

## METABOLISME ECOSISTÈMIC DE L'ESTANY DE BANYOLES

---

Nom estudiant: Lúdia Coll Hernández

Correu electrònic: lidiacoll99@gmail.com

Grau en: Biologia

Nom del tutor: Dr. Xavier de Quintana Pou

Correu electrònic: xavier.quintana@udg.edu

## AGRAÏMENTS

Primer de tot vull destacar el treball del grup de Recerca de limnologia de llacunes i zones humides del Mediterrani. En especial, vull donar les gràcies a en Xavi, tutor del treball, per les llargues i nombroses reunions i per fer-me de guia durant tot el camí. També m'agradaria agrair l'ajuda que m'ha proporcionat la Maria Bas en el tractament de les dades. Finalment, gràcies a tots aquells que en algun moment m'han donat la confiança i el suport quan ho he necessitat.

# ÍNDEX

RESUM	4
RESUMEN	5
ABSTRACT	6
1. INTRODUCCIÓ	7
2. OBJECTIVES	10
4. METODOLOGIA	11
4.1. Àrea d'estudi	11
4.2. Mostreig de les dades	12
4.3. Estimacions de metabolisme ecosistèmic	12
4.4. Anàlisi estadística	14
4.5. Ètica i sostenibilitat	14
5. RESULTATS	16
6. DISCUSSIÓ	22
7. CONCLUSIONS	26
8. BIBLIOGRAFIA	27

## RESUM

L'estudi del metabolisme d'un ecosistema lacustre ens dona una estimació de l'estat en el qual es troba la conca hidrogràfica. En aquest treball, es calculen les taxes metabòliques de producció i respiració a l'Estany de Banyoles durant el cicle anual de 2021, amb l'objectiu de quantificar el metabolisme del llac, descriure'n l'estat tròfic i valorar la seva contribució en el cicle del carboni. Es van col·locar sondes al llac que recollien dades d'alta freqüència d'oxigen, conductivitat i temperatura, cada 10 minuts. Les taxes es van calcular a partir de la modificació de models Bayesianes aplicats a masses d'aigua lèntiques.

La mitjana de producció bruta anual i de respiració és de 0.171 i 0.186 mg O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup> dia<sup>-1</sup>, respectivament. S'inclou dins la classificació de llacs oligo-mesotròfics a causa de la baixa concentració de nutrients i biomassa de fitoplàncton, però comparat amb altres sistemes, presenta taxes metabòliques intermèdies entre llacs oligotròfics i llacs eutròfics. S'ha de tenir en compte que el càlcul del metabolisme integrat a tota la columna d'aigua (mg O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> dia<sup>-1</sup>) es pot subestimar, atès que les mostres es recullen només en superfície i la llum pot penetrar molt per sota de la capa mixta, i donar lloc a producció primària considerable en aigües més profundes. El patró de producció va concordar amb el model proposat per Legendre (1981), coincidint en un pic de producció a inicis de primavera. Tanmateix, altres valors alts de producció es poden donar durant el cicle anual, atribuïbles a aportacions externes de nutrients, provinents de les precipitacions o del contorn del llac. El balanç entre la producció i la respiració del sistema és lleugerament negatiu, però tenint en compte la desviació estàndard, no podem concloure que sigui diferent de 0. Malgrat això, el llac es comporta segurament de manera més heterotròfica, ja que aquests mètodes no estimen la respiració anaeròbica, important en zones més profundes.

## RESUMEN

El estudio del metabolismo de un ecosistema lacustre nos da una estimación del estado en el que se encuentra la cuenca hidrográfica. En este trabajo, se calculan las tasas metabólicas de producción y respiración en el Lago de Banyoles durante el ciclo anual de 2021, con el objetivo de cuantificar el metabolismo del lago, describir su estado trófico y valorar su contribución en el ciclo del carbono. Se colocaron sondas en el lago que recogían datos de alta frecuencia de oxígeno, conductividad y temperatura, cada 10 minutos. Las tasas se calcularon a partir de la modificación de modelos Bayesianos aplicados a masas de agua lénticas.

La media de producción bruta anual y de respiración es de 0.171 y 0.186 mg O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>, respectivamente. Se incluye dentro de la clasificación de lagos oligo-mesotróficos debido a la baja concentración de nutrientes y biomasa de fitoplancton, pero comparado con otros sistemas, presenta tasas metabólicas intermedias entre lagos oligotróficos y lagos eutróficos. Se debe tener en cuenta que el cálculo del metabolismo integrado en toda la columna de agua (mg O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) se puede subestimar, dado que las muestras se recogen sólo en superficie y la luz a menudo puede penetrar muy por debajo de la capa mixta y dar producción primaria considerable en aguas más profundas. El patrón de producción concordó con el modelo propuesto por Legendre (1981), coincidiendo en un pico primaveral temprano de producción. Sin embargo, otros valores altos de producción pueden aparecer durante el ciclo anual, atribuibles a aportaciones externas de nutrientes, provenientes de las precipitaciones o del contorno del lago. El balance entre la producción y la respiración del sistema es ligeramente negativo, pero teniendo en cuenta la desviación estándar, no podemos concluir que sea diferente de 0. Sin embargo, el lago se comporta seguramente de forma más heterotrófica, ya que estos métodos no estiman la respiración anaeróbica, importante en zonas más profundas.

## ABSTRACT

The study of the metabolism of a lake ecosystem gives us an estimate of the state of the watershed. In this work, the metabolic rates of production and respiration in the Banyoles Lake were calculated during the annual cycle of 2021, with the aim of quantifying the metabolism of the lake, describing its trophic state and assessing its contribution into the carbon cycle. Sounding lines were placed in the lake to compile high-frequency oxygen, conductivity, and temperature data, which were collected once a month. Rates were calculated from the modification of Bayesian models applied to lentic water bodies.

The average annual gross production and respiration is  $0.171$  and  $0.186 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ day}^{-1}$ , respectively. It is included in the classification of oligo-mesotrophic lakes due to the low concentration of nutrients and phytoplankton biomass, but compared to other systems, it has intermediate metabolic rates between oligotrophic and eutrophic lakes. It should be noted that calculation of the metabolism integrated in the whole water column ( $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ) can be underestimated, since the samples are collected only on the surface and light often can penetrate below the mixed layer, so that there is considerable primary production in deeper waters. The production pattern agreed with the model proposed by Legendre (1981), coinciding with an early spring peak of production. However, other high production values can appear during the annual cycle, attributable to external contributions of nutrients, coming from rainfall or the surroundings of the lake. The balance between production and respiration of the system is slightly negative, but given the standard deviation, we cannot conclude it is different from 0. Despite this, the lake certainly behaves more heterotrophically, as these methods do not estimate anaerobic respiration, important in deeper areas.

# 1. INTRODUCCIÓ

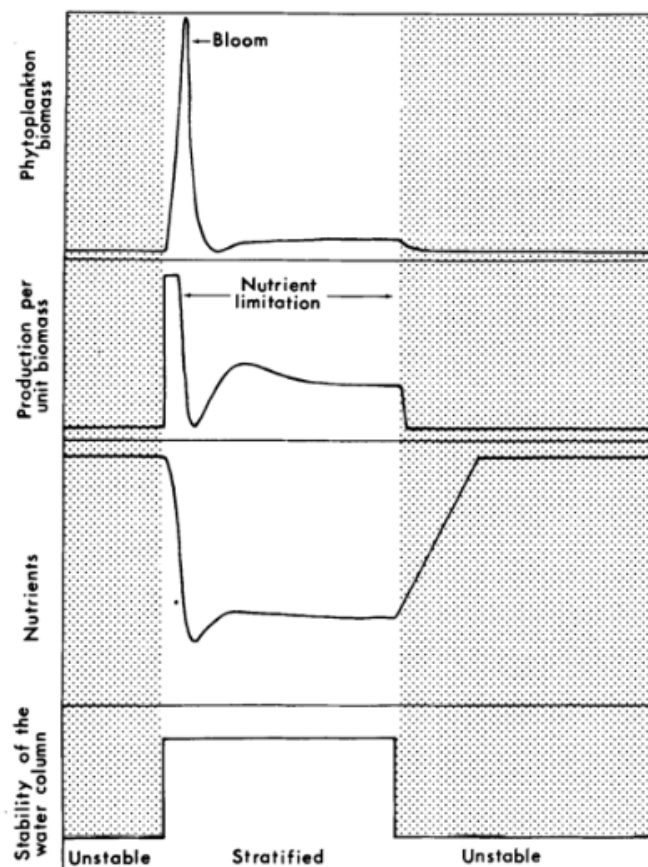
L'Estany de Banyoles ha estat un punt d'interès per molts ecòlegs i limnòlegs. Des dels primers estudis realitzats per Margalef (1946) i més endavant Planas (1973), Roget (1986), García-Gil et al. (1990), Rieradevall & Prat (1991), Casamitjana et al. (2006), entre altres, han permès detallar tant els processos fisicoquímics i ecològics com la fauna i vegetació que habita el llac. El llac en qüestió és d'origen càrstic i rep les seves aigües majoritàriament per filtracions subterrànies, però l'aportació de nutrients principals es dona a partir d'escorrenties superficials que hi arriben (García-Gil et al., 1990). L'estany té un patró d'estratificació monomíctic tot i que algunes cubetes es comporten de manera meromíctica (Guerrero et al., 1978). Malgrat el gran ventall d'estudis desenvolupats en aquest sistema lacustre, l'estudi del metabolisme ecosistèmic ha quedat exclòs. En el context actual de canvi climàtic, l'escalfament està augmentant la temperatura de l'aigua superficial dels llacs (Dokulil et al., 2021), la qual cosa resulta en períodes d'estratificació tèrmica més llargs i estables (Butcher et al., 2015; Woolway et al., 2021). Quantificar l'assimilació i transformació de l'energia en un ecosistema és crític per a la comprensió dels fluxos d'energia, el cicle dels nutrients i l'estat tròfic d'aquest (Lindeman, 1942; Holtgrieve et al., 2010). La necessitat de comprendre el metabolisme i la seva variabilitat va més enllà del seu interès intrínsec, ja que les fluctuacions interanuals podrien ser una eina per comprendre fenòmens observats en diferents escales de temps (Jassby et al., 1990).

Els mètodes basats en els canvis d'oxigen per a calcular les taxes metabòliques ja es van utilitzar per Sargent & Austin (1949) en l'estudi d'esculls de corall, però no va ser fins a l'any 1955 que els germans Odum el van aplicar a una gran varietat d'ecosistemes aquàtics, entre ells els llacs (Odum & Odum, 1995; Odum, 1956, 1957). El desenvolupament tecnològic recent ha permès automatitzar les sondes emprades en aquests estudis, facilitant la mesura contínua de les concentracions d'oxigen dissolt (DO) i els paràmetres físics i químics amb precisió (Staeher et al., 2010). La tècnica d'oxigen dissolt suposa que els canvis en la concentració d'oxigen d'una massa d'aigua reflecteixen l'equilibri entre la producció fotosintètica i el consum respiratori. S'assumeix, doncs, que la producció d'oxigen mitjançant la fotosíntesi només es produeix durant el dia, mentre

que el consum de DO es produeix durant tot el període i és l'únic procés metabòlic que es produeix a la nit (Staehr et al., 2010). Així doncs, en un sistema, la producció primària bruta (GPP) és la taxa de producció de matèria orgànica mitjançant la fotosíntesi i ER (també anomenada respiració ecosistèmica) representa el consum total de matèria orgànica mitjançant la respiració aeròbica, subministrada per fonts tant dins (autòctones) com fora (al·lòctones) del medi en qüestió (Mulholland et al., 2001). NEP, també conegut com a producció neta de l'ecosistema, és l'equilibri entre GPP i ER i representa el balanç metabòlic total de l'ecosistema (Staehr et al., 2012). Aquestes mesures metabòliques incorporen l'activitat de tots els organismes fotosintètics aeròbics, per tant, és una aproximació molt bona per fer comparacions entre diferents sistemes (Odum, 1956; Mulholland et al., 2001).

La producció en un llac es regeix pel model proposat per Legendre (1981) i varia en funció de la llum que hi arriba i els nutrients disponibles. Durant l'època de barreja el fitoplàncton està limitat per l'arribada de llum atès que aquest es mou per tota la columna d'aigua. Mentre que en l'època de màxima estratificació la producció està limitada per la manca de nutrients, que es troben a les capes més profundes del llac. És, però, a l'inici de l'època d'estratificació quan apareix un pic de producció que decreix ràpidament degut a l'esgotament de nutrients i només es manté producció en funció de la regeneració d'aquests (Figura 1). Segons aquest model es dona únicament un pic de producció. Aquest fet es compleix en grans llacs, però en llacs petits o a les zones litorals d'aquests es poden donar pics de producció en altres moments del cicle vinculats a aportacions de nutrients externes.





*Figura 1: Model simplificat de producció fitoplanctònica (Legendre, 1981).*

Durant molts anys els sistemes aquàtics continentals s'han considerat negligibles en el cicle global del carboni a causa de la seva petita cobertura en comparació amb els oceans. No va ser fins Cole et al. (2007) que van demostrar que una fracció significativa del carboni que entra en aquests sistemes, o bé s'emmagatzema permanentment o bé s'allibera a l'atmosfera. Determinar si un llac actua com a font o embornal de carboni es limita als valors de producció neta totals (Cole et al., 2007; Nöges et al., 2016). En llacs, la respiració ecosistèmica sovint excedeix la producció primària bruta perquè una part del carboni orgànic és importat dels ecosistemes terrestres (Del Giorgio & Peters, 1994). Així, se sap que el rol dels llacs en el cicle global del carboni és desproporcionadament gran en relació amb la superfície que ocupen al planeta (Tranvik et al., 2009). Molts estudis d'aquest tema constaten que la majoria dels llacs del món estan sobresaturats amb CO<sub>2</sub> (Cole et al., 1994).

## 2. OBJECTIVES

The main objective of the present study is to analyse the ecosystem metabolism of the Banyoles Lake. This main objective can be divided in three specific objectives:

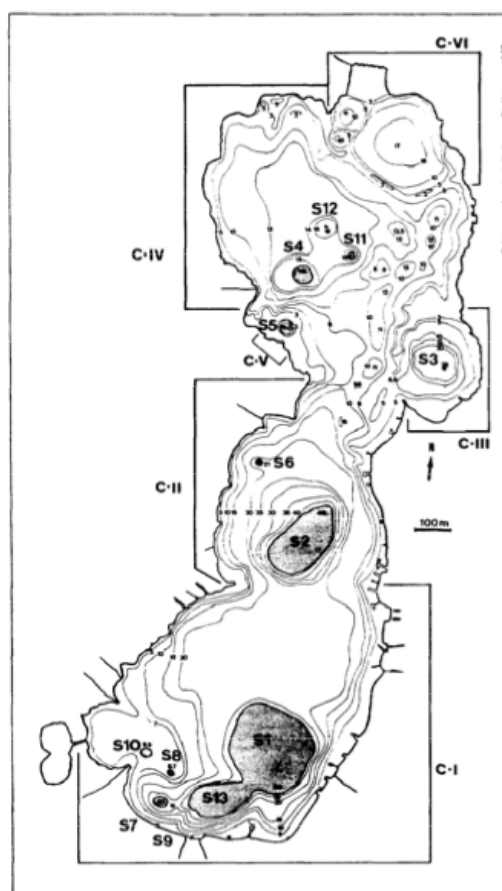
1. To determine seasonal metabolic dynamics by quantifying aquatic metabolism, through high-frequency DO concentration, during the 2021 annual cycle.
2. To resolve the trophic status of the lake by comparing the values collected from other studies of the metabolism of different lake systems.
3. To analyse the net production of the ecosystem to determine if the Banyoles Lake behaves as a source or a sink of CO<sub>2</sub>.

### 3. METODOLOGIA

#### 3.1. Àrea d'estudi

L'Estany de Banyoles és d'origen tectònic-càrstic i és considerat el conjunt càrstic més extens de la Península Ibèrica (Morellón et al., 2014). Es localitza al NO de la província de Girona (42°07N, 2°45E), ubicat a la comarca del Pla de l'Estany. La zona presenta un clima Mediterrani humit amb unes precipitacions anuals de 750mm i una temperatura mitjana anual de 15°C. La mitjana màxima de temperatures és de 23°C durant els mesos de juliol i agost i la mínima és de 7°C durant l'hivern. Les precipitacions mínimes mensuals són de 10mm i es registren durant els mesos d'estiu i al desembre (Revelles, 2021). El llac té una àrea de 1.12 km<sup>2</sup> i pren forma de vuit. El volum d'aigua que suporta el llac és de 0.016 km<sup>3</sup> (Moreno-Amich & Garcia-Berthou, 1989; Casamitjana et al., 2006).

Està compost per dos lòbuls, nord i sud (Pèrez-Obiol & Julià, 1994; Serra et al., 2005) on hi trobem 6 cubetes principals (C-I a C-VI a la Figura 2). El subministrament d'aigua al llac és essencialment per filtracions subterrànies (Colomer et al., 2001) (S1 a S12 a la Figura 2), típica hidrologia de llacs càrstics. Es va definir com a oligotròfic per Planas l'any 1973, però l'any 2000, García-Berthou & Moreno-Amich el van classificar com a mesotròfic. Així mateix, es qualifica de llac meromíctic, tot i que en capes superficials es comporta com a monomíctic (Roget, 1986; Miracle, 2006)



**Figura 2:** Mapa batimètric de l'estany de Banyoles. C: cubetes, S: surgències (Moreno-Amich & Garcia-Berthou, 1989)

### 3.2. Mostreig de les dades

Per mesurar el metabolisme al llarg d'un cicle anual (2021), es va col·locar una sonda DO òptica (MiniDOT, PME, EUA) anclada a una boia al punt central de l'estany, a una fondària d'1 metre des de la superfície. La sonda d'oxigen mesurava la concentració d'oxigen dissolt en l'aigua ( $\text{mg L}^{-1}$ ), la saturació DO (%) i la temperatura de l'aigua ( $^{\circ}\text{C}$ ) cada 10 minuts. La salinitat es va mesurar utilitzant una sonda CTD (Aquistar CT2X), lligada a la mateixa boia, i s'obtenien dades de conductivitat ( $\text{mS cm}^{-1}$ ) també cada 10 minuts. Les dades d'aquestes dues sondes es recollien un cop al mes, moment en el qual també es netejaven.

Per a l'estratificació del llac es va utilitzar valors mensuals mesurats a cada metre de fondària, que es van interpolar a dades diàries, i es va fer ús també de la fondària mínima a la qual se situa el llot durant els anys (ambdues dades són extrems de <https://meteolestartit.cat/banyoles/>). Les dades meteorològiques que es van emprar van ser pressió atmosfèrica (hPa), velocitat del vent ( $\text{m S}^{-1}$ ) i precipitació acumulada (mm) de l'estació meteorològica AEMET de Banyoles i, irradiància de llum ( $\text{l; W m}^{-2}$ ) de l'estació meteorològica de Mas Badia (La Tallada d'Empordà).

### 3.3. Estimacions de metabolisme ecosistèmic

En aquest estudi, es va utilitzar una modificació del programa BAYesian Single-Station Estimation (BASE) (Grace et al., 2015), per a la seva aplicació en masses d'aigua lèntiques (Staeher et al., 2012; Song et al., 2016; Giling et al., 2017; Bas-Silvestre et al., 2020). L'equació primària del model és:

$$[\text{DO}]_{t+1} = [\text{DO}]_t + A \times \text{PAR}_t^p - \text{ER}_{\bar{T}}(\theta^{T_t - \bar{T}}) - k_t \frac{(\text{DO}_{\text{eq}_t} - \text{DO}_t)}{Z_{\text{mix}}} \pm \text{Adv}$$

on  $[DO]_t$  i  $[DO]_{t+1}$  corresponen als canvis en la concentració d'oxigen en dos instants de temps consecutius i el subíndex  $t$  fa referència a un interval de temps, en el nostre cas de 10 minuts. L'equació està composta de 4 termes indicats en diferents colors. El primer terme (color blau) fa referència a la Producció Primària Bruta (Gross Primary Production, GPP) com a  $A \times PAR_t^p$ ; on  $A$  és una constant diària que representa la producció primària per unitat quàntica de llum,  $PAR$  es la radiació fotosintèticament activa (amb una longitud d'ona de 400-700 nm, en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{S}^{-1}$ ) que arriba a la superfície del llac i l'exponent  $p$  és el coeficient que reflecteix la capacitat dels productors primaris a utilitzar la llum incident. El segon terme de l'equació (color verd), correspon a la Respiració (Ecosystem Respiration,  $ER_{\bar{T}}(\theta^{T_t - \bar{T}})$ ), és la freqüència de respiració termo-dependent d'Arrhenius ( $ER_{\bar{T}}$ ) on  $\theta$  és el coeficient dependent de la temperatura,  $T_t$  és la temperatura en un moment corresponent  $t$  i  $\bar{T}$  és la temperatura diària mitjana de l'aigua. L'expressió  $k_t \frac{(DO_{eq} - DO_t)}{Z_{mix}}$  (color groc) correspon a l'intercanvi de gasos. La pressió atmosfèrica es va establir per defecte a 1 atm.  $PAR$  es va calcular seguint els criteris de Bas-Silvestre et al. (2021) a partir dels valors d'irradiància ( $PAR = I \times 4,6 \times 0,45$ ).  $DO_{eq}$  és la concentració d'oxigen dissolt al 100% de saturació a la temperatura i salinitat donades i es va determinar per a la salinitat i la temperatura de l'aigua observades mitjançant les expressions de Benson & Krause (1984).  $Z_{mix}$  és la fondària de la capa de l'epilímnion, estimada a partir de la temperatura de l'aigua segons l'equació de (Wilson et al., 2020), utilitzant com a valor llinar  $1^\circ\text{C}$  per metre. Els paràmetres que no es mesuraven a una freqüència de 10 minuts s'han interpolat linealment. Finalment, el terme  $Adv$  (color vermell) representa altres fluxos físics, com l'advecció o l'intercanvi vertical, que s'han considerat negligibles seguint a Staehr et al. (2010).

El model estima les taxes metabòliques de tot l'ecosistema a partir de mesures d'una sola estació en un model bayesià mitjançant el programari estadístic R (R Core Team, 2017), que invoca JAGS (Plummer, 2003) per executar les iteracions de la cadena Markov Monte Carlo (Grace et al., 2015). El model es va executar seguint els passos de Bas-Silvestre et al. (2020). Es va considerar amb un bon ajust quan el paràmetre de convergència era òptim i  $R^2 > 0.4$  (Giling et al., 2017). Els dies que no complien l'ajust es van excloure de les posteriors anàlisis.

Les taxes diàries mitjanes ( $\text{mg O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ ) es van calcular de la següent manera:

$$\text{GPP} = \sum_{t=1}^{\text{mesures}} A \times \text{PAR}_t^p \qquad \text{ER} = \text{ER}_{\bar{T}} \times 144$$

La producció neta de l'ecosistema (Net Ecosystem Productivity, NEP) diària, es va calcular com a la diferència entre GPP i ER.

Les taxes metabòliques diàries es van estandarditzar per eliminar la desviació per temperatura i PAR. La producció bruta estandarditzada es va calcular a partir d'un valor màxim d'irradiància ( $\text{GPP}_{\text{max}}$ ), substituint a l'equació de GPP el valor PAR per la màxima irradiància obtinguda durant tot l'any. La respiració estandarditzada ( $\text{ER}_{20}$ ) es va fixar a una temperatura de  $20^\circ\text{C}$  a partir d'una correcció de l'equació d'Arrhenius.

#### 3.4. Anàlisi estadística

Per determinar si les taxes metabòliques presentaven diferències entre l'època de barreja i estratificació es va realitzar un test no paramètric de Kruskal-Wallis quan les dades no seguien una distribució normal. La relació entre GPP i ER, i també la relació de les taxes metabòliques amb les variables meteorològiques, es va avaluar fent ús del mètode de correlació de rangs de Spearman aplicant el paquet Hmisc (Harrel Jr. F., 2002). Per a tots els models es van comprovar els supòsits de distribució normal de les dades i homogeneïtat de variàncies i, per a totes les anàlisis, el nivell de significació es va establir a  $p\text{-valor} < 0.05$  i es van realitzar mitjançant R (R Core Team, 2017). Tota la representació gràfica es va dur a terme utilitzant el paquet ggplot2 (Wickham, 2016).

#### 3.5. Ètica i sostenibilitat

L'espai de l'Estany de Banyoles és un indret únic, de gran valor geològic, ecològic, paisatgístic i cultural. Forma part del PEIN (Pla d'Espais d'Interès Nacional), aprovat pel govern català (Decret 328/1992) i s'inclou a la Llista Ramsar de Zones Humides d'Importància Internacional des de novembre de 2002. També es troba dins la Xarxa

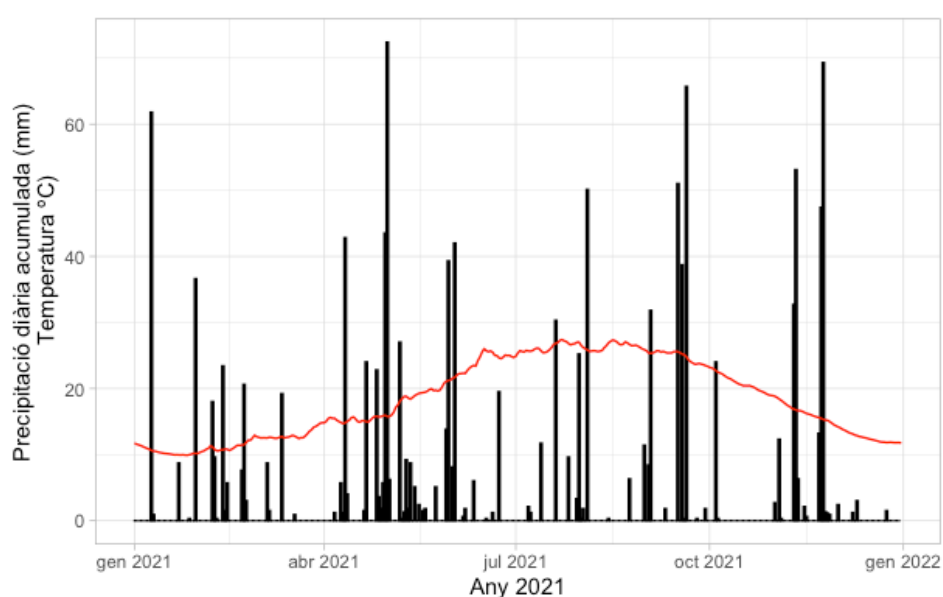
Natura 2000 (codi: ES5120008 “Estany de Banyoles”) dins la Directiva d’Habitats, aprovat com a Lloc d’Importància Comunitària (SIC) el juliol de 2006 i designat com a Àrea d’Especial Conservació (SAC) el novembre de 2014.

La importància de l’estudi del metabolisme dels ecosistemes aquàtics continentals com són els llacs, ens proporciona una idea del seu “estat de salut”. Així, es poden considerar indicadors de l’estat de les seves conques, ja que incorporen gran part de la matèria orgànica de l’ecosistema circumdant. L’Estany de Banyoles és un exemple representatiu de captació càrstica a la península Ibèrica a la regió mediterrània. Els cicles locals del sofre, el ferro i el carboni donen suport unes comunitats fitoplanctòniques i bacterianes característiques. Una rica i diversa vegetació aquàtica de basses i la fauna associada contribueixen a la importància ambiental de l’hàbitat. Actualment, l’Estany de Banyoles es veu afectat per diversos factors que inclouen les activitats recreatives, la caça i pesca il·legals, la introducció d’espècies exòtiques i la fragmentació de l’hàbitat. La utilització de sondes d’oxigen per a la mesura de les taxes metabòliques del llac és, sens dubte, un gran avenç en aquest àmbit, ja que permeten l’estimació del metabolisme sense la necessitat de manipular mostres del medi que involucrin la biota.

Les dades utilitzades es van enregistrar durant tot l’any 2021. Durant aquest període, el grup de recerca de Limnologia de llacunes i zones humides del Mediterrani de la UdG, van ser els encarregats de recollir les dades un cop al mes. El meu paper va consistir en la recepció de les dades (oxigen dissolt, conductivitat, patró de temperatura, variables meteorològiques) i les posteriors correccions. Per a l’aplicació del model BASE calia treballar amb metadades, per tant, era imprescindible la correcció de les unitats i l’estructura dels fitxers. Aquest estudi, doncs, ha estat fruit del treball en equip.

## 4. RESULTATS

La temperatura atmosfèrica a Banyoles es va mantenir baixa durant l'hivern, al voltant dels 10°C, i va anar augmentat a mesura que arribava la primavera, presentant el seu màxim a 28°C el mes de juliol. També interessa destacar aquí, no tant la tendència de precipitacions, ja que es va donar un patró força irregular, sinó els mesos on es va produir un pic de precipitació. El valor màxim el trobem el mes de maig. Altres mesos amb dies de precipitació alta (dies que van excedir els 60mm de precipitació acumulada) són gener, setembre i novembre (Figura 3).

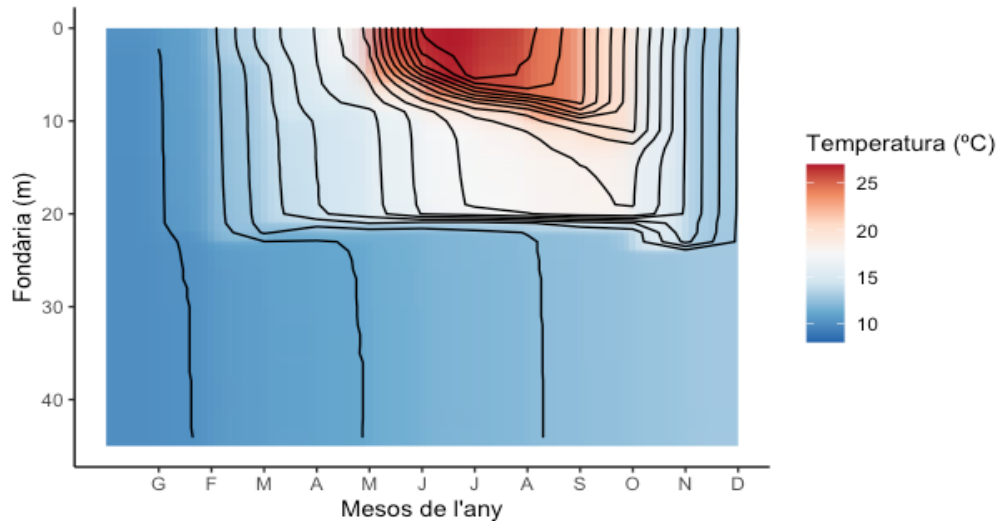


*Figura 3: Precipitació diària i temperatura a Banyoles l'any 2021.*

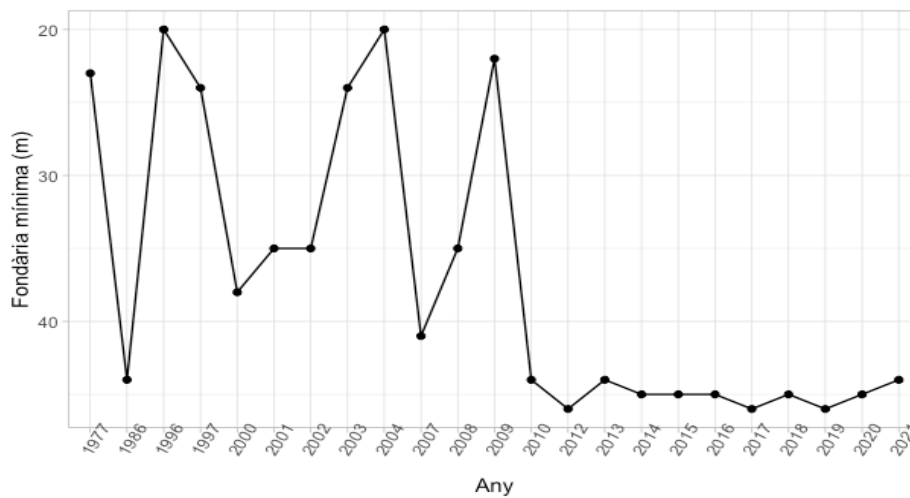
A la figura 4 es mostra la variació de temperatura en fondària al llac de Banyoles al llarg de l'any 2021. El llac estava completament barrejat des de principis d'any fins al mes de març, amb una temperatura mitjana de 10°C - 11°C. L'època d'estratificació va començar el mes d'abril quan les aigües més superficials del llac es van disposar en capes a mesura que augmentava la temperatura en superfície. L'estratificació de l'epilímnion va persistir ben marcada durant els mesos d'estiu, amb una temperatura màxima de 28°C, fins al mes d'octubre on es va tornar a iniciar l'època de barreja. Per contra, l'hipolímnion es va comportar diferent de la resta de capes. A partir dels 20 metres de fondària l'aigua no es va estratificar i només es va barrejar amb tota la columna d'aigua al pic de l'hivern. L'any 2021 el sediment en suspensió es va trobar a una fondària mínima de 44 metres (Figura



5). El sediment es va mantenir a gran fondària comparada amb anys de dècades anteriors, com són l'any 2003 i 2004, en el que es va situar a una fondària mínima de 24 i 20 metres, respectivament.

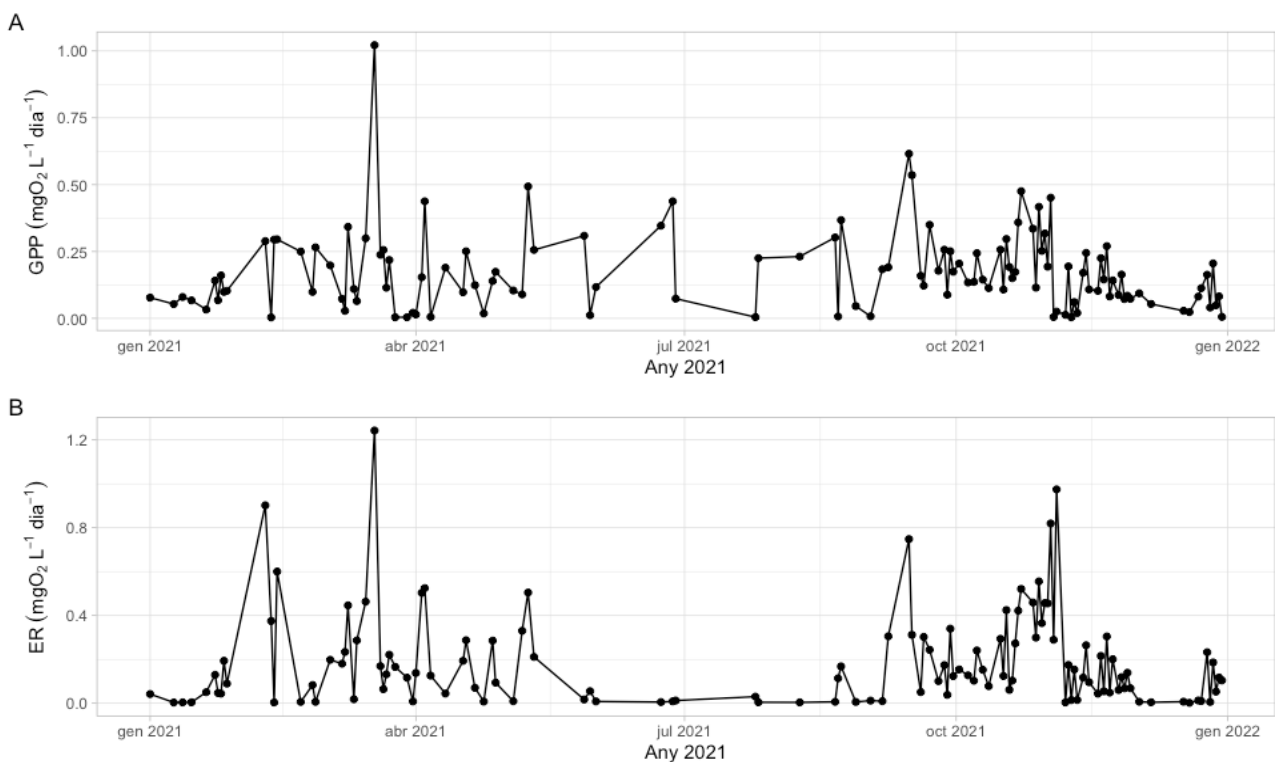


**Figura 4:** Distribució vertical de la temperatura de l'aigua del llac de Banyoles durant l'any 2021.

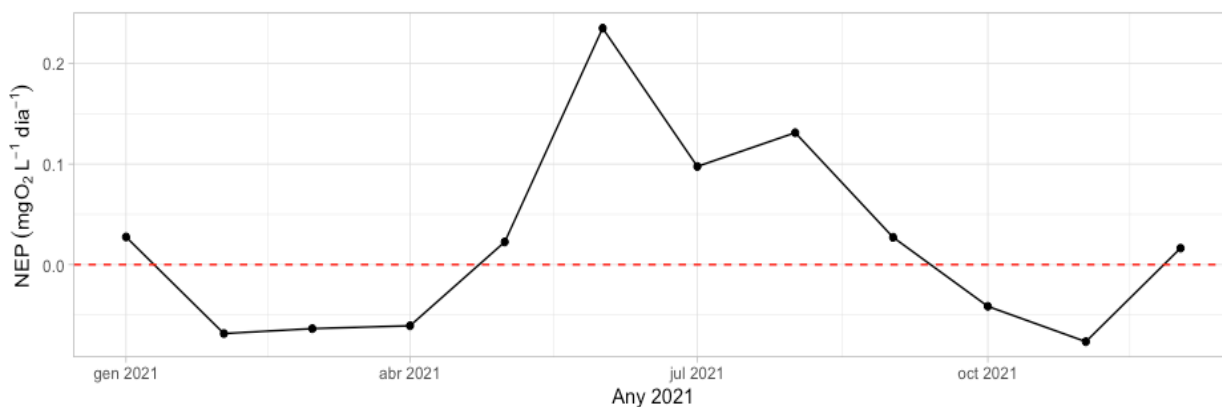


**Figura 5:** Variació de la fondària mínima a la que es disposa el sediment en suspensió al llac de Banyoles al llarg dels anys.

Les taxes de GPP i ER van presentar els valors més alts a la primavera i la tardor (Figura 6A i 6B, respectivament). El seu pic màxim es va donar en totes dues taxes el 18 de març ( $> 1.00 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ , Taula 1), es van mantenir valors baixos durant l'estiu i l'hivern però amb cert increment a l'octubre. Si fem una mitjana mensual de NEP, veiem que va prendre valors negatius els mesos de febrer, març, abril, octubre i novembre, coincidents amb les èpoques on també trobem més producció i respiració al llac (Figura 7). La resta de mesos NEP va prendre valors positius. Durant l'any 2021 NEP va presentar una mitjana negativa, però no podem concloure que el seu valor és significativament diferent de 0, ja que l'interval de confiança inclou valors positius (Figura 7, Taula 1). Trobem diferències significatives de GPP i NEP (p-valor = 0.045 i p-valor = 0.01 respectivament) per les diferents èpoques d'estratificació tèrmica del llac, però no per ER (p-valor = 0.126). Tot i això, tal com es pot observar a la figura 8, la GPP presenta nombrosos valors atípics.



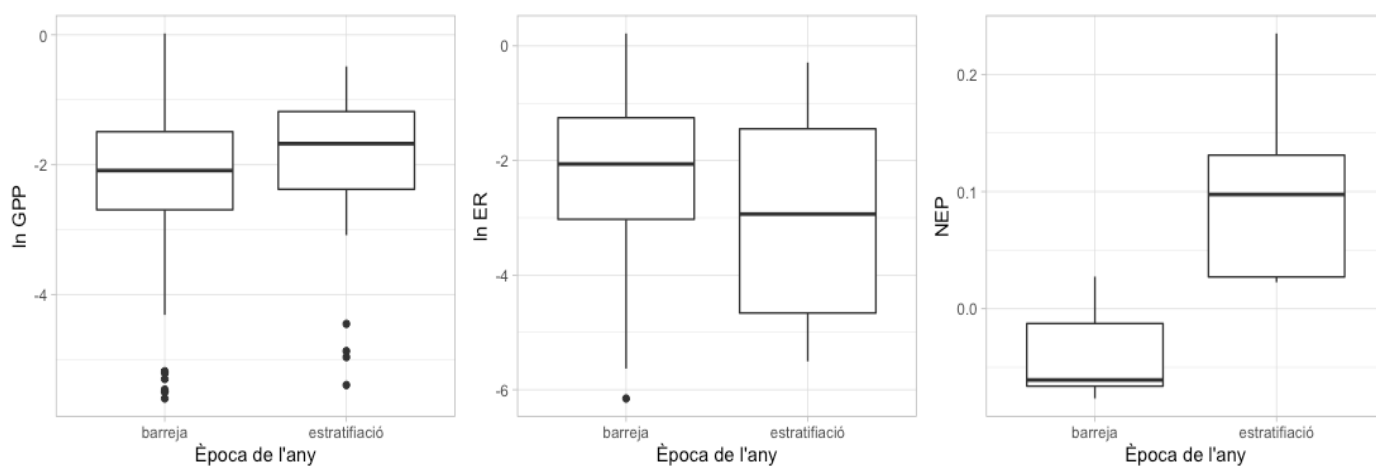
**Figura 6:** Producció primària bruta (GPP) i Respiració ecosistèmica (ER) al llac de Banyoles durant el període estudiat.



**Figura 7:** Mitjana mensual de la Producció neta ecosistèmica (NEP) al llac de Banyoles durant el període estudiat.

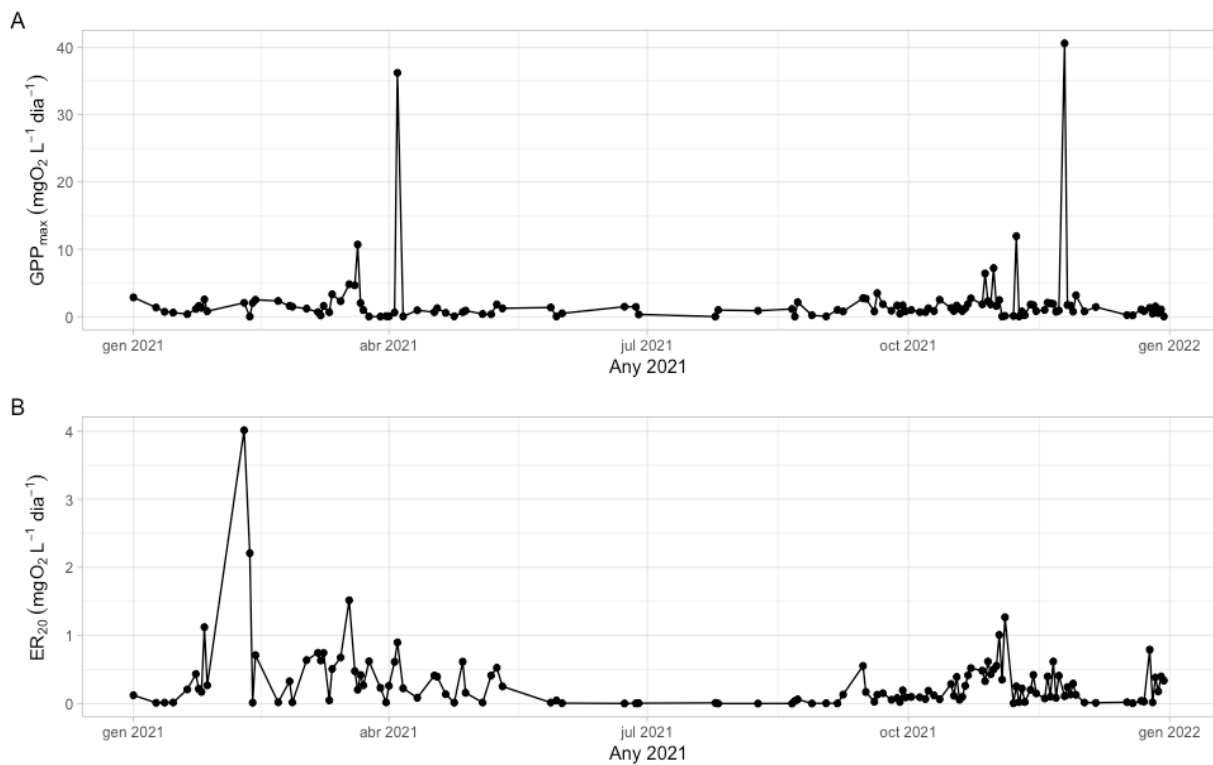
**Taula 1:** Valor mínim, màxim i mitjana + s.d. de les taxes metabòliques ecosistèmiques (GPP, ER i NEP), expressades en  $\text{mg O}_2 \text{L}^{-1} \text{dia}^{-1}$ , al llac de Banyoles l'any 2021.

	Mínim	Màxim	Mitjana $\pm$ s.d.
<b>GPP</b>	0.003	1.02	$0.171 \pm 0.148$
<b>ER</b>	0.002	1.24	$0.186 \pm 0.216$
<b>NEP</b>	-0.949	0.428	$-0.014 \pm 0.170$



**Figura 8:** Diferències entre les mitjanes de les taxes metabòliques (es representa  $\ln$  (GPP),  $\ln$  (ER) i NEP) segons l'època d'estratificació tèrmica del llac de Banyoles al 2021.

Les taxes metabòliques estandarditzades mostren el mateix patró que les no estandarditzades, amb certa desviació en el temps (Figura 9).  $GPP_{max}$  va presentar dos valors màxims de 36.2 i 40.5  $mg\ O_2\ L^{-1}\ dia^{-1}$  a principis del mes d'abril i al mes de novembre respectivament (Figura 9A).  $ER_{20}$  va presentar el seu valor màxim de 4.01  $mg\ O_2\ L^{-1}\ dia^{-1}$  al mes de febrer i també certa pujada al mes de novembre (Figura 9B).



**Figura 9:** Taxes metabòliques diàries estandarditzades ( $GPP_{max}$  i  $ER_{20}$ ) del llac de Banyoles durant el període d'estudi.

La correlació d'Spearman mostra una relació significativa entre GPP i ER i per  $GPP_{max}$  i  $ER_{20}$  (Taula 2). El resultat de l'ANCOVA ens indica que no hi ha diferències significatives ( $p$ -valor  $> 0.05$ ) en la relació GPP – ER segons les diferents èpoques d'estratificació tèrmica del llac així que es representen les dades anuals conjuntament a la figura 10. NEP es va relacionar negativament amb la respiració, però no amb la producció (Taula 2). Es van observar relacions significativament positives de la producció del llac amb la irradiància solar i la temperatura ambiental. Per altra banda, no hi ha una relació significativa entre la producció del llac i la precipitació acumulada. De nou, no es va trobar

cap influència significativa entre les variables meteorològiques i les taxes estandarditzades (Taula 2).

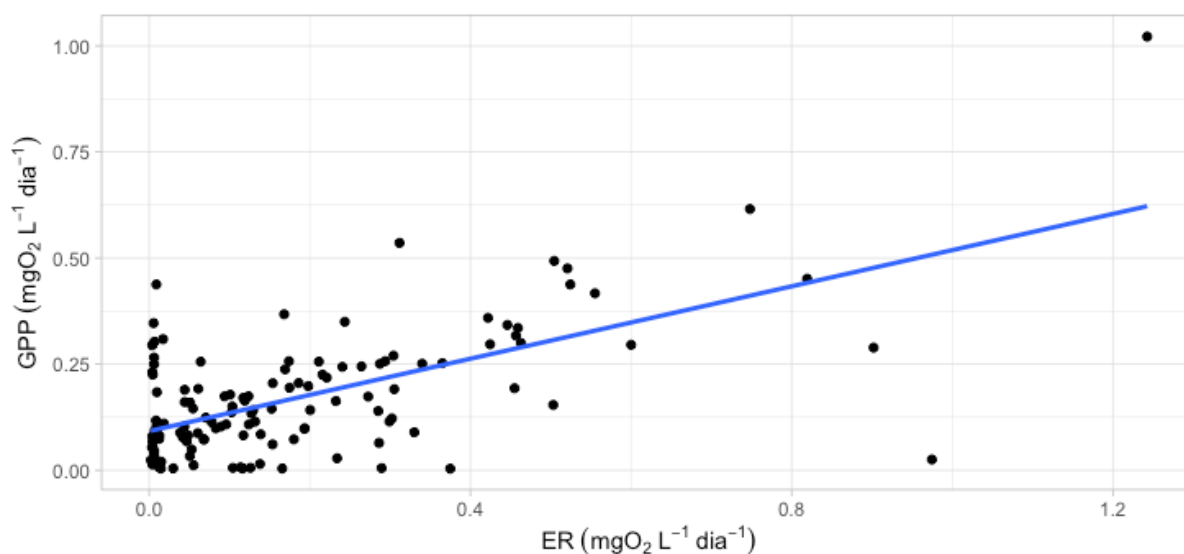


Figura 10: Relació entre la Producció primària bruta (GPP) i la Respiració ecosistèmica (ER)

Taula 2: Coeficients de correlació d'Spearman entre les taxes metabòliques (GPP, ER, GPP<sub>max</sub> i ER<sub>20</sub>) i les variables ambientals (precipitació, irradiància i temperatura ambiental). La significació s'ha indicat segons els següents valors de p: [0, 0.001] '\*\*\*', (0.001, 0.01] '\*\*', (0.01, 0.05] '\*', (0.05, 0.1] '.', (0.1, 1] 'n.s.'.

	GPP	ER	NEP	Precipitació acumulada	Irradiància	Temperatura ambiental	GPPmax	ER20
GPP	-	0.44***	n.s.	n.s.	0.23*	0.27**	0.72***	0.25**
ER		-	-0.74***	n.s.	n.s.	n.s.	0.39***	0.88***
NEP			-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0.75***
Precipitació acumulada				-	-0.20*	n.s.	n.s.	n.s.
Irradiància					-	0.46***	n.s.	n.s.
Temperatura ambiental						-	n.s.	n.s.
GPPmax							-	0.33***
ER20								-

## 5. DISCUSSIÓ

Els valors obtinguts de les taxes metabòliques de l'Estany de Banyoles l'any 2021 són més baixos que els valors observats en estudis de sistemes eutròfics (Taula 3). En les mesures anuals, Banyoles presenta valors més baixos de GPP que Staehr & Sand-Jensen (2007) en l'estudi del llac eutròfic Frederiksborg Slotssø (Dinamarca) l'any 2003 i Gelda & Effler (2002) en l'estudi del llac eutròfic Onondaga Lake (Nova York) durant el període 2000-2001. Així mateix, la producció i respiració estival a Banyoles també és menor que la del llac eutròfic Võrtsjärv (Laas et al., 2012) situat a Estonia, durant el període de 2009-2010 (Taula 3). Les llacunes costaneres són considerades dels sistemes aquàtics més productius del planeta (Barnes, 1980). Si comparem el llac amb les llacunes costaneres de La Pletera (Bas-Silvestre et al., 2020), aquestes són entre un 40% i un 60% més productives. Si calculem les taxes metabòliques integrades en la fondària total del llac, podem comparar els valors de Banyoles amb l'estudi del llac oligotròfic de Crampton Lake de Wisconsin (Coloso et al., 2008) de l'any 2005, on trobem que durant els mesos d'estiu Banyoles va ser més productiu, pràcticament doblant els seus valors de producció primària (Taula 3). Els valors obtinguts al llac de Banyoles concorden amb el que s'havia estipulat fins ara sobre l'estat tròfic d'aquest. Sovint el llac és classificat com a oligotròfic (Planas 1973; Rieradevall & Prat, 1991) per la baixa concentració de nutrients (fòsfor i nitrogen) i biomassa de fitoplàncton. Altres autors, però, l'inclouen dins dels llacs oligomesotròfics, ja que com hem vist en aquest estudi i també demostrat durant el període 1969 -1970 (Folch et al., 1976), les estimacions de producció primària són intermèdies. El fet que el llac de Banyoles sigui d'origen càrstic ens explica la baixa disponibilitat de nutrients a l'epilímnion. El carbonat càlcic del sòl segestra el fòsfor i tendeix a precipitar més ràpidament, passant a ser poc disponible a l'epilímnion (Margalef, 1983; Wetzel, 1983; Rieradevall & Prat 1991).

L'aplicació del mètode d'oxigen diel té avantatges respecte a altres tècniques, com les incubacions o les cambres, ja que evita molts errors associats a aquestes (Staehr et al., 2010). Tanmateix, incerteses d'aquest mètode ja es van descriure en estudis anteriors (Staehr et al., 2010, 2012; Kemp & Testa, 2011). Els valors obtinguts es poden subestimar perquè les mostres només es recullen en superfície, doncs se suposa que la sonda és

representativa de tota la capa superficial i que la majoria del metabolisme del llac es produeix a la capa mixta superior (Cole et al., 2000; Hanson et al., 2003; Coloso et al., 2008). Tot i això, la llum sovint penetra molt per sota de la capa mixta, de manera que hi ha una producció primària considerable en aigües més profundes (Fee, 1976). Finalment, cal afegir que aquest mètode, que es basa en canvis en la concentració d'oxigen, no detecta el metabolisme anaeròbic (Bas-Silvestre et al., 2020) i, en zones més fondes del llac, aquest pot ser prou rellevant en el metabolisme del sistema (Garcia-Gil et al., 1987).

Durant el període 2021 al llac de Banyoles s'han trobat valors més alts de producció i respiració a inicis de primavera i tardor, consistent amb el model de Legendre (1981), encara que hi ha força variació durant el cicle anual. GPP i ER estaven relacionades amb una tendència de valors similar indicant que la producció de matèria orgànica per fotosíntesi a l'ecosistema es respira en proporcions similars. La producció i la respiració estaven relacionades positivament amb les variables ambientals de temperatura i irradiància, fet consistent amb Staehr & Sand-Jensen (2007). Les taxes metabòliques estandarditzades ens donen la producció i la respiració potencials que no es veuen afectades per les condicions meteorològiques, és a dir, més dependents de la disponibilitat de nutrients (Bas-Silvestre et al., 2020). Veiem també aquests dos pics a primavera i tardor a les taxes estandarditzades, però la resta de l'any es mantenen amb valors molt baixos. Per exemple si ens fixem en els mesos d'estiu, les taxes estandarditzades prenen valors pràcticament de 0 (Figura 9), d'acord amb un menor metabolisme coincidint amb una menor disponibilitat de nutrients a l'estiu. Aquestes no presenten una relació significativa amb les precipitacions, per tant, la coincidència en els dos pics (primavera i tardor) de les taxes metabòliques i les taxes estandarditzades ens indica que la capacitat de producció del llac es regeix primerament per la força de l'estratificació de la columna d'aigua i la profunditat de la capa mixta. Tot i això, les aportacions externes de nutrients provinents de precipitacions (Figura 3), podrien explicar les variacions que presenten durant tot el cicle anual, principalment els pics de producció durant la tardor. D'altra banda, el sediment en suspensió es va mantenir a una fondària estable durant tot el cicle i arribant a una fondària mínima de 44 m. Si comparem aquest valor amb anys anteriors (Figura 5), podem concloure que ha estat un any sec, ja

que el sediment s'ha mantingut a molta fondària, indicant que hi ha hagut poca entrada d'aigua subterrània i, conseqüentment baixa producció al sistema.

La dinàmica de NEP durant el 2021 es va caracteritzar per un període autòtrof amb valors positius de maig a setembre i un període heteròtrof amb valors negatius la resta de l'any (Figura 7), coincidint en l'època d'estratificació i l'època de barreja respectivament. Valors positius de NEP impliquen que els ecosistemes són netament autòtrofs i tenen un excedent de producció en comparació a la respiració, en canvi, valors negatius de NEP indiquen que el llac es comporta de manera heteròtrofa i es produeix més CO<sub>2</sub> del que es consumeix (Ask et al., 2012). Al llarg de l'any 2021 a l'estany de Banyoles el balanç anual entre GPP i ER resulta en un valor de NEP lleugerament negatiu, indicant que la taxa de respiració anual tendeix a excedir la producció primària bruta, fet habitual en ecosistemes aquàtics poc productius (Duarte & Agustí, 1998); tot i això, no podem demostrar que els valors siguin significativament diferent de 0. Els llacs són sistemes aquàtics continentals, per tant, la matèria orgànica provinent del medi terrestre contribueix a la respiració del llac, provocant en la majoria dels casos una NEP < 0 (Del Giorgio & Peters, 1994; Del Giorgio et al., 1999). En el cicle del carboni, la tendència dels llacs poc productius es mostra en una elevada respiració en comparació a la producció del sistema, actuant així com a font de carboni per a l'atmosfera (Duarte & Agustí, 1998; Cole et al., 2007). Atès que als llacs es respira matèria orgànica produïda en els ecosistemes terrestres o aquàtics adjacents, en el paper dels llacs en el balanç de carboni s'ha de tenir en compte no només l'ecosistema lacustre aïllat, sinó en el marc del conjunt de la conca hidrogràfica (Ryding & Rast, 1989).



**Taula 3:** Mitjana + s.d. de GPP i ER de diferents estudis de metabolisme de masses d'aigua continentals durant el període indicat.

<sup>a</sup> Mitjana + S.E.

<sup>b</sup> L'estudi no presentava els valors de s.d.

<sup>c</sup> Mediana (rang de valors).

Àrea d'estudi	Estat tròfic	Any d'estudi	Període	GPP		ER		Referències
				mg O <sub>2</sub> L <sup>-1</sup> dia <sup>-1</sup>	mg O <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> dia <sup>-1</sup>	mg O <sub>2</sub> L <sup>-1</sup> dia <sup>-1</sup>	mg O <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> dia <sup>-1</sup>	
Llac de Banyoles	Oligo-mesotròfic	2021	Anual	0.171 ± 0.148	2627 ± 2445	0.186 ± 0.216	3135 ± 4127	Aquest estudi
		2021	Estiu (juny-agost)	0.214 ± 0.163	1843 ± 14651	0.154 ± 0.183	1403 ± 1671	Aquest estudi
Crampton Lake (Wisconsin)	oligotròfic	2005	Estiu (juny-setembre)	-	822 ± 158 <sup>a</sup>	-	1065 ± 142 <sup>a</sup>	Coloso et al. (2008)
Frederiksborg Slotssø (Dinamarca)	eutròfic	2003	Anual	1.96 ± 0.16	-	0.72 ± 0.128	-	Staehr & Sand-Jensen (2007)
Llac Võrtsjärv (Estonia)	eutròfic	2009-2010	Primavera i estiu (abril-juliol)	0.797 ± 0.692	-	0.285 ± 0.678	-	Laas et al. (2012)
Onondaga Lake (Nova York)	Eutròfic	2000-2001	Octubre 2000 i Maig 2021	1.60 <sup>b</sup>	-	1.49 <sup>b</sup>	-	Gelda & Effler (2002)
Llacuna Fra Ramon (La Pletera, l'Estartit)	eutròfic	2015-2016	Anual	6.91 (0.006–30.5)	-	7.970 (3.06–25.3)	-	Bas-Silvestre et al. (2020)
Llacuna G02 (La Pletera, l'Estratit)	eutròfic	2015-2016	Anual	11.65 (0.350–46.3) <sup>c</sup>	-	13.09 (4.69–41.7) <sup>c</sup>	-	Bas-Silvestre et al. (2020)

## 6. CONCLUSIONS

During the performance of this work, it was possible to characterize the metabolism of the Banyoles Lake in 2021. With the results obtained, we were able to conclude that:

- The mean values of GPP and ER in the Banyoles Lake in 2021 are  $0.171 \pm 0.148$  and  $0.186 \pm 0.216$  mg O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup> day<sup>-1</sup>, respectively.
- The values of the metabolic rates in the Banyoles Lake are higher than those observed in oligotrophic lakes and lower than those of eutrophic lakes, according to a classification of the lake a mesotrophic system.
- Metabolic rates show a peak in production and respiration in early spring and also some increase in autumn, following the metabolism model of Legendre (1981).
- The potential production of the lake is primarily governed by thermal stratification patterns, but other peaks in production can be attributed to the contribution of nutrients and mechanical energy by rainfall.

## 7. BIBLIOGRAFIA

- Ask, J., Karlsson, J., & Jansson, M. (2012). Net ecosystem production in clear-water and brown-water lakes. *Global Biogeochemical Cycles*, *26*(1), 1-7.
- Barnes, R.S.K., 1980. *Coastal Lagoons*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, p. 106 pp.
- Bas-Silvestre, M., Quintana, X. D., Compte, J., Gascón, S., Boix, D., Antón-Pardo, M., & Obrador, B. (2020). Ecosystem metabolism dynamics and environmental drivers in Mediterranean confined coastal lagoons. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, *245*:106989.
- Benson, B. B., & Krause, D. (1984). The concentration and isotopic fractionation of oxygen dissolved in freshwater and seawater in equilibrium with the atmosphere. *Limnology and Oceanography*, *29*(3), 620-632.
- Butcher, J., Nover, D., Johnson, T., & Clark, C. (2015). Sensitivity of lake thermal and mixing dynamics to climate change. *Climatic Change*, *129*.
- Casamitjana, X., Colomer, J., Roget, E., & Serra, T. (2006). Physical limnology in Lake Banyoles. *Limnetica*, *25*(1-2), 181-188.
- Cole, J., Caraco, N., Kling, G., & Kratz, T. (1994). Carbon Dioxide Supersaturation in the Surface Waters of Lakes. *Science (New York, N.Y.)*, *265*, 1568-1570.
- Cole, J., Pace, M. L., Carpenter, S., & Kitchell, J. F. (2000). Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnology and Oceanography*, *45*, 1718-1730.
- Cole, J., Prairie, Y. T., Caraco, N. F., McDowell, W. H., Tranvik, L. J., Striegl, R. G., Duarte, C. M., Kortelainen, P., Downing, J. A., Middelburg, J. J., & Melack, J. (2007). Plumbing the global carbon cycle: Integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*, *10*(1), 171-184.
- Colomer, J., Serra, T., Piera, J., Roget, E., & Casamitjana, X. (2001). Observations of a hydrothermal plume in a karstic lake. *Limnology and Oceanography*, *46*(1), 197-203.
- Coloso, J. J., Cole, J., Hanson, P. C., & Pace, M. L. (2008). Depth-integrated, continuous estimates of metabolism in a clear-water lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *65*(4), 712-722.
- Del Giorgio, P. A., & Peters, R. H. (1994). Patterns in planktonic P:R ratios in lakes: Influence of lake trophic and dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography*, *39*(4), 772-787.
- Del Giorgio, P. A., Cole, J. J., Caraco, N. F., & Peters, R. H. (1999). Linking planktonic biomass and metabolism to net gas fluxes in northern temperate lakes. *Ecology*, *80*(4), 1422-1431.
- Dokulil, M. T., de Eyto, E., Maberly, S. C., May, L., Weyhenmeyer, G. A., & Woolway, R. I. (2021). Increasing maximum lake surface temperature under climate change. *Climatic Change*,

- 165(3), 56.
- Duarte, C., & Agustí, S. (1998). The CO<sub>2</sub> Balance of Unproductive Aquatic Ecosystems. *Science*, 281.
- Fee, E. J. (1976). Implications for primary production estimates. *Limnology and Oceanography*, 21(6), 767-783.
- Folch, R. et al (1976). Capítol 9: Rerapais litoral a *Natura, us o abús? Llibre blanc de la gestió de la natura als Països Catalans* (2a ed. p. 334-341)
- García-Berthou, E., & Moreno-Amich, R. (2000). Food of introduced pumpkinseed sunfish: Ontogenetic diet shift and seasonal variation. *Journal of Fish Biology*, 57(1), 29-40.
- García-Gil, L. J., Brunet R. C. & Abellà C. A. (1987). Incidencia de la inestabilidad de la meromixis en Banyoles IV (Banyoles, Girona) en la dinamica poblacional de bacterias fototrbficas del azufre. *Proc IV Spanish Congress of Limnology*: 85-94.
- García-Gil, J. L., Abellà, C. A., & Moreno-Amich, R. (1990). Aporte de nutrientes por los tributarios superficiales del lago de Banyoles. *Scientia gerundensis*, 16(2), 141-153.
- Gelda, R. K., & Effler, S. W. (2002). Metabolic rate estimates for a eutrophic lake from diel dissolved oxygen signals. *Hydrobiologia*, 485, 51-66.
- Giling, D. P., Staehr, P. A., Grossart, H. P., Andersen, M. R., Boehrer, B., Escot, C., Evrendilek, F., Gómez-Gener, L., Honti, M., Jones, I. D., Karakaya, N., Laas, A., Moreno-Ostos, E., Rinke, K., Scharfenberger, U., Schmidt, S. R., Weber, M., Woolway, R. I., Zwart, J. A., & Obrador, B. (2017). Delving deeper: Metabolic processes in the metalimnion of stratified lakes. *Limnology and Oceanography*, 62(3), 1288-1306.
- Grace, M. R., Giling, D. P., Hladyz, S., Caron, V., Thompson, R. M., & Mac Nally, R. (2015). Fast processing of diel oxygen curves: Estimating stream metabolism with base (BAYesian single-station estimation). *Limnology and Oceanography: Methods*, 13(3), 103-114.
- Guerrero, R., Abellà, C., & Miracle, M. R. (1978). Spatial and temporal distribution of bacteria in a meromictic karstic lake basin: relationships with physicochemical parameters and zooplankton. *SIL Proceedings, 1922-2010*, 20(4), 2264-2271.
- Hanson, P., Bade, D., Carpenter, S., & Kratz, T. (2003). Lake Metabolism: Relationships with Dissolved Organic Carbon and Phosphorus. *Limnology and oceanography*, 48, 1112-1119.
- Harrell Jr F (2022). Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 4.7-0, <https://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>.
- Holtgrieve, G. W., Schindlern, D. E., Branch, T. A., & Teresa A'Mar, Z. (2010). Simultaneous quantification of aquatic ecosystem metabolism and reaeration using a Bayesian statistical model of oxygen dynamics. *Limnology and Oceanography*, 55(3), 1047-1063.
- Jassby, A. D., Powell, T. M., & Goldman, C. R. (1990). Interannual fluctuations in primary

- production: Direct physical effects and the trophic cascade at Castle Lake, California. *Limnology and Oceanography*, 35(5), 1021-1038.
- Kemp, W. M., & Testa, J. M. (2011). 7.05 - Metabolic Balance between Ecosystem Production and Consumption. En E. Wolanski & D. McLusky (Ed.), *Treatise on Estuarine and Coastal Science* (p. 83-118). Academic Press.
- Laas, A., Nöges, P., Kõiv, T., & Nöges, T. (2012). High-frequency metabolism study in a large and shallow temperate lake reveals seasonal switching between net autotrophy and net heterotrophy. *Hydrobiologia*, 694(1), 57-74.
- Legendre, L. (1981). Hydrodynamic control of marine phytoplankton production: The paradox of stability. *Elsevier Oceanography Series*, 32(C), 191-207.
- Lindeman, R. L. (1942). The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology*, 23(4), 399-417.
- Margalef, R. (1946). Materiales para el estudio del Lago de Banyolas (Gerona). *P. Inst. Biol. Apl.* 1: 27-78.
- Margalef, R. (1983) *Limnología*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona. 1010 p.
- Miracle, M. R. (2006). Composició i distribució estacional del zooplàncton del llac de Banyoles. *Treballs de la Societat Catalana de Biologia*, 30 (0 SE-Articles).
- Morellón, M., Anselmetti, F. S., Valero-Garcés, B., Giralt, S., Ariztegui, D., Sáez, A., Mata, M. P., Barreiro-Lostres, F., Rico, M., & Moreno, A. (2014). The influence of subaquatic springs in lacustrine sedimentation: Origin and paleoenvironmental significance of homogenites in karstic Lake Banyoles (NE Spain). *Sedimentary Geology*, 311, 96-111.
- Moreno-Amich, R., & Garcia-Berthou, E. (1989). A new bathymetric map based on echo-sounding and morphometrical characterization of the Lake of Banyoles (NE-Spain). *Hydrobiologia*, 185(1), 83-90.
- Mulholland, P. J., Fellows, C. S., Tank, J. L., Grimm, N. B., Webster, J. R., Hamilton, S. K., Martí, E., Ashkenas, L., Bowden, W. B., Dodds, W. K., McDowell, W. H., Paul, M. J., & Peterson, B. J. (2001). Inter-biome comparison of factors controlling stream metabolism. *Freshwater Biology*, 46(11), 1503-1517.
- Nöges, P., Cremona, F., Laas, A., Martma, T., Rõõm, E.-I., Toming, K., Viik, M., Vilbaste, S., & Nöges, T. (2016). Role of a productive lake in carbon sequestration within a calcareous catchment. *Science of The Total Environment*, 550, 225-230.
- Odum, H. T. (1956). Primary Production in Flowing Waters. *Limnology and Oceanography*, 1(2), 102-117.
- Odum, H. T. (1957). Primary Production Measurements in Eleven Florida Springs and a Marine Turtle-Grass Community. *Limnology and Oceanography*, 2(2), 85-97.
- Odum, H. T. O. & E. P. (1995). Trophic Structure and Productivity of a Windward Coral Reef

- Community on Eniwetok Atoll Author ( s ): Howard T . Odum and Eugene P . Odum Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1943285> . Your use of the JSTOR. *Ecological Monograph*, 25(3), 291-320.
- Pascual, J, Martinoy, M. (2022). *Temperatura de l'aigua de l'estany de Banyoles: sondatges recents, temperatura a diferents nivells i gràfica d'isotermes*. Estació meteorològica de l'Estartit i de Torroella de Montgrí. <https://meteolestartit.cat/banyoles/>
- Pérez-Obiol, R., & Julià, R. (1994). Climatic change on the iberian peninsula recorded in a 30,000-yr pollen record from lake banyoles. En *Quaternary Research* (Vol. 41, Número 1, p. 91-98.
- Planas, M. (1973). Composición, ciclo y productividad del fitoplancton del lago de Banyoles. *Oecologia aquatica*, 1(1), 3-106.
- Plummer, M. (2003). *JAGS: a program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling*. De: Hornik, K., Leisch, F., Zeileis A. (Eds.), International Workshop on Distributed Statistical Computing. Proceedings of DSC 2003, Vienna, pp 1-10.
- R Core Team, 2017. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Revelles, J. (2021). *Revelles (2017). Vegetation History, Climate Change and Neolithic Landscape Transformation. Archaeopalynology in La Draga and Lake Banyoles. PhD thesis. Universitat Autònoma de Barcelona*.
- Rieradevall, M., & Prat, N. (1991). Benthic fauna of Banyoles Lake (NE Spain). *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 24, 1020-1023.
- Roget, X. C. E. (1986). *FENOMENS DE MEROMIXIS A L'ESTANY DE BANYOLES*. 161, 151-161.
- Ryding, S., & Rast, W. (1989). *El control de la eutrofización en lagos y pantanos*. Madrid (España) Unesco/Ediciones Piramide.
- Sargent, M. C., & Austin, T. S. (1949). Organic productivity of an Atoll. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 30(2), 245-249.
- Serra, T., Soler, M., Julià, R., Casamitjana, X., & Colomer, J. (2005). Behaviour and dynamics of a hydrothermal plume in Lake Banyoles, Catalonia, NE Spain. *Sedimentology*, 52(4), 795-808.
- Song, C., Dodds, W. K., Trentman, M. T., Rüegg, J., & Ballantyne, F. (2016). Methods of approximation influence aquatic ecosystem metabolism estimates. *Limnology and Oceanography: Methods*, 14(9), 557-569.
- Staeher, P. A., Bade, D., van de Bogert, M. C., Koch, G. R., Williamson, C., Hanson, P., Cole, J. J., & Kratz, T. (2010). Lake metabolism and the diel oxygen technique: State of the science. *Limnology and Oceanography: Methods*, 8(NOV), 628-644.
- Staeher, P. A., & Sand-Jensen, K. (2007). Temporal dynamics and regulation of lake metabolism. *Limnology and Oceanography*, 52(1), 108-120.

- Staeher, P. A., Christensen, J. P. A., Batt, R. D., & Read, J. S. (2012). Ecosystem metabolism in a stratified lake. *Limnology and Oceanography*, 57(5), 1317-1330.
- Tranvik, L. J., Downing, J. A., Cotner, J. B., Loiselle, S. A., Striegl, R. G., Ballatore, T. J., Dillon, P., Finlay, K., Fortino, K., Knoll, L. B., Kortelainen, P. L., Kutser, T., Larsen, S., Laurion, I., Leech, D. M., Leigh McCallister, S., McKnight, D. M., Melack, J. M., Overholt, E., ... Weyhenmeyer, G. A. (2009). Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnology and Oceanography*, 54(6 PART 2), 2298-2314.
- Wetzel, R. G. (1983). *Limnology*, 2nd ed. Saunders.
- Wickham, H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016
- Wilson, H. L., Ayala, A. I., Jones, I. D., Rolston, A., Pierson, D., de Eyto, E., Grossart, H.-P., Perga, M.-E., Woolway, R. I., & Jennings, E. (2020). Variability in epilimnion depth estimations in lakes. *Hydrology and Earth System Sciences*, 24(11), 5559-5577.
- Woolway, R. I., Sharma, S., Weyhenmeyer, G. A., Debolskiy, A., Golub, M., Mercado-Bettín, D., Perroud, M., Stepanenko, V., Tan, Z., Grant, L., Ladwig, R., Mesman, J., Moore, T. N., Shatwell, T., Vanderkelen, I., Austin, J. A., DeGasperi, C. L., Dokulil, M., La Fuente, S., ... Jennings, E. (2021). Phenological shifts in lake stratification under climate change. *Nature Communications*, 12(1), 2318.