Wetlands* (24), pp. 324-356.

USDA, NRCS (United States Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service). (2006). *Field indicators of hydric soils in the United States*.

Version 6.0. G. W. Hurt and L. M. Vasilas (eds.). USDA, NRCS in cooperation with the National Technical Committee for Hydric Soils. Washington, DC, USA.

Vann, C. D. y Megonical, P. (2003). Elevated CO₂ and water depth regulation of methane emissions: comparison of woody and non-woody wetland plant species. *Biogeochemistry* (63), pp. 117-134.

Villa, J. A. y Mitsch, W. J. (2014). Methane emissions from five wetland plant communities with different hydroperiods in the Big Cypress Swamp region of Florida Everglades. *Ecohydrology & Hydrobiology* (14), pp. 253-266.

Villa, J. A. y Mitsch, W. J. (2015). Carbon sequestration in different wetland plant communities in Southwest Florida. *International Journal for Biodiversity Science, Ecosystems Services and Management* (11), pp. 17-28.

Waletzko, E. y Mitsch, W. J. (2014). Methane emissions from wetlands: An in situ side-by-side comparison of two static accumulation chamber designs. *Ecological Engineering* (72), pp. 95-102.

Walter, K. M., Smith, L. C. y Chapin, F. S. (2007). Methane bubbling from northern lakes: present and future contributions to the global methane budget. *Phil. Trans. R. Soc.* (365), pp. 1657-1676.

Wang, Z., Zeng, D. y Patrick, W. H. (1996). Methane emissions from natural wetlands. *Environmental Monitoring and Assessment* 42 (1-2), pp. 143-161.

Wang, Z. P. y Han, X. G. (2005). Diurnal variation in methane emissions in relation to plants and environmental variables in the Inner Mongolia marshes. *Atmospheric Environment* 39 (34), pp. 6295-6305.

- Welsh, M. y Yavitt, J. B. (2007). Microbial CO₂ production, CH₄ dynamics and nitrogen in a wetland soil (New York State, USA) associated with three plant species (*Typha*, *Lythrum*, *Phalaris*). *Eur. J. Soil Sci.* (58), pp. 1493-1505.
- Wetzel, R. G. y Likens, G. E. (1991). *Limnological Analysis*. Ed. Springer-Verlag. New York. pp. 207-235.
- Whalen, S. C. (2005). Biochemistry of methane exchange between natural wetlands and the atmosphere. *Environ. Eng. Sci.* (22), pp. 73-93.
- Whiting, G. J. y Chanton, J. P. (2001). Greenhouse carbon balance of wetlands: methane emission versus carbon sequestration. *Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology* (53), pp. 521-528.
- Williamson, C. E. (1995). ¿What role does UV-B radiation play in freshwater ecosystems?. *Limnol. Oceanogr.*, 40 (2), pp. 386-392.
- Wissmar, R. C., Richey, J. E., Stallard, R. F. y Edmond, J. M. (1981). Plankton Metabolism and Carbon Processes in the Amazon River, Its Tributaries, and Flood plain Waters, Peru-Brazil, May-June 1977. *Ecology* 62 (6), pp. 1622-1633.
- Xing, Y., Xie, P., Yang, H., Ni, L., Wang Y. y Rong, K. (2005). Methane and carbon dioxide fluxes from a shallow hypereutrophic subtropical lake in China. *Atmospheric Environment* 39 (30), pp. 5532-5540.
- Yang, L., Lu, F., Zhou, X., Wang, X., Duan, X. y Sun, B. (2014). Progress in the studies on the greenhouse gas emissions from reservoirs. *Acta Ecologica Sinica* (34), pp. 204-212.

Zapata, A. M. (2001). *Variaciones diarias y mensuales de la producción primaria en un lago andino (Lago de Guatavita-Cundinamarca)*. Tesis de Maestría. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. pp. 33-34.

Zhuang, Q., Melillo, J. M., Sarofim, M. C. et al. (2006). CO₂ and CH₄ exchanges between land ecosystems and the atmosphere in northern high latitudes over the 21st century. *Geophysical Research Letters*, 33, L17403.doi: 10.1029/2006gl026972.

Zhu, N., An, P., Krishnakumar, B., Zhao, L., Sun, L., Mizuochi M. y Inamori, Y. (2007). Effect of plant harvest on methane emission from two constructed wetlands designed for the treatment of wastewater. *J. Environ. Manage.* (85), pp. 936-943.

Zhu, X., Zhuang, Q., Zhangcai, Q., Glagolev, M. y Song, L. (2013). Estimating wetland methane emissions from the northern high latitudes from 1990 to 2009 using artificial neural networks. *Global Biogeochemical Cycles* (27), pp. 1-13.