



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

**Ação das enzimas extracelulares na dinâmica da decomposição de
macrófitas aquáticas**

LUCIANA SCIESSERE

SÃO CARLOS

2011



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Ação das enzimas extracelulares na dinâmica da decomposição de macrófitas aquáticas

LUCIANA SCIESSERE



Tese apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Doutora em Ciências. Área de concentração em Ecologia e Recursos Naturais.

SÃO CARLOS

2011

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

S416ae	<p>Sciessere, Luciana. Ação das enzimas extracelulares na dinâmica da decomposição de macrófitas aquáticas / Luciana Sciessere. -- São Carlos : UFSCar, 2011. 87 f.</p> <p>Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2011.</p> <p>1. Ecologia. 2. Atividade enzimática. 3. Biodegradação. I. Título.</p> <p>CDD: 574.5 (20^a)</p>
--------	---

Luciana Sciessere

Ação das enzimas extracelulares na dinâmica da decomposição de macrófitas aquáticas

Tese apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Aprovada em 28 de abril de 2011

BANCA EXAMINADORA

Presidente



Prof. Dr. Irineu Bianchini Júnior
(Orientador)

1º Examinador



Profa. Dra. Mirna Helena Regali Selegim
PPGERN/UFSCar

2º Examinador



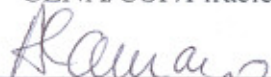
Profa. Dra. Maria da Graça Gama Melão
PPGERN/UFSCar

3º Examinador



Profa. Dra. Regina Teresa Rosim Monteiro
CENA/USP/Piracicaba-SP

4º Examinador



Prof. Dr. Antonio Fernando Monteiro Camargo
UNESP/Rio Claro-SP

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Irineu Bianchini Jr., pela orientação, atenção, paciência, empenho, disponibilidade e profissionalismo desde o primeiro momento.

À Profa. Dra. Marcela Bianchessi da Cunha-Santino, pela co-orientação, disponibilidade, atenção, profissionalismo e por tudo que me ensinou nestes anos.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e ao Fundo Setorial de Recursos Hídricos (CT-Hidro) pela concessão de bolsa de estudo (processo nº141331/2007-0).

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo financiamento parcial desse estudo (processo nº 2007/02683-7).

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN), pela colaboração para meu aperfeiçoamento profissional.

Ao Departamento de Hidrobiologia (UFSCar), pela infra-estrutura oferecida.

À Bióloga Jurity A. Machado, pelas análises da água e detritos, pela dedicação, paciência, apoio e, claro, pelos cafés e petiscos...

Ao técnico Luiz Aparecido Joaquim por toda ajuda nas coletas, pelo profissionalismo, dedicação e disposição, sempre!

À Universidade Presbiteriana Mackenzie pela minha formação, a todos meus professores, principalmente, à Profa. Dra. Maria Teresa Valéria Berardo, pela inspiração.

Às minhas famílias: Pai, mãe, Ju, vó, Fê e meus tios Marize e Márcio (os “Sciessere” são poucos, mas valem por muitos!!) pela dedicação total à realização dos meus sonhos, por toda compreensão, paciência, apoio, carinho e amor durante o mestrado e o doutorado. Esse espaço é pequeno demais para expressar o que vocês representam. À minha mais nova família, os Matsumoto, por todo apoio e carinho com que me receberam!

Ao Sadao, por tudo... pelo amor, carinho, apoio, infinita paciência e compreensão... por ter sido essencial em todas as realizações durante esses anos de companhia!

Aos amigos incríveis que de perto ou de longe me ajudaram de muitas formas a chegar a este momento. À Jussara (uma incrível, paciente e peculiar companhia durante os anos de PPG-ERN), Du e Gabi (amigos em todos e qualquer momento), Maíra

(diversão garantida dentro e fora do lab.), Mari (por me ensinar a ver o mundo mais “azul”), Zé Pedro (amenidades e ciências sempre que precisei), Ci Oi e, Tosh (sempre um casal incrível, o que seria do “Ano da Solidão” sem vocês?), Ci Camila (disposição e empolgação para qualquer programa), Tati (pelas conversas deliciosas e esclarecedoras), Rafa (apoio virtual total) e a todos os amigos de São Carlos que conviveram comigo durante esses anos e que fizeram desse período uma fase deliciosa e inesquecível!

A todos que conviveram comigo no Laboratório de Bioensaios e Modelagem Matemática desde o mestrado, pela amizade, aprendizado e conversas que tornaram o dia-a-dia e o trabalho um prazer!

A todos que me ajudaram a concluir esse trabalho, meus mais que sinceros agradecimentos!

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Formas de vida das macrófitas aquáticas (Fonte: Pott e Pott, 2000)	2
Figura 2: Estação Ecológica de Jataí (Fonte: LAPA - UFSCar)	15
Figura 3: Imagem de satélite da Lagoa do Óleo (Fonte: http://maps.google.com.br)....	16
Figura 4: Imagem de satélite da Represa do Beija-Flor (Fonte: http://maps.google.com.br).....	17
Figura 5: <i>Salvinia molesta</i> (Fonte: www.dmr.state.ms.us)	18
Figura 6: <i>Eichhornia azurea</i> (Fonte: www.unicamp.br)	18
Figura 7: <i>Cyperus giganteus</i> (Fonte: www.unicamp.br)	19
Figura 8: <i>Eleocharis</i> sp. (Fonte: www.unicamp.br)	19
Figura 9: Pontos de incubação dos <i>litter bags</i> na Lagoa do Óleo: (a) <i>Salvinia molesta</i> , (b) <i>Eichhornia azurea</i> e (c) <i>Cyperus giganteus</i>	21
Figura 10: Pontos de incubação dos <i>litter bags</i> na Represa do Beija-Flor: (a) <i>Salvinia</i> <i>molesta</i> , (b) <i>Eichhornia azurea</i> e (c) <i>Eleocharis</i> sp	22
Figura 11: Valores mensais de profundidade (m) dos pontos de incubação na Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor	28
Figura 12: Valores mensais de temperatura (°C) da água (superfície e interface s-a) da Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor	28
Figura 13: Valores mensais de OD (mg L ⁻¹) nos pontos de incubação (superfície e interface s-a) da Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor.....	29
Figura 14: Valores mensais de pH (superfície e interface s-a) nos pontos de incubação da Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor.....	30
Figura 15: Valores mensais de CE (MS cm ⁻¹) nos pontos de incubação (superfície e interface s-a) da Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor.....	31
Figura 16: Valores mensais de carbono dissolvido (mg L ⁻¹) nos pontos de incubação (superfície e interface s-a) da Lagoa do Óleo (CO e CI).....	32
Figura 17: Valores mensais de carbono dissolvido (mg L ⁻¹) nos pontos de incubação (superfície e interface s-a) da Represa do Beija-Flor (CO e CI)	33
Figura 18: Concentração de N e P (mg L ⁻¹) da água da Lagoa do Óleo (superfície e interface s-a)	34
Figura 19: Concentração de N e P (mg L ⁻¹) da água da Represa do Beija-Flor (superfície e interface s-a)	35

Figura 20: Variação temporal de massa remanescente (%) dos detritos de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> , <i>C. giganteus</i> e <i>Eleocharis</i> sp. (superfície e interface s-a).....	36
Figura 21: Variação temporal dos teores de nitrogênio (mg g^{-1}) nos detritos de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> e <i>C. giganteus</i> incubados na Lagoa do Óleo (superfície e interface s-a).....	40
Figura 22: Variação temporal dos teores de nitrogênio (mg g^{-1}) nos detritos de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> e <i>Eleocharis</i> sp. incubados na Represa do Beija-Flor (superfície e interface s-a).....	41
Figura 23: Variação temporal dos teores de fósforo (mg g^{-1}) nos detritos de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> e <i>C. giganteus</i> incubados na Lagoa do Óleo (superfície e interface s-a).....	42
Figura 24: Variação temporal dos teores de fósforo (mg g^{-1}) nos detritos de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> e <i>Eleocharis</i> sp. incubados na Represa Beija-Flor (superfície e interface s-a).....	42
Figura 25: Variação temporal da razão C:N nos detritos de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> e <i>C. giganteus</i> incubados na Lagoa do Óleo (superfície e interface s-a).....	43
Figura 26: Variação temporal da razão C:N nos detritos de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> e <i>Eleocharis</i> sp. incubados na Represa do Beija-Flor (superfície e interface s-a).....	43
Figura 27: Variação temporal da razão C:P nos detritos de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> e <i>C. giganteus</i> incubados na Lagoa do Óleo (superfície e interface s-a).....	45
Figura 28: Variação temporal da razão C:P nos detritos de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> e <i>Eleocharis</i> sp. incubados na Represa do Beija-Flor (superfície e interface s-a).....	45
Figura 29: Atividade diária e acumulada ($\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$) de celulase (EC 3.2.1.4 e EC 3.2.1.91) durante a decomposição de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> , <i>C. giganteus</i> e <i>Eleocharis</i> sp.(superfície e interface s-a).....	47
Figura 30: Atividade diária e acumulada ($\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$) da xilanase (EC 3.2.1.8) durante a decomposição de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> , <i>C. giganteus</i> e <i>Eleocharis</i> sp.(superfície e interface s-a).....	49
Figura 31: Atividade diária e acumulada ($\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) de β -1,4-glicosidase (EC 3.2.1.21) durante a decomposição de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> , <i>C. giganteus</i> e <i>Eleocharis</i> sp. (superfície e fundo).....	51
Figura 32: Atividade diária e acumulada ($\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) de peroxidase (EC 3.2.1.21) durante a decomposição de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> , <i>C. giganteus</i> e <i>Eleocharis</i> sp. (superfície e interface s-a).....	53

Figura 33: Atividade diária e acumulada ($\text{mol g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$) de polifenol-oxidase (EC 1.10.3.2) durante a decomposição de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> , <i>C. giganteus</i> e <i>Eleocharis</i> sp. (superfície e interface s-a).....	55
Figura 34: : Regressões lineares utilizadas na avaliação da influência da AET e atividade da xilanase sobre a perda de massa e k_R dos detritos avaliados.....	56

LISTA DE TABELAS

Tabela I: Métodos utilizados na determinação de nutrientes da água.	23
Tabela II: Parâmetros obtidos do modelo de perda de massa dos detritos de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> e <i>C. giganteus</i> incubados na Lagoa do Óleo.	38
Tabela III: Parâmetros obtidos do modelo de perda de massa dos detritos de <i>S. molesta</i> , <i>E. azurea</i> e <i>Eleocharis</i> sp. incubados na Represa do Beija-Flor.	39

SIGLAS, ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

- AET – Atividade enzimática total
- CE – Condutividade elétrica
- CID – Carbono inorgânico dissolvido
- COD – Carbono orgânico dissolvido
- CT – Carbono dissolvido total
- E – erro
- Interface s-a – Interface sedimento-água
- k – Coeficiente de decaimento
- k_1 – Coeficiente de mineralização lábil
- k_2 – Coeficiente de solubilização do lixiviado
- k_R – Coeficiente de perda de massa da MOP_R
- k_t – Coeficiente global de perda de massa
- MF – Massa fresca
- MOD – Matéria orgânica dissolvida
- MOP – Matéria orgânica particulada
- MOP_{LS} – Matéria orgânica particulada lábil solúvel
- MOP_R – Matéria orgânica particulada refratária
- MS – Massa seca
- Nt – Nitrogênio total
- OD – Oxigênio dissolvido
- Pt – Fósforo total
- r^2 – Coeficiente de determinação
- $t_{1/2}$ – Tempo de meia-vida
- $Z_{máx}$ – Profundidade máxima
- ϕ – Diâmetro

RESUMO

Diante da importância dos processos de mineralização para o entendimento dos ciclos biogeoquímicos em ambientes aquáticos e tendo em vista o detalhamento desses processos através das atividades enzimáticas dos microrganismos que atuam sobre os detritos de macrófitas aquáticas, esse estudo teve como objetivos principais determinar a dinâmica das atividades de cinco enzimas que atuam na degradação dos detritos lignocelulósicos (endoglucanases (EC 3.2.1.4 e EC 3.2.1.91), β -xilanase (EC 3.2.1.8), β -1,4-glicosidase (EC 3.2.1.21), peroxidase (EC 1.11.1.7) e polifenol-oxidase (EC 1.10.3.2)) e analisar a sucessão e a eficiência anual dessas enzimas durante a decomposição de macrófitas aquáticas, em função de condições intrínsecas (teor de fibras e qualidade química) e extrínsecas (e.g. temperatura, pH, condição de oxigenação e proximidade do sedimento) aos seus detritos em dois sistemas aquáticos. Os experimentos foram realizados na Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antonio – SP). Para cada experimento foram preparados 216 *litter bags* (20 × 20 cm; ϕ de poro = 0,4 mm) com fragmentos de *Salvinia molesta* (10 g (MS)), *Eichhornia azurea* (15 g (MS)), *Cyperus giganteus* (Exp. I) e *Eleocharis* sp. (Exp. II) (15 g (MS)), previamente secos. Os *litter bags* foram incubados em 3 pontos diferentes, em duas profundidades: superfície (\approx 0,2 m) e interface sedimento-água (\approx 3,0 m) na Lagoa do Óleo em janeiro de 2008 e na Represa do Beija-Flor em janeiro de 2009. Nos dias amostrais (1, 3, 5, 30, 60, 90, 120, 150, 200, 250, 300 e 350) três *litter bags* de cada profundidade foram coletados e levados ao laboratório para análise do material particulado remanescente. Levando em consideração a semelhança observada entre os dois sistemas, foi considerado que os detritos foram decompostos em ambiente ácido, com baixa disponibilidade de nutrientes (pelo menos em parte do ano) e, majoritariamente, aeróbio, podendo ter ocorrido períodos de anaerobiose na interface s-a. A qualidade química, caracterizada aqui pela razão C:N, foi o fator que exerceu a maior influência sobre as porcentagens e coeficientes de perda de massa da MOP_R dos detritos de macrófitas aquáticas avaliados. A atividade enzimática sobre os detritos nos ambientes estudados é iniciada paralelamente à lixiviação, com intensidade. Após esse período é observado decréscimo dessa atividade, ocorrendo picos intermediários. Até o 350º dia de decomposição há predominância da atividade de enzimas hidrolíticas sobre a atividade de enzimas oxidativas. Houve uma relação direta entre perda de massa e atividade enzimática, relacionada, principalmente, à atividade de xilanase.

ABSTRACT

Given the importance of mineralization processes to the knowledge of biogeochemical cycles in aquatic environments and aiming to detail these processes through enzymatic activities of microorganisms which act on aquatic macrophytes detritus, this study had as main goals to determine the dynamics of five enzymes activities which act on degradation of lignocellulosic wastes (endoglucanase (EC 3.2.1.4 and EC 3.2.1.91), β -xylanase (EC 3.2.1.8), β -1,4-glucosidase (EC 3.2.1.21) peroxidase (EC 1.11.1.7) and polyphenol oxidase (EC 1.10.3.2)) and the annual succession and efficiency of these enzymes during aquatic macrophytes decomposition, according to intrinsic (fiber content and chemical quality) and extrinsic conditions (temperature, pH, condition of oxygenation and proximity of sediment) in two aquatic systems. The experiments were conducted in the ecological station of Jataí (Luiz Antonio – SP). For each experiment 216 litter bags (20 × 20 cm; ϕ pore = 0.4 mm) were prepared with fragments of *Salvinia molesta* (10 g (DW)), *Eichhornia azurea* (15 g (DW)), *Cyperus giganteus* (Exp. I) and *Eleocharis* sp. (Exp. II) (15 g (DW)) previously dried. The litter bags were incubated in 3 different sites in two depths: surface (\approx 0.2 m) and sediment-water interface (\approx 3.0 m) at Lagoa do Óleo (oxbow lagoon) in January 2008 and Represa do Beija-Flor (reservoir) in January 2009. Each sampling day (1, 3, 5, 30, 60, 90, 120, 150, 200, 250, 300 and 350) three litter bags of each depth were collected and taken to the laboratory for remaining particulate matter analysis. Taking into account the similarity observed between the systems, it was considered that those detritus were decomposed into acid environment with low nutrient availability (at least part of the year) and, mostly, aerobic (anaerobic periods could have occurred in s-w interface). The chemical quality, characterized by C:N ratio, exercised greatest influence on POM_R mass loss and decay coefficients. Enzyme activity on the studied detritus was initiated at the same time of leaching process, intensively. After this period, a decrease in this activity was observed, occurring intermediate peaks. Until the 350th day of decomposition there was a predominance of hydrolytic enzymes activity in relation to oxidative enzymes. There was a direct relationship between mass loss and enzyme activity, related mainly to xylanase activity.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
1.2 – Aspectos da Decomposição de Macrófitas Aquáticas	3
1.3 – Sedimento	5
1.4 – Degradação enzimática da MOP.....	6
1.5 – Contextualização.....	12
2. HIPÓTESE	13
3. OBJETIVOS	14
4. MATERIAL E MÉTODOS	15
3.1 - Locais de coleta	15
3.2 – Espécies Utilizadas	17
3.3 - Procedimentos de laboratório	20
3.4 - Análises realizadas	22
3.5– Modelagem Matemática.....	25
5. RESULTADOS	27
4.2 – Análise da Matéria Orgânica Particulada	35
4.3 - Atividade enzimática	46
6. DISCUSSÃO.....	57
7. CONCLUSÕES.....	72
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	74
9 – ANEXOS	86

1. INTRODUÇÃO

A fotossíntese produz, em forma de matéria orgânica, a maior parte da energia necessária para a manutenção dos ecossistemas aquáticos. Sistemas aquáticos continentais são considerados sistemas abertos, devido às constantes trocas (de água, matéria orgânica, nutrientes) entre estes ecossistemas e o entorno. A energia, assim como os nutrientes, deve ser reposta nestes sistemas abertos onde os recursos são constantemente utilizados (Wetzel, 2001). Grande parte da produção primária não é consumida diretamente pelos herbívoros, frequentemente, essa biomassa é processada no ecossistema como detrito e exerce um papel fundamental no funcionamento e na manutenção do ambiente (Daufresne e Loreau, 2001). Os detritos podem ser definidos como qualquer forma não viva de matéria orgânica, incluindo produtos excretados ou exudados por organismos (Moore et al., 2004). Dessa forma, a decomposição completa os ciclos biogeoquímicos iniciados pela fotossíntese, pois é resultado da conversão dos produtos orgânicos em produtos inorgânicos, geralmente por oxidação, os quais serão novamente usados no processo de fotossíntese (Wetzel e Likens, 1991). Nos ecossistemas aquáticos continentais, os organismos que mais contribuem para o estoque de detritos são as macrófitas aquáticas, principalmente na região litorânea (Wetzel, 2001).

1.1 – Macrófitas aquáticas

Macrófitas aquáticas são definidas, segundo o IBP (Internacional Biological Program), como vegetais que habitam desde brejos até ambientes verdadeiramente aquáticos. Esses vegetais exercem papel fundamental no metabolismo de lagos rasos (Tundisi e Tundisi, 2008). São classificadas, segundo Pott e Pott (2000), de acordo com a forma de vida em:

- 1 - **anfíbias ou semi-aquáticas**: vivem tanto em áreas alagadas como fora da água.
- 2 - **emergentes**: enraizadas no sedimento, possuem partes submersas e partes aéreas.

- 3 - **flutuantes fixas**: enraizadas no sedimento, possuem partes flutuantes como o caule, ramos e folhas.
- 4 - **flutuantes livres**: não são fixas no sedimento, flutuam livremente podendo ser levadas pela correnteza.
- 5- **submersas fixas**: enraizadas no sedimento, possuem caule e folhas submersas e, na maioria dos casos, folhas aéreas.
- 6 - **submersas livres**: não são fixas no sedimento, totalmente submersas, apenas com flores aéreas.
- 7 - **epífitas**: são macrófitas que se instalam sobre outras plantas aquáticas.

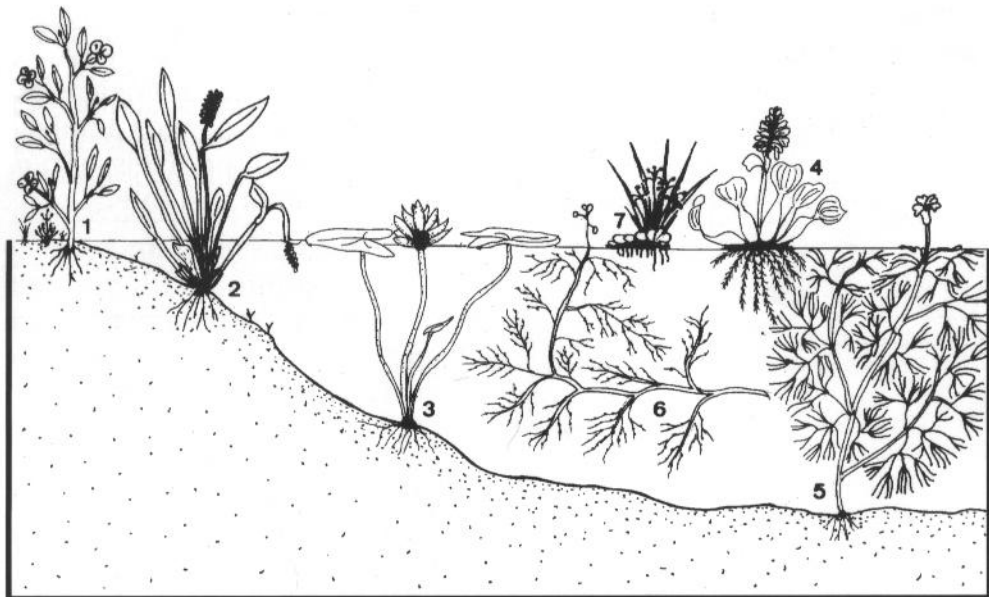


Figura 1: Formas de vida das macrófitas aquáticas (Fonte: Pott e Pott, 2000)

As macrófitas aquáticas exercem grande influência em ecossistemas onde são abundantes. Dentre as diversas funções exercidas por essa comunidade podem ser destacadas: (a) o fornecimento de substrato para o perifíton, (b) local de abrigo, alimentação e reprodução para vertebrados e invertebrados (Hutchinson, 1975), (c) proteção das margens e (d) filtração e retenção de nutrientes e material particulado em situações específicas (Thomaz e Bini, 1998). Esses vegetais podem constituir a principal

fonte autóctone de detritos nesses ambientes, principalmente, na região litorânea (Rooney e Kalff, 2000), podendo ser responsáveis por até 50% da adução de matéria orgânica e de nutrientes para o sistema (Wetzel, 2001).

1.2 – Aspectos da Decomposição de Macrófitas Aquáticas

1.2.1 – Matéria Orgânica Dissolvida

Com a senescência da planta, é iniciada a lixiviação dos compostos hidrossolúveis, com a liberação da matéria orgânica dissolvida (MOD) para o meio. Esse processo libera um conjunto heterogêneo de compostos no ambiente, como compostos lábeis (*e.g.* açúcares, aminoácidos e ácidos alifáticos) (Webster e Benfield, 1986) e nutrientes, como nitrogênio dissolvido e fósforo (Wetzel, 2001), já que grande parte da MOD está sob a forma inorgânica (Bianchini Jr. et al., 2008). O processo de lixiviação é abiótico e responsável por uma perda de 11 a 23% da massa inicial das plantas (Peret e Bianchini Jr., 2004). Esse processo é finalizado entre 4 e 7 dias (Cunha-Santino e Bianchini Jr., 2008).

Uma pequena porção de MOD penetra nas células e é diretamente utilizada por microrganismos heterotróficos. Porém, uma fração que equivale entre 80 e 90% do total da MOD é parcialmente recalcitrante e requer despolimerização pelos microrganismos (Munster, 1991). Essa despolimerização é um processo enzimático e ocorre, principalmente, na alça microbiana (Azam et al., 1983). Os processos de transferência e mineralização da matéria orgânica ocorridos na alça microbiana dependem basicamente da capacidade enzimática da comunidade (Hoppe, 1991). A degradação do carbono orgânico dissolvido é responsável por grande parte da demanda de oxigênio gerada na decomposição das macrófitas aquáticas (Binachini Jr. et al., 2008)

Quando assimilada pelos microrganismos, a MOD passa a integrar a fração particulada através da biomassa microbiana, sendo reintroduzida na cadeia trófica. Dessa forma, a importância da transformação dos tecidos vegetais em MOD é fundamental, uma vez que mediam a transferência de carbono para os microrganismos da coluna d'água e para os aderidos nos detritos particulados (Sala e Gude, 1999).

1.2.2 – Matéria Orgânica Particulada

A matéria orgânica particulada (MOP) é constituída, principalmente, por compostos estruturais como celulose, hemicelulose e lignina. Estes compostos se caracterizam por serem estáveis e de baixa solubilidade (Wetzel, 2001). Devido a sua natureza refratária, a MOP é processada em velocidades mais baixas (segundo Bianchini Jr. (2003), cerca de 100 vezes mais lenta que a MOD). As baixas taxas de processamento (*i.e.* mineralização) acarretam o acúmulo da MOP no ambiente. Devido a sua significativa proporção de biomassa em relação à MOD, supõe-se que seja o principal recurso de subsídio do bacterioplancton (Azam et al., 1983).

As taxas de decomposição da MOP variam de acordo com as condições do meio (*e.g.* temperatura, pH, disponibilidade de oxigênio dissolvido e nutrientes) (Carvalho et al., 2005), com a qualidade do detrito (Bridgham et al., 2001) e com a aptidão metabólica da comunidade decompositora (Bünemann et al., 2004). A baixa velocidade de decomposição característica desta fase gera o acúmulo desses detritos no ambiente (principalmente no sedimento), que podem se converter em compostos húmicos. Porém, em ecossistemas tropicais, o alto rendimento do processo de mineralização tende a competir como de humificação (Bianchini Jr. et al., 2004), daí, a importância da mineralização da MOP em sistemas aquáticos da região tropical.

Os compostos estruturais formadores da MOP não podem ser incorporados diretamente pelos organismos, pois são compostos de alto peso molecular. Para serem introduzidos na cadeia trófica, precisam ser hidrolisados em moléculas de baixo peso molecular, assimiláveis pelos microrganismos. Fungos e bactérias do microhabitat formado ao redor dos detritos são os microrganismos responsáveis pela produção das enzimas que hidrolisam tais compostos. Essas comunidades são compostas por microrganismos heterotróficos que comumente formam biofilmes ao redor dos detritos, sendo responsáveis pela ligação da fonte de matéria orgânica com níveis mais altos da cadeia trófica (Francoeur et al., 2006).

Segundo Suberkropp et al. (1976), os fungos dominam a comunidade decompositora no início do processo e a população de bactérias tende a aumentar conforme o detrito é decomposto. Porém, mesmo sendo a menor fração da biomassa microbiana decompositora, a população de bactérias pode apresentar as maiores taxas de produção enzimática (Gullis e Suberkropp, 2003).

1.3 – Sedimento

Enquanto parte da MOP proveniente das macrófitas aquáticas é decomposta na coluna d'água, presa aos bancos de macrófitas, outra parte da biomassa morta e parcialmente decomposta se estabelece no sedimento, onde será processada e, dependendo do tipo de matéria orgânica, incorporada ao sedimento. Desta forma, a parte superior do sedimento representa o principal local onde a matéria orgânica é processada e transformada, exercendo grande influência nos processos biogeoquímicos e, conseqüentemente, em todo metabolismo do ecossistema (Longhi, 2008).

Em locais com uma comunidade de macrófitas bem desenvolvida, o número de bactérias na superfície do sedimento é muito maior do que o encontrado em sedimentos profundos (Wetzel, 2001). Em alguns lagos, o sedimento pode representar uma fonte de nutrientes, ecologicamente, mais importante do que as fontes alóctones e geralmente apresentam cerca de três vezes mais microrganismos do que a coluna d'água (Wetzel, 2001; Nowlin et al., 2005). A produção, abundância e tamanho de célula bacteriana também costumam ser maiores na comunidade do sedimento quando comparadas às das comunidades pelágicas (Fischer e Pusch, 2001). A presença de banco de macrófitas próximos à superfície do sedimento exerce grande influência na ciclagem do nitrogênio dos ecossistemas. Os processos de nitrificação e desnitrificação em sedimentos sob estas condições são mais elevados quando comparados a sedimentos onde não ocorrem bancos de macrófitas próximos, aumentando a capacidade do sistema sobre a remoção de N da coluna d'água (Forshay e Dodson, 2011).

Grande parte do sedimento se encontra em anoxia, porém, existe uma fina camada (superior) oxigenada. O tamanho dessa camada varia de acordo com: (a) a taxa de transporte de oxigênio dissolvido (OD) através da interface sedimento-água, (b) o tamanho da população consumidora de OD, (c) a produção de oxigênio pela fotossíntese das algas da coluna d'água, (d) a mistura da água do sistema, entre outras causas. As camadas mais profundas do sedimento continuam reduzidas, mas essa fina camada oxigenada, na qual os detritos acumulam-se, é muito importante nas transformações químicas e na ciclagem de nutrientes. Íons oxidados como Fe_3^+ e Mn_4^+ , NO_3^- e SO_4^- são encontrados nessa camada, enquanto as camadas mais profundas, anaeróbias, são dominadas por formas reduzidas como os sais de ferro e manganês, amônia e sulfetos (Mitsch e Gosselink, 1993). As reações bioquímicas da interface sedimento-água

exercem um papel ativo na regulação da ciclagem do carbono em ambientes aquáticos (Vreca, 2003). As condições físicas, químicas e nutricionais são particulares desse ambiente que, normalmente, abriga populações diferentes das encontradas na coluna d'água. Segundo Rublee (1992), tais superfícies são, normalmente, cobertas por um biofilme composto de bactérias, algas e invertebrados aderidos em uma matriz polimérica intercelular. Essa matriz é produzida pelas bactérias e algas e é composta de polissacarídeos hidratados. Frequentemente os microrganismos que vivem nesse ambiente formam grupos diversos que interagem funcionalmente e fornecem nutrientes e produtos metabólicos uns aos outros. Nos sedimentos o número de bactérias está diretamente relacionado à quantidade de carbono orgânico.

Dependendo do local onde a matéria orgânica é decomposta (coluna d'água, interface s-a ou sedimento) os componentes da MOP podem ser degradados na presença ou na ausência de oxigênio. Nos processos aeróbios, todos os organismos possuem os mesmos processos metabólicos, porém, utilizam processos enzimáticos diferenciados. No caso dos processos anaeróbios, a matéria orgânica pode ser degradada nas diferentes vias, uma vez que nitrato, sulfato e gás carbônico funcionam como aceptores de elétrons para diferentes tipos de organismos. Além disso, a energia é armazenada em compostos como H_2S e CH_4 , esses compostos podem ser transportados para as zonas aeróbias da coluna d'água e depois oxidados por outros organismos (Lynch e Hobbie, 1988). A decomposição aeróbia tem como principal característica a presença do oxigênio e a formação de CO_2 e H_2O como produtos finais. Não forma metabólitos intermediários. A imobilização (*i.e.* incorporação dos elementos pelos microrganismos na forma orgânica) nesse processo é alta e a velocidade é, normalmente, maior que a dos processos anaeróbios, mas pode variar conforme a adaptação dos microrganismos da comunidade à presença ou ausência de oxigênio. Os processos metabólicos estão acoplados à síntese de ATP, através da fosforilação oxidativa, sendo energeticamente eficientes (Hamilton, 1984).

1.4 – Degradação enzimática da MOP

A hidrólise da MOP pelos microrganismos requer a produção de um conjunto de enzimas, principalmente enzimas extracelulares (secretadas e/ou aderidas à superfície celular). Esse processo depende, principalmente, da composição química, tamanho das

partículas do detrito (Hoppe, 1991) e da composição da comunidade microbiana. Essas enzimas não são retidas pelas membranas celulares (também conhecidas como coenzimas) e sua expressão é um produto do metabolismo celular regulado pela disponibilidade de nutrientes do ambiente (Sinsabaugh, et al., 2009). A produção de enzimas hidrolíticas é um mecanismo-chave limitante da utilização da matéria orgânica dissolvida e particulada.

A maioria das ectoenzimas produzidas por microrganismos aquáticos são enzimas catabólicas induzíveis, secretadas constantemente em níveis baixos. Na presença do substrato polimérico, a atuação dessas enzimas irá liberar moléculas de baixa massa molecular que serão absorvidas pelos microrganismos, servindo como indutoras para a produção das ectoenzimas (Chróst, 1991). Esses microrganismos são parte fundamental dos ecossistemas aquáticos, pois, disponibilizam nutrientes e carbono não só para eles mesmos como também para outros microrganismos não produtores dessas enzimas (Chróst, 1991).

As enzimas mais importantes relacionadas à decomposição do carbono orgânico particulado são as envolvidas na degradação de material lignocelulósico (Sinsabaugh, 1991). Como estes compostos não contêm N ou P, é necessário que os microrganismos produzam enzimas que hidrolisem proteínas e peptídeo-glicanos (principais fontes de N orgânico) e que mineralizem o P de ácidos nucléicos, fosfolipídeos e outros compostos (Alisson e Vitousek, 2004).

1.4.1 - Celulose

Encontrada principalmente como componente estrutural da parede celular de plantas e algas, a celulose é o biopolímero mais abundante da biosfera (Mansfield e Meder, 2003). A fixação anual de CO₂ pela fotossíntese produz cerca de 10¹¹ toneladas de material vegetal (MS), sendo quase metade desse material formado por celulose (Leschine, 1995).

Esse polímero é formado por unidades de D-glicose conectadas por ligações glicosídicas β-(1,4), formando longas cadeias lineares, essas, conectadas por pontes de hidrogênio. As fibras de celulose são organizadas paralelamente em uma forma cristalina, sendo resistentes à degradação, porém, um percentual menor se apresenta em uma forma não organizada, conhecida como celulose amorfa, que é mais suscetível à degradação (Pérez, et al., 2002). Em vegetais superiores, as fibras de celulose estão

associadas a outros compostos estruturais como a lignina e a hemicelulose, tornando ainda mais complexa sua estrutura (Mansfield e Meder, 2003). As fibras de celulose ficam envoltas em uma matriz de hemicelulose, que preenche as lacunas formadas entre as fibras e permitindo o acoplamento com a lignina (Atalla et al., 1993). As diferentes formações dessa matriz são um aspecto limitante das taxas de utilização da celulose (Lynd, et al., 2002).

Através da ação de enzimas hidrolíticas, a celulose é convertida em moléculas de glicose que podem ser assimiladas pelos microrganismos. Para tanto, esses microrganismos produzem múltiplas enzimas em um conjunto denominado de sistema enzimático (Warren, 1996). Nesse sistema as principais enzimas envolvidas são (i) endoglucanases ou 1,4 β -D-glucano-4-glucanohidrolases (EC 3.2.1.4), (ii) exoglucanases (EC 3.2.1.74 e EC 3.2.1.91) e (iii) β -glicosidases (EC 3.2.1.21) (Ahmed et al., 2001). As endoglucanases hidrolisam randomicamente as ligações β -1,4-glicosídicas da cadeia, gerando oligossacarídeos com novas terminações, que se tornam disponíveis para a ação das exoglucanases sobre essas terminações, liberando celobiose. Finalizando o processo, as β -glicosidases hidrolizam a celobiose em glicose (Lynd et al., 2002; Cunha-Santino et al., 2008).

Tomme et al. (1995) descreveram os dois principais sistemas que atuam na hidrólise da celulose: sistemas não-complexados e sistemas complexados. Sistemas não-complexados são, normalmente, produzidos por organismos aeróbios. Esses organismos produzem um *pool* de endoglucanases, exoglucanases e celobiohidrolases que, liberadas no meio, irão agir em sinergia no substrato. Os sistemas complexados são típicos dos organismos anaeróbios. Nestes sistemas, as celulasas são organizadas de forma que sua ação seja coletiva. Em muitos casos, esses microrganismos produzem celulosomas (organelas extracelulares onde ocorrem as celulasas, em associação com outras proteínas). Estudos mostram que a atividade dos celulosomas na celulase cristalina pode ser 50 vezes maior do que em sistemas extracelulares não-complexados (Gama e Mota, 1997).

A habilidade de degradar celulose ocorre em diversos grupos de fungos e bactérias. Os fungos são os agentes mais conhecidos da decomposição de compostos lignocelulósicos, em especial *Trichoderma reesei* e *Phanerochaete chrysosporium* (Pérez, et al., 2002). A capacidade celulolítica está presente entre fungos aeróbios e leveduras. Segundo Lynd et al. (2002), as subdivisões Ascomycetos, Basidiomycetos e Deuteromycetos são as que apresentam o maior número de espécies celulolíticas. O

sistema de degradação da celulose mais conhecido entre as bactérias é o de *Clostridium*, usado como modelo do sistema anaeróbio de hidrólise da celulose. As bactérias celulolíticas podem ser divididas em: (i) anaeróbias fermentativas, geralmente relacionadas ao gênero *Clostridium*, (ii) aeróbias gram-positivas e (iii) aeróbias deslizantes (Lynd et al., 2002).

É importante destacar que a ocorrência de consórcios de microrganismos em ambientes naturais contribui para a melhor utilização da celulose. Essas comunidades são formadas não só por bactérias e fungos celulolíticos, mas também por organismos que não possuem a capacidade de hidrolisar a celulose, mas que utilizam os produtos liberados nessa degradação (Lynd et al., 2002).

1.4.2 – Hemicelulose

As hemiceluloses formam um grande grupo de polissacarídeos de baixo peso molecular presentes nas paredes celulares vegetais (Bian et al., 2010). Este grupo representa o segundo polissacarídeo mais abundante da biosfera, podendo compreender de 20 a 35% da biomassa dos compostos lignocelulósicos (Saha, 2003). São formadas, principalmente, por D-xilose, D-manose, D-galactose, D-glucose, L-arabionose, ácidos 4-O-metil-glucourônico, D-galactourônico e D-glucourônico ligados, na maioria das vezes, por ligações glicosídicas β -1,4 (Pérez et al., 2002). As hemiceluloses mais comuns são as xilanas, encontradas, principalmente, em espécies vegetais folhosas. Essas hemiceluloses são heteropolissacarídeos formados por uma cadeia principal homopolimérica, com cadeias laterais de β -D-xilopiranosose (Cunha-Santino et al., 2008). Outras hemiceluloses contêm outros açúcares, mas, assim como a xilana, são todas não-cristalinas, ramificadas e ionizadas (Ahmed et al., 2001). Segundo Atalla et al. (1993), a função mais conhecida das hemiceluloses é a formação da matriz que envolve as fibras de celulose, preenchendo as lacunas e ligando essas fibras à lignina. Porém, o autor sugere que a hemicelulose exerça um importante papel na regulação da estrutura terciária na formação da parede celular.

Quando comparadas à celulose, hemiceluloses são polímeros facilmente hidrolisáveis e não formam agregados, mesmo quando co-cristalizados com cadeias de celulose (Pérez et al., 2002). Para a hidrólise de toda gama de hemiceluloses é necessária a ação de um conjunto de, aproximadamente, 24 enzimas (Ahmed et al., 2001) da qual ocorre a liberação de monômeros de açúcar e ácido acético. A hidrólise

total da xilana ocorre com a ação de duas enzimas principais (1,4- β -endoxilânase e β -xilosidase) e várias enzimas acessórias (α -L-arabinofuranosidase, α -glucuronidase, acetilxilanoesterase, ácido ferúlico esterase e ácido p-cumárico esterase). A 1,4- β -endoxilânase gera oligossacarídeos da quebra da xilana e a β -xilosidase atua nos xilano-oligossacarídeos, produzindo xilose, enquanto as enzimas acessórias hidrolisam xilanas e manoses atuando em sinergia (Saha, 2003; Pérez et al., 2002).

Apesar de serem menos resistentes à degradação do que a celulose, a hidrólise da hemicelulose é um processo complexo no qual as enzimas podem ser produzidas como isoenzimas (algumas com domínios de ligação com celulose, outras fazendo parte de proteínas de domínio múltiplo) (Ahmed et al., 2001). A ligação entre a degradação de celulose e hemicelulose também se dá através dos sistemas enzimáticos celulolíticos que podem agir na hemicelulose e por enzimas específicas da hemicelulose que são coproduzidas por organismos celulolíticos (Lynd, 2002).

1.4.3 – Lignina

Com uma estrutura diferente da celulose e hemicelulose, a lignina é formada por subunidades aromáticas de fenil-propano (p-hidroxifenil-propano, guaiacilpropano e siringilpropano) conectadas por ligações C-C e C-O-C (Kirk e Cullen, 1998). A lignina é um polímero extremamente grande e altamente ramificado (Hammel, 1997), características que definem sua alta refratibilidade. Existe uma grande diversidade estrutural das moléculas de lignina, em relação às subunidades, de acordo com a espécie vegetal. As moléculas de lignina se ligam às de hemicelulose por ligações covalentes de diferentes tipos, formando a matriz que envolve as fibras de celulose (Kirk, 1998). Entre as funções da lignina se destacam o suporte estrutural, impermeabilidade e resistência ao ataque microbiano e *stress* oxidativo (Pérez et al., 2002).

Componente da MOP mais resistente à degradação, a quebra enzimática da lignina possui características particulares. Devido à presença das ligações estáveis C-C e C-O-C, a degradação é oxidativa, não ocorrendo hidrólise como na celulose e hemicelulose. Os agentes lignolíticos são menos específicos do que comumente observado em processos catalíticos biológicos, devido à estrutura do polímero ser formada por uma mistura de unidades estereoirregulares (Hamel, 1997). As principais enzimas envolvidas na oxidação da lignina são as peroxidases (lignina peroxidase (LiP) e manganês-dependente peroxidase (MnP)) e as fenol-oxidases (Li et al., 2009).

Peroxidases são enzimas que necessitam do peróxido de hidrogênio (H_2O_2) para a atividade catalítica e atuam em diversos tipos de funções como a clivagem das ligações C-C, hidroxilação e oxidação e na clivagem do anel aromático (Lynch e Hobbie 1988). As LiPs são peroxidases com poder de oxidação maior do que as peroxidases típicas, oxidando não só fenóis, como também estruturas não-fenólicas da lignina e outros éteres aromáticos (Kersten et al., 1990). As MnPs são peroxidases em que o Mn (II) é o doador obrigatório de elétrons. A função dessas enzimas está relacionada, provavelmente, à liberação de oxidantes de baixo peso molecular necessários na penetração da matriz lignocelulósica (Hammel, 1997). As fenol-oxidases podem ser divididas em lacases e polifenol-oxidases. As lacases são oxidases de cobre azul que catalisam a oxidação de substâncias fenólicas e outras substâncias ricas em elétrons. Sua função está relacionada à oxidação de unidades fenólicas em radicais fenoxi, que podem levar à degradação de outras estruturas (Hammel, 1997). As polifenol-oxidases são produzidas por bactérias, fungos e animais (Mayer, 2006) e estão envolvidas na degradação de fenóis de estrutura complexa como antocianinas e flavonóides (Finger, 1994).

Entre os microrganismos com capacidade de oxidar a lignina, os mais eficientes são os fungos de degradação branca (Pérez et al., 2002), esses basidiomicetos exercem um papel chave na degradação da lignina. Os estudos desses fungos formaram a base para o entendimento do sistema da degradação da lignina. Outros grupos, como o dos fungos de degradação marrom, não a degradam completamente; mas, conseguem modificar a estrutura da lignina (Li et al., 2009). A grande maioria dos estudos sobre a degradação da lignina e os microrganismos envolvidos neste processo é sobre ambientes terrestres. Segundo Bucher et al. (2004), levando em consideração a grande diversidade de fungos em ambientes aquáticos continentais, pode-se assumir que os fungos também exerçam um papel fundamental na degradação da lignina nesses sistemas e, comparadas aos fungos, as bactérias exercem um papel superficial nesse processo. Porém, uma revisão feita por Li et al. (2009) enfatiza a importância das bactérias decompositoras de ligninas, principalmente em ecossistemas aquáticos, tanto aeróbias como anaeróbias.

1.5 – Contextualização

Sistemas tropicais produzem anualmente grandes quantidades de detritos, sob a forma de MOD e MOP. Existe um consenso entre a comunidade científica de que estudos sobre enzimas extracelulares envolvidas na decomposição podem gerar informações importantes sobre a ciclagem de nutrientes e carbono do ecossistema (Rejmánjová e Sirová, 2007). E mesmo com a importância da região tropical, em termos globais, em relação aos processos de decomposição, poucos são os estudos envolvendo a decomposição enzimática em sistemas aquáticos nestas regiões (Rejmánjová e Sirová, 2007; Siong et al., 2006; Bucher, et al. 2004).

No Brasil, o Laboratório de Biensaios e Modelagem Matemática – UFSCar vem publicando estudos *in vitro* sobre a decomposição enzimática de macrófitas aquáticas desde 2007 (Cunha-Santino e Bianchini Jr., 2007; Cunha-Santino et al., 2008; Nunes et al., 2011).

2. HIPÓTESE

Este estudo admite *a priori* que os valores mais elevados dos parâmetros de decomposição dos detritos de macrófitas aquáticas (perda de massa, coeficientes de degradação e atividade enzimática) tendem a ser observados em:

- Ambientes com comunidade microbiana melhor estabelecida e maior relação biomassa de detritos/ área, como a Lagoa do Óleo quando comparada à Represa do Beija-Flor.
- Detritos decompostos na camada superficial do sedimento, local com maior disponibilidade de nutrientes e maior número de microrganismos, quando comparado à superfície.
- Espécies de macrófitas aquáticas que geram detritos de melhor qualidade química (*i.e.* baixo teor de fibras e de razão C:N).

3. OBJETIVOS

Diante da importância dos processos de mineralização para o entendimento dos ciclos biogeoquímicos em ambientes aquáticos e tendo em vista o detalhamento desses processos através do estudo das atividades enzimáticas dos microrganismos que atuam sobre os detritos de macrófitas aquáticas, este estudo apresenta os seguintes objetivos:

- Determinar a dinâmica das atividades de cinco enzimas que atuam na degradação dos detritos lignocelulósicos e correlacionar estas atividades com as perdas de massa durante a decomposição de macrófitas aquáticas.
- Analisar a sucessão e a eficiência, por um período de um ano, destas enzimas durante a decomposição das macrófitas, em função de condições químicas das plantas (teor de fibras e composição química) e ambientais (e.g. temperatura, pH, condição de oxigenação) de dois sistemas aquáticos. Analisando diferenças entre detritos decompostos na superfície e na interface sedimento-água e entre os dois ambientes (Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor).

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 - Locais de coleta

ESTAÇÃO ECOLÓGICA DO JATAÍ: Situada no município de Luiz Antônio (SP), a Estação Ecológica de Jataí (Fig. 2) ($21^{\circ} 33'$ a $21^{\circ} 37'S$ e $47^{\circ} 45'$ a $47^{\circ} 51'O$) possui uma área de 4.532,18 ha. Essa estação é formada por três tipos de ecossistemas: (a) aquático: Rio Mogi-Guaçu e 14 lagoas marginais, córregos Boa Sorte, do Beija-Flor e do Cafundó e a Represa do Beija-Flor; (b) terrestre sujeito a alagamentos e (c) terrestre: representado pela vegetação, mata de galeria, cerrado e plantação de *Pinus* e *Eucalyptus* (Santos e Mozeto, 1992; Pires, 1994). As condições climáticas da região são características do tipo AW de Köppen (Setzer, 1996) sendo possível identificar dois períodos distintos: a estação chuvosa, com temperaturas mais elevadas (de novembro a abril) e a estação seca, com temperaturas mais baixas (de maio a outubro) (Pires et al., 2000).

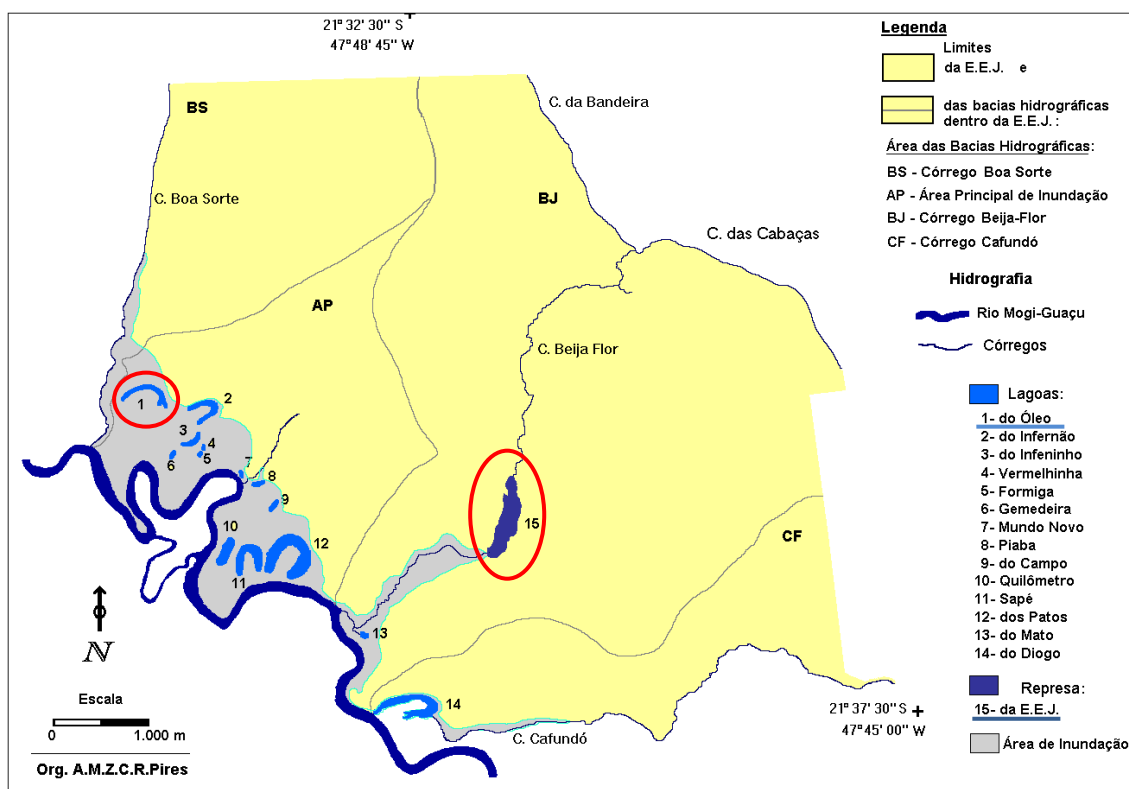


Figura 2: Estação Ecológica de Jataí (Fonte: LAPA - UFSCar)

4.1.1 - Experimento I – Lagoa do Óleo

A Lagoa do Óleo (Fig. 3) é uma lagoa marginal do Rio Mogi-Guaçu, formada pelo isolamento de alguns meandros do rio, devido aos processos de erosão e sedimentação, representando um ecossistema típico do sistema rio-planície e está localizada a 400 m do rio (Petracco, 2006). Esse sistema é classificado como uma lagoa de infiltração subterrânea (Santos e Mozeto, 1992). Sua interação com o rio não ocorre apenas quando o rio transborda, mas também quando seu nível alcança uma altura que permite a infiltração subterrânea. A Lagoa do Óleo é semelhante às outras lagoas encontrada nessa Estação Ecológica, apresentando pouca profundidade ($Z_{\text{máx}}$ 5,10 m) e pequena área (19.470 m²) (Petracco, 2006). Os valores de oxigênio dissolvido normalmente variam de 0,01 a 7,70 mg L⁻¹ na superfície e de 0,88 a 2,91 mg L⁻¹ na interface sedimento-água. Os valores de pH são baixos (4,01 a 6,79), caracterizando uma lagoa ácida (Cunha-Santino, 2003). A comunidade de macrófitas aquáticas é bem desenvolvida, formada por espécies emergentes, flutuantes e submersas. As espécies encontradas nessa lagoa são: *Cabomba furcata* Schult. e Schult. F., *Egeria najas* Planch., *Utricularia breviscapa* Griseb, *Ludwigia inclinata* (L.f.) Raven, *Salvinia molesta* Mitchell, *Ricciocarpus natans* (L.) Corda, *Eichhornia azurea* Kunth., *Polygonum meissnerianum* Cham. e Schltr., *Oxycaryum cubense* (Poepp. e Kunth) e *Cyperus giganteus* Vahl. (Nunes et al., 2011).



Figura 3: Imagem de satélite da Lagoa do Óleo (Fonte: <http://maps.google.com.br>)

4.1.2 - Experimento II – Represa do Beija-Flor

A Represa do Beija-Flor (Fig. 4) foi formada pelo represamento do Córrego do Beija-Flor (afluente do Rio Mogi-Guaçu) em 1965. Localizada na cota entre 520-530 metros, a 300 metros da foz do Córrego do Beija-Flor com o Rio Mogi-Guaçu, possui uma área de 17,54 ha (Pires, 1994). Sua margem direita apresenta vegetação arbórea e arbustiva densa, já na margem esquerda, a vegetação se restringe a elementos arbóreos esparsos (Rodrigues, 1997). A comunidade de macrófitas aquáticas é composta por diversas formas de vida (emergentes, flutuantes, submersas), entre elas citam-se as espécies *Cabomba* sp., *Utricularia* sp., *Pontederia* sp. *Eichhornia azurea*, *Salvinia molesta*, *Eleocharis* sp. e *Nymphaea* sp.



Figura 4: Imagem de satélite da Represa do Beija-Flor (Fonte: <http://maps.google.com.br>)

4.2 – Espécies de Macrófitas Aquáticas Utilizadas nos Experimentos

Para cada experimento, foi utilizada uma espécie de macrófita aquática flutuante-livre (*Salvinia molesta* Mitchell), uma espécie flutuante-fixa (*Eichhornia azurea* (Sw) Kunth) e uma espécie emergente (*Cyperus giganteus* Vahl (Lagoa do Óleo) e *Eleocharis* sp. (Represa do Beija-Flor)).

Salvinia molesta Mitchell (Fig. 5): Pertencente à família Salviniaceae, essa espécie é classificada como flutuante-livre, com folhas revestidas de pelos, tem como

principal característica a apresentação de três formas de crescimento com diferentes fenótipos (McFarland et al., 2004). Originárias do sudeste brasileiro, (Forno, 1983) são muito comuns em reservatórios no Brasil, quando em densidades elevadas são fonte de problemas na geração de energia hidrelétrica.



Figura 5: *Salvinia molesta* (Fonte: www.dmr.state.ms.us)

***Eichhornia azurea* (Swartz) Kunth (Fig. 6)**: Pertencente à família Pontederiaceae, essa espécie é classificada como um erva aquática flutuante fixa, perene e caracteriza-se por crescer em ziguezague, atingindo de 1 a 8 m de comprimento e por serem rizomatosas (Pott e Pott, 2000). Possui folhas pecioladas, com bainha larga que envolve o caule na base, sagitadas ou ovaladas e com pecíolo inflado (Joly, 1977).



Figura 6: *Eichhornia azurea* (Fonte: www.unicamp.br)

***Cyperus giganteus* Vahl (Fig. 7)**: Pertencente à família Cyperaceae, essa espécie é classificada como emergente, rizomatosa, perene, ereta, de 1,5 a 3,0 m de altura que floresce de janeiro a maio. É encontrada nas Américas, do México à América do Sul, no Brasil, Argentina, Uruguai, Paraguai e Bolívia em lagoas permanentes ou

temporárias, vazantes e planícies de inundação de rios, solos arenosos ou argilosos (Pott e Pott, 2000).



Figura 7: *Cyperus giganteus* (Fonte: www.unicamp.br)

Eleocharis sp. (Fig. 8): Pertencente à família Cyperaceae, o gênero *Eleocharis* é cosmopolita, com aproximadamente 200 espécies. Seus representantes habitam solos úmidos ou inundados e podem estar parcialmente ou totalmente submersos (Trevisan e Boldrini, 2008).



Figura 8: *Eleocharis* sp. (Fonte: www.unicamp.br)

4.3 - Procedimentos de laboratório

A coleta de plantas na Lagoa do Óleo foi realizada em duas etapas (dezembro de 2007 e janeiro de 2008). Na Represa do Beija-Flor a coleta de plantas foi realizada em dezembro de 2008 em uma única etapa. Após a coleta, as plantas foram levadas ao laboratório e lavadas em água corrente, para remoção de material aderido. Posteriormente, as plantas foram levadas à estufa, em temperatura entre 40 e 50 °C até peso constante. Após a secagem, as plantas foram fragmentadas (fragmentos entre 5 e 8 cm), com exceção da *Salvinia molesta* (que foi mantida íntegra devido ao pequeno tamanho dos indivíduos). Durante o preparo dos litter bags, os fragmentos tiveram suas massas determinadas por gravimetria.

4.3.1 - Preparação e incubação dos litter bags:

EXPERIMENTO I (LAGOA DO ÓLEO): Utilizando os dois lotes de plantas, foram preparados 216 *litter bags* (20 × 20 cm; ϕ de poro = 0,4 mm) com fragmentos de *Salvinia molesta* (10 g (MS)), *Eichhornia azurea* e *Cyperus giganteus* (15 g (MS)), previamente secos. Os *litter bags* foram incubados em três pontos diferentes, em duas profundidades (superfície e interface sedimento-água) na Lagoa do Óleo em janeiro de 2008. Os pontos de incubação foram escolhidos de acordo com a maior ocorrência da macrófita correspondente na lagoa. Nos dias amostrais (1, 3, 5, 30, 60, 100, 120, 150, 200, 250, 300 e 350) três *litter bags* de cada ponto de incubação, nas duas profundidades foram coletados e levados ao laboratório para análise do material particulado remanescente.



Figura 9: Pontos de incubação dos litter bags na Lagoa do Óleo: (a) *Salvinia molesta*, (b) *Eichhornia azurea* e (c) *Cyperus giganteus*

EXPERIMENTO II (REPRESA DO BEIJA-FLOR): Foram preparados 216 *litter bags* (20 × 20 cm; ϕ de poro = 0,4 mm) com fragmentos de *Salvinia molesta* (10 g (MS)), *Eichhornia azurea* e *Eleocharis* sp. (15 g (MS)), previamente secos (lote único). Os *litter bags* foram incubados em três pontos diferentes, em duas profundidades (superfície e interface sedimento-água) na Represa do Beija-Flor, em janeiro de 2009. Os pontos de incubação foram escolhidos de acordo com a maior ocorrência da macrófita correspondente na represa. Nos dias amostrais (1, 3, 5, 30, 60, 90, 120, 150, 200, 250, 300 e 350) três *litter bags* de cada profundidade foram coletados e levados ao laboratório para análise do material particulado remanescente.



Figura 10: Pontos de incubação dos litter bags na Represa do Beija-Flor: (a) *Salvinia molesta*, (b) *Eichhornia azurea* e (c) *Eleocharis sp*

4.4 - Análises realizadas

As seguintes análises foram realizadas durante a execução dos experimentos I (Lagoa do Óleo) e II (Represa do Beija-Flor).

4.4.1 – Análises de Água

Variáveis físicas e químicas: Os valores de pH, condutividade elétrica (CE), concentração de oxigênio dissolvido (OD) e temperatura foram determinados nos dias amostrais por uma sonda multi-parâmetros (Horiba U-10).

Concentração de Nitrogênio e Fósforo: Os métodos para determinação das concentrações de N e P da água da superfície e interface s-a da Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor estão citados na Tabela I:

Tabela I: Métodos utilizados na determinação de nutrientes da água

Nutriente	Método	Referência
N-NO ₃ ⁻	Espectrofotométrico	Mackereth et al., 1978
N-NO ₂ ⁻	Espectrofotométrico	Strickand e Parsons, 1960
N-NH ₄ ⁺	Espectrofotométrico	Koroleff, 1976
N-orgânico	Titulometria	Vogel, 1992
P total	Espectrofotométrico	Strickand e Parsons, 1960

Carbono dissolvido: Os valores de carbono dissolvido total (CT), orgânico (COD) e inorgânico (CID) foram determinados por combustão controlada e detecção no infravermelho, por um analisador de carbono (TOC 5000A – Shimadzu).

4.4.2 – Análises de Matéria Orgânica Particulada

Obtenção do extrato enzimático: Para obtenção do extrato enzimático foram utilizados 2,0 g (MF) de detritos homogeneizados (Ultra-Turrax IKA - T10 basic) em 10 mL de tampão acetato (pH 5,2) por 30s e, posteriormente, homogeneizados em ultrassom (Ultracleaner 1400A - Unique) por 2 minutos em tubos de ensaio. As amostras foram centrifugadas (centrífuga Megafuge 3.0R – Heraeus/ 30 min, 4 °C e 2.191 × g) e o sobrenadante resultante da homogeneização, foi utilizado na determinação de atividade enzimática (Fioretto et al., 2000; Kourtev et al., 2002). Foram preparadas três réplicas de extrato enzimático para cada amostra. A determinação da atividade de cada enzima foi realizada com duas amostras de cada réplica.

Determinação da atividade celulolítica: A atividade celulolítica C₁ (ação sinérgica das enzimas endoglucanase: EC 3.2.1.4 e exo-glicanase: EC 3.2.1.91) foi determinada pelo método de Mandels et al. (1976), que consiste em determinar os açúcares redutores liberados pela ação da celulase C₁ sobre um substrato cristalino. A mistura de reação é constituída de 50 mg de papel de filtro Whatman n° 1 (tiras de 1 × 6 cm) em 2 mL de tampão citrato de sódio 0,05M (pH 4,8) e 3,5 mL do extrato enzimático. As amostras foram incubadas por 60 minutos a 50 °C. Após esse período, 1 mL de amostra foi retirado e realizada a quantificação dos açúcares redutores pelo método de Somogyi (1952). As determinações das concentrações de açúcar redutor foram realizadas em espectrofotômetro com leitura a 540 nm e comparadas a uma curva

padrão previamente elaborada com glicose. Nesse caso, uma unidade de atividade corresponde a 1 μmol de glicose liberado por minuto de reação por mililitro.

Determinação da β -xilanase (EC 3.2.1.8): A atividade da β -xilanase foi determinada pelo método de Highley (1997), que consiste em determinar os açúcares redutores liberados sobre um extrato de xilana. A mistura de reação é constituída de 1,8 mL de solução de xilana (1%) preparada em 100 mL de tampão Na-citrato 0,05M em pH 5,3 e 1,2 mL do extrato enzimático. As amostras foram incubadas por 5 minutos a 50 °C. Após esse período, 1 mL de amostra foi retirado e realizada a quantificação dos açúcares redutores pelo método de Somogyi (1952). As concentrações de açúcar redutor nas amostras foram determinadas por espectrofotômetro com leitura a 540 nm e comparadas à curva padrão previamente elaborada com xilana. Uma unidade de atividade corresponde a 1 μmol de xilose liberado por minuto de reação por mililitro.

Determinação da atividade da β -1,4-glicosidase (EC 3.2.1.21): Para a avaliação da atividade de β -1,4-glicosidase, 2 mL do sobrenadante do extrato enzimático foram incubados a 20 °C por 2h com uma solução de p-Nitrofenil- β -D-glicopiranosidase 0,02 M. Após esse período, as amostras foram centrifugadas a $2.191 \times g$ por 5 min e 1 mL do sobrenadante foi transferido para um tubo com 0,2 mL de solução de hidróxido de sódio 1N, as concentrações dessas amostras foram determinadas por espectrofotômetro com leitura a 410 nm (Kourtev et al., 2002). Os resultados foram expressos em μmol de substrato. $\text{g}^{-1} \text{h}^{-1}$.

Determinação da atividade da peroxidase (EC 1.11.1.7) e da polifenol oxidase (EC 1.10.3.2): Para a avaliação da atividade dessas enzimas, 2 mL do sobrenadante do extrato enzimático foram incubados por 1h a 20 °C com o respectivo substrato (Kourtev et al., 2002). Para peroxidase o substrato utilizado foi a mistura de reação (de 2,5 mM de 4-aminoantipirina e 17 mM de fenol), seguida de adição de H_2O_2 antes da leitura a 510 nm em espectrofotômetro. Para polifenol oxidase o substrato utilizado foi uma solução de catecol (0,05M) e a leitura foi realizada espectrofotometricamente a 410 nm. Os resultados foram expressos em μmol de substrato. $\text{g}^{-1} \text{h}^{-1}$.

Teor de Nitrogênio: A determinação do teor de nitrogênio nos detritos foi realizada pelo método tritrimétrico (N-Kjeldahl) descrito por Allen et al. (1974). Foram analisadas três réplicas de cada amostra de detrito.

Teor de Fósforo: O teor de fósforo nos detritos foi determinado pelo método colorimétrico de Mackreth et al. (1978). Foram analisadas três réplicas de cada amostra de detrito.

Teor de celulose: A análise do teor de celulose dos remanescentes particulados foi efetuada pela digestão ácida (ácido acético e nítrico), lavagem (etanol, benzeno e éter), seguida de análise gravimétrica, adaptados dos métodos sugeridos por Clampton e Maynard (1938). Foram analisadas três réplicas de cada amostra de detrito.

Teor de lignina: O teor de lignina foi determinado pela lavagem das amostras em éter, seguida de digestão ácida (ácido sulfúrico) e análise gravimétrica adaptados dos métodos sugeridos por Allen et al. (1974). Foram analisadas três réplicas de cada amostra de detrito.

Teor de cinzas: O teor de cinzas das amostras dos detritos particulados e do sedimento foi determinado por método gravimétrico, em mufla (Edgcon 3P) durante 2 horas à 550°C (Wetzel e Likens, 1991). Foram analisadas três réplicas de cada amostra de detrito.

Razão C:N e C:P: Para o cálculo das razão de C:N e C:P foi considerado o valor médio de 39% de carbono para macrófitas aquáticas (Bianchini Jr. e Cunha-Santino, 2008).

4.5– Modelagem Matemática

Modelagem matemática da perda de massa: a variação temporal da matéria orgânica particulada remanescente livre de cinzas foi ajustada a um modelo bifásico de decaimento (Lousier e Parkinson, 1976) com regressão não-linear utilizando o algoritmo iterativo Levenberg-Marquardt (Press et al., 1993) de acordo com a Equação 1:

$$MOP = (MOP_{LS} \times e^{-k_T t}) + (MOP_R \times e^{k_R t}) \quad (1)$$

em que: MOP_{LS} = teor inicial de matéria orgânica particulada lábil solúvel (%); MOP_R = teor inicial de matéria orgânica particulada refratária (%); $k_t = k_1 + k_2$; coeficiente global de perda de massa (= coeficiente de mineralização lábil (k_1) + coeficiente de dissolução do lixiviado (k_2) (dia^{-1})); k_R = coeficiente de perda de massa da MOP_R (dia^{-1}).

O tempo de meia-vida ($t_{1/2}$) do decaimento da matéria orgânica foi calculado pela Equação 2 (Bianchini Jr., 2003):

$$t_{1/2} = \ln(0.5) / -k \quad (2)$$

Análise estatística: As análises estatísticas utilizadas nas variáveis físicas e químicas, perda de massa e atividade enzimática dos detritos foram conduzidas utilizando um teste de variância não-paramétrico (Kruskall-Wallis), os valores foram considerados significativos quando $p \leq 0,05$ e efetuados pelo PAST®.

Para a análise dos fatores que influenciaram a atividade enzimática total (perda de massa, k_R e ganho de N) foram utilizadas regressões lineares simples. Posteriormente, as regressões foram utilizadas para avaliar a enzima que exerceu maior influência sobre a perda de massa dos detritos.

5. RESULTADOS

5.1- Variáveis físicas e químicas

Na Lagoa do Óleo, a profundidade do ponto 1 (local de incubação de *Salvinia molesta*) variou de 1,5 a 2,5 m; esse ponto apresentou a maior oscilação nos valores de profundidade (Fig. 11). O ponto 2 (local de incubação de *Eichhornia azurea*) variou de 3,0 a 3,5 m, já o ponto 3 (local de incubação de *Cyperus giganteus*) variou de 2,2 a 3,0 m. Na Represa do Beija-Flor os três pontos de incubação não sofreram grandes alterações de profundidade durante o ano (Fig. 11). Sendo o ponto 3 (local de incubação de *Eleocharis* sp.) o mais raso, com profundidade média de 0,50 m (variando de 0,5 a 0,7 m) e o ponto 2 (local de incubação de *Eichhornia azurea*) o mais profundo, com profundidade média de 2,5 m e variação de 2,0 a 2,7 m. O ponto 1 (local de incubação de *Salvinia molesta*) teve uma profundidade média de 1,3 m e variou de 1,0 a 1,4 m.

Os valores de temperatura da água da Lagoa do Óleo e da Represa do Beija-Flor variaram de 27,8 °C a 17,4 °C e de 28,5 °C a 17,2 °C, respectivamente (Fig. 12). A temperatura média na Lagoa do Óleo foi 23,2 °C na superfície e 21,1 °C na interface sedimento-água (interface s-a). Na Represa do Beija-Flor a temperatura média na superfície foi 23,6 °C e na interface s-a 22,4 °C. Não houve diferenças significativas ($p > 0,05$) entre superfície e interface s-a. Em geral, a temperatura da água foi alta entre janeiro e abril, sofrendo uma queda entre maio e agosto e voltando a subir em setembro e novembro.

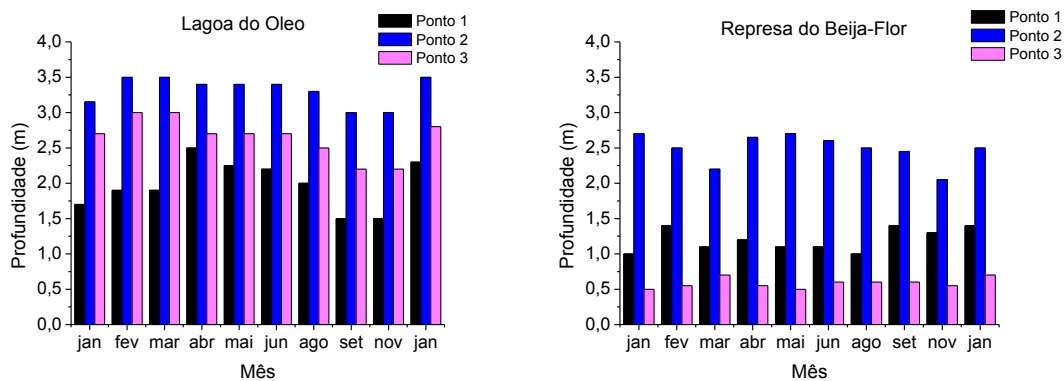


Figura 11: Valores mensais de profundidade (m) dos pontos de incubação na Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor

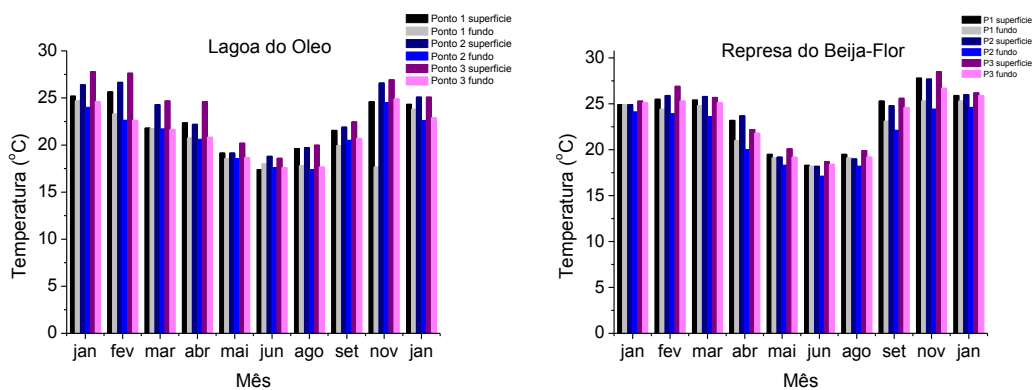


Figura 12: Valores mensais de temperatura (°C) da água (superfície e interface s-a) da Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor

Na Lagoa do Óleo, os valores de oxigênio dissolvido (OD) foram significativamente mais elevados na superfície em relação à interface s-a em todos os pontos ($p = 0,0008$ (ponto 1); $p = 0,0001$ (ponto 2); $p = 0,001$ (ponto 3)). Em geral, os meses mais quentes (setembro a abril) apresentaram valores mais elevados de OD quando comparados aos meses mais frios (maio a agosto) (Fig. 13). Os valores de OD no ponto 1 variaram de $5,54$ a $0,33 \text{ mg L}^{-1}$ na superfície (média de $2,76 \text{ mg L}^{-1}$) e de $1,62$ a $0,04 \text{ mg L}^{-1}$ na interface s-a (média de $0,57 \text{ mg L}^{-1}$). No ponto 2, os valores de OD na superfície variaram de $6,67$ a $1,43 \text{ mg L}^{-1}$ (média de $3,50 \text{ mg L}^{-1}$) e na interface s-a de $1,89$ a $0,05 \text{ mg L}^{-1}$ (média de $0,32 \text{ mg L}^{-1}$). O ponto 3 apresentou, em média, os maiores valores de OD, variando de $7,7 \text{ mg L}^{-1}$ a $0,87 \text{ mg L}^{-1}$ na superfície (média de $4,18 \text{ mg L}^{-1}$) e de $2,91 \text{ mg L}^{-1}$ a $0,12 \text{ mg L}^{-1}$ na interface s-a (média de $0,76 \text{ mg L}^{-1}$).

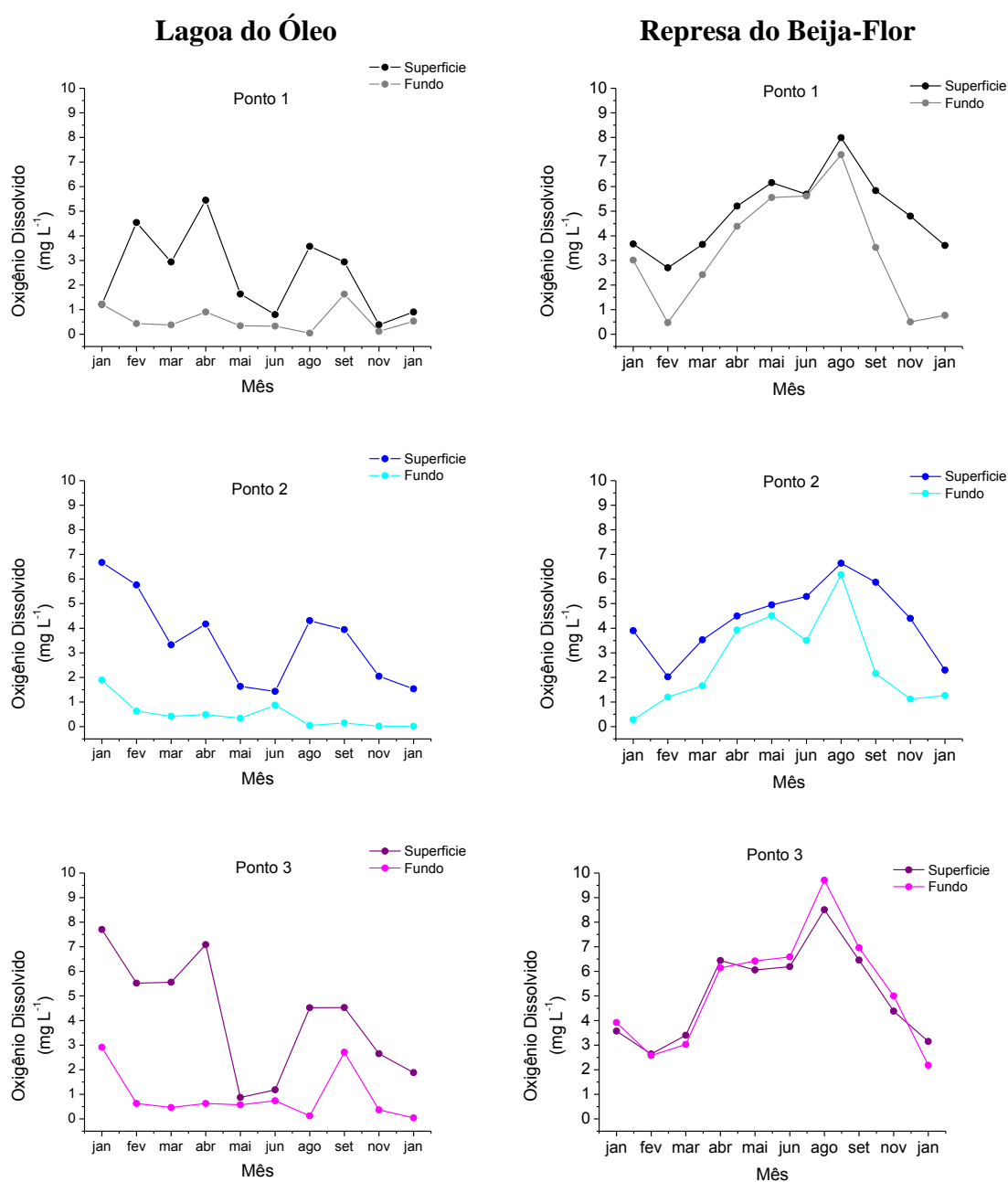


Figura 13: Valores mensais de OD (mg L^{-1}) nos pontos de incubação (superfície e interface s-a) da Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor

As concentrações de oxigênio dissolvido da Represa do Beija-Flor foram mais altas nos meses mais frios do ano (entre abril e setembro) nos três pontos, padrão oposto ao observado na Lagoa do Óleo (Fig. 13). O valor de OD no ponto 1 variou de 2,7 a $7,99 \text{ mg L}^{-1}$ na superfície (média de $4,95 \text{ mg L}^{-1}$) e de 0,47 a $7,3 \text{ mg L}^{-1}$ na interface s-a (média de $3,36 \text{ mg L}^{-1}$), não havendo diferença significativa entre as profundidades ($p > 0,05$). No ponto 2 os valores de OD variaram de 2,0 a $6,64 \text{ mg L}^{-1}$ na superfície (média

de 4,35 mg L⁻¹), valores significativamente mais altos ($p = 0,03$) do que na interface s-a, onde variaram de 0,28 a 6,18 mg L⁻¹ (média de 2,58 mg L⁻¹). O ponto 3 teve variação dos valores de OD de 2,64 a 8,51 mg L⁻¹ na superfície (média de 5,09 mg L⁻¹) e na interface s-a de 2,18 a 9,71 mg L⁻¹ (média de 5,25 mg L⁻¹), não havendo diferenças significativas entre as profundidades ($p > 0,05$). Nos pontos 1 e 2 a superfície apresentou sempre valores mais elevados, já no ponto 3 os valores de fundo foram mais elevados em alguns meses.

Na Lagoa do Óleo os valores de pH não apresentaram diferenças significativas entre os pontos ou entre as profundidades ($p > 0,05$). A variação foi de 4,0 a 6,9 durante o ano; em geral, com valores mais altos de janeiro a abril (Fig. 14). Os valores médios na superfície foram 5,36 (ponto 1), 5,14 (ponto 2) e 5,34 (ponto 3). Na interface s-a os valores médios foram 4,97 (ponto 1), 5,68 (ponto 2) e 5,46 (ponto 3).

Na Represa do Beija-Flor os valores de pH também não apresentaram diferenças significativas entre os pontos ou entre as profundidades ($p > 0,05$). Os valores médios na superfície foram 5,59 (ponto 1), 5,71 (ponto 2) e 5,65 (ponto 3) (Fig. 14). Na interface s-a os valores médios de pH foram 5,23 (ponto 1 e 2) e 5,37 (ponto 3). Os dois sistemas apresentaram padrões semelhantes de pH. Valores mais altos de janeiro a abril, apresentando uma queda a partir de maio, voltando a subir a partir de setembro (no caso da represa). Tanto a Lagoa do Óleo como a Represa do Beija-Flor são considerados ambientes ácidos, com média anual de 5,32 e 5,46, respectivamente.

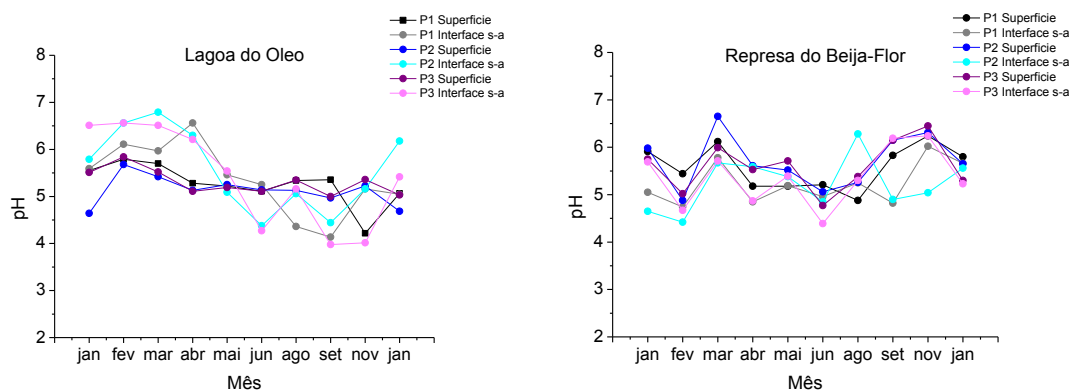


Figura 14: Valores mensais de pH (superfície e interface s-a) nos pontos de incubação da Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor

A condutividade elétrica (CE) na Lagoa do Óleo não apresentou variação sazonal em relação à temperatura (Fig. 15). Variou de 0,003 a 0,0210 mS cm⁻¹ na

superfície e de 0,003 a 0,192 mS cm^{-1} na interface s-a. O ponto 1 não apresentou diferenças significativas entre as duas profundidades ($p > 0,5$). No ponto 2 esses valores variaram de 0,003 (superfície) a 0,192 mS cm^{-1} (interface s-a), sendo os valores da interface s-a significativamente mais altos ($p = 0,001$). No ponto 3 a variação foi de 0,003 (superfície) a 0,146 mS cm^{-1} (interface s-a.), também com valores significativamente mais altos na interface s-a ($p = 0,01$).

Na Represa do Beija-Flor, a condutividade elétrica da água não apresentou diferenças significativas entre os pontos ($p > 0,5$). É possível observar um padrão sazonal no qual os valores mais altos ocorreram nos meses mais quentes enquanto nos meses mais frios (abril a agosto) esses valores foram mais baixos (Fig. 15). No ponto 1 variou de 0,008 a 0,016 mS cm^{-1} . A variação no ponto 2 foi de 0,008 a 0,017 mS cm^{-1} . No ponto 3 a CE variou de 0,007 a 0,018 mS cm^{-1} .

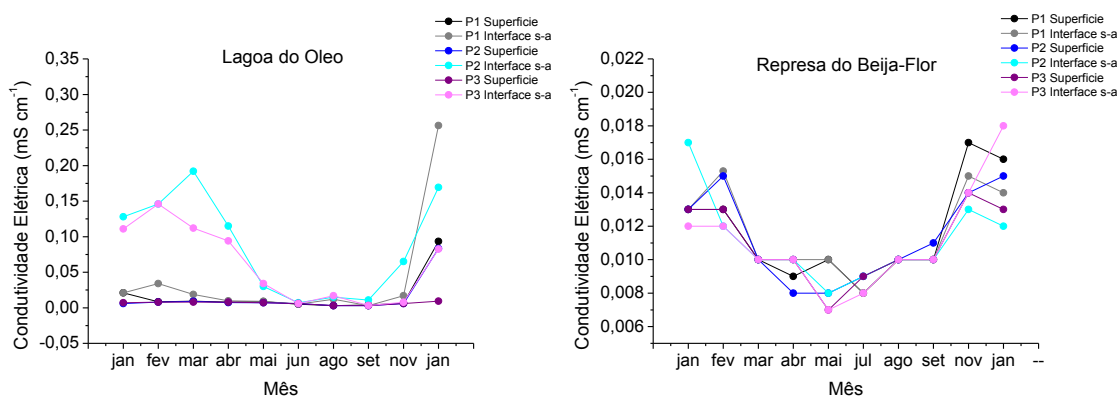


Figura 15: Valores mensais de CE (MS cm^{-1}) nos pontos de incubação (superfície e interface s-a) da Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor

As concentrações de carbono dissolvido total (CT) na Lagoa do Óleo (Fig. 16) e na Represa do Beija-Flor (Fig. 17) variaram entre 2,11 e 15,35 mg L^{-1} (com exceção de março no ponto 2 onde foi observado concentrações de CT de 25,22 mg L^{-1}). Na Lagoa do Óleo a forma predominante foi a inorgânica (CID), enquanto na Represa do Beija-Flor a forma dominante foi a orgânica (COD). Para essas variáveis não houve diferenças significativas entre as profundidades em nenhum dos sistemas ($p > 0,5$).

Lagoa do Óleo

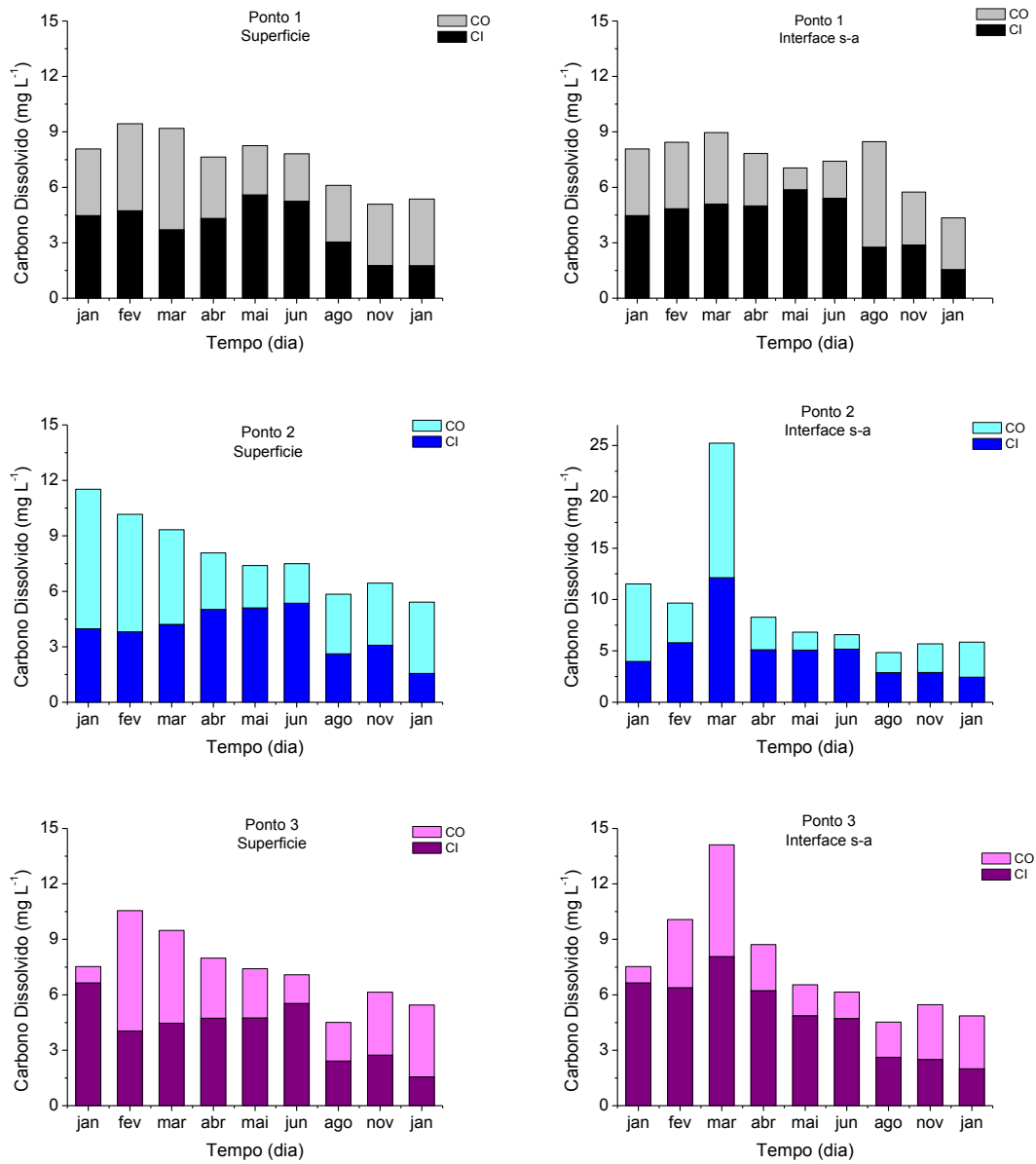


Figura 16: Valores mensais de carbono dissolvido (mg L⁻¹) nos pontos de incubação (superfície e interface s-a) da Lagoa do Óleo (CO e CI)

Represa do Beija-Flor

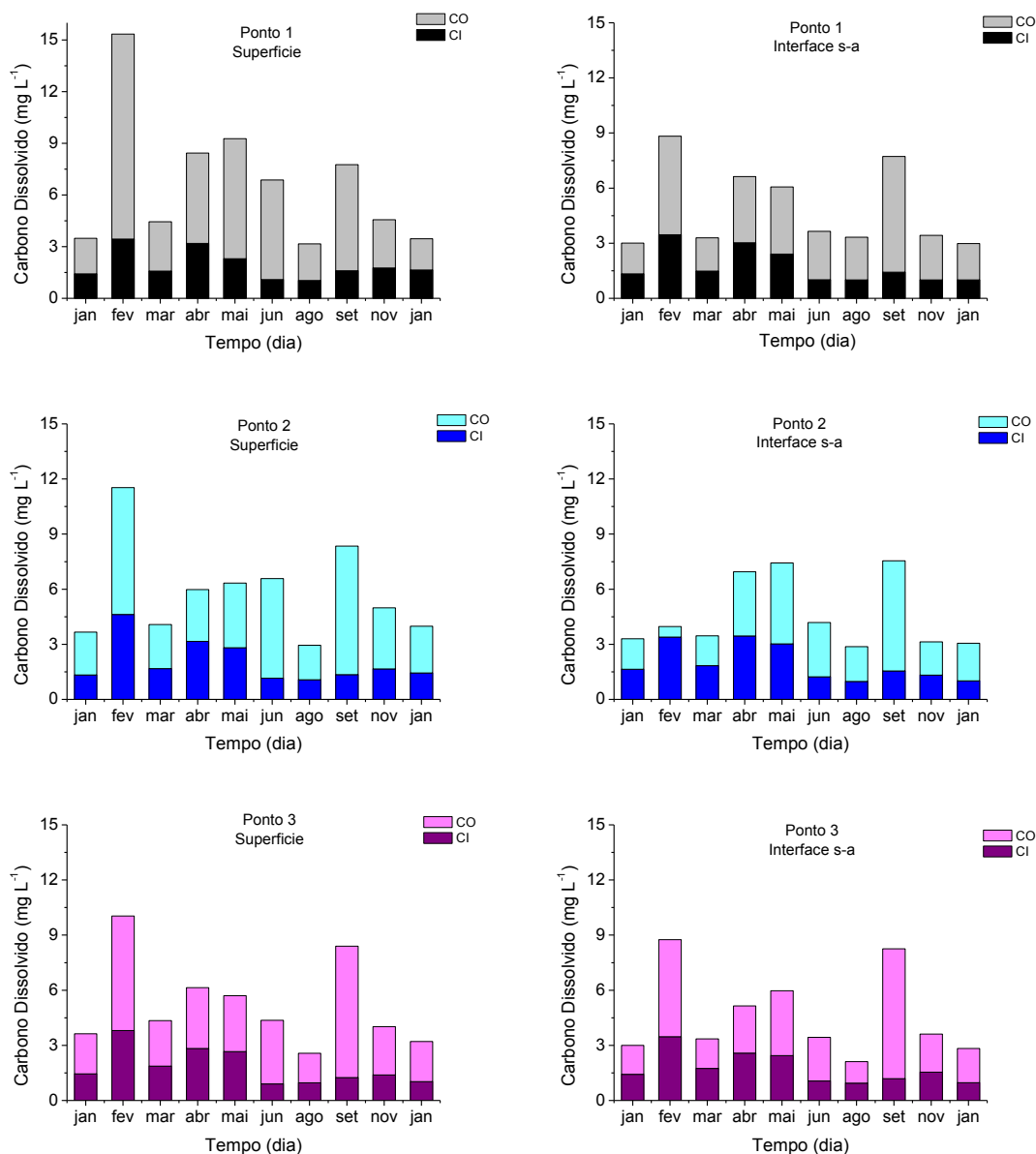


Figura 17: Valores mensais de carbono dissolvido (mg L^{-1}) nos pontos de incubação (superfície e interface s-a) da Represa do Beija-Flor (CO e CI)

A porcentagem de matéria orgânica do sedimento da Lagoa do Óleo variou entre 19% e 23% no ponto 1, entre 15% e 33% no ponto 2 e entre 24% e 30% no ponto 3. Na Represa do Beija-Flor, a fração de matéria orgânica do sedimento nos pontos coletados variou de 12% a 25% no ponto 1, no ponto 2 de 19% a 27% e no ponto 3 de 33% a 45%.

Não houve diferença significativa ($p > 0,5$) entre a concentração de nitrogênio e fósforo dos pontos de incubação nos dois sistemas, a média destes valores foi utilizada

como um valor geral do sistema. As concentrações de amônia, nitrito, nitrato e nitrogênio inorgânico não constam nos gráficos devido a estarem muito próximas ou abaixo do limite de detecção do método (Anexo I).

Na Lagoa do Óleo, o nitrogênio total ($\text{NO}_3^- + \text{N-NO}_2^- + \text{N-NH}_4^+ + \text{Norg}$) (Nt) variou entre 0,43 e 1,2 mg L^{-1} na superfície e entre 0,36 e 2,1 mg L^{-1} na interface s-a, em geral, os valores dessa profundidade foram mais altos (Fig. 18). A concentração de fósforo total (Pt) variou de 0,001 a 0,095 mg L^{-1} na superfície e de 0,001 a 0,085 mg L^{-1} na interface s-a (Fig. 18). Não foi observado padrão temporal para estas concentrações. Na Represa do Beija-Flor, o nitrogênio total (Nt) variou entre 0,43 e 1,2 mg L^{-1} na superfície e entre 0,36 e 2,1 mg L^{-1} na interface s-a, em geral, os valores dessa profundidade foram mais altos (Fig. 19). A concentração de fósforo total (Pt) variou de 0,001 a 0,095 mg L^{-1} na superfície e de 0,001 a 0,085 mg L^{-1} na interface s-a (Fig. 19).

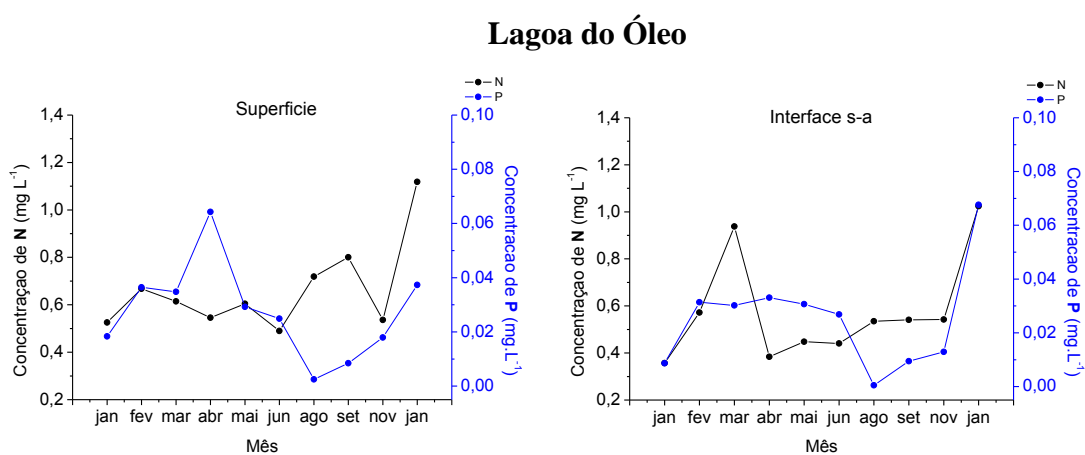


Figura 18: Concentração de N e P (mg L^{-1}) da água da Lagoa do Óleo (superfície e interface s-a)

Represa do Beija-Flor

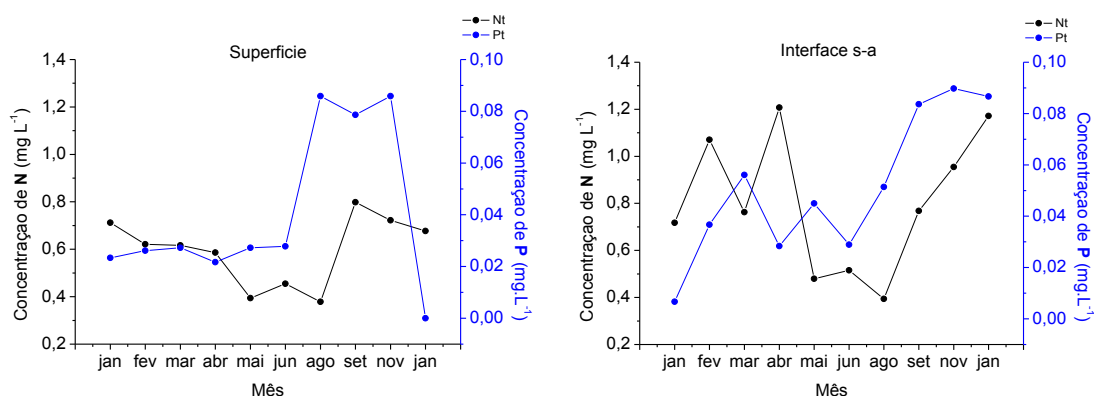


Figura 19: Concentração de N e P (mg L⁻¹) da água da Represa do Beija-Flor (superfície e interface s-a)

5.2 – Análise da Matéria Orgânica Particulada

5.2.1 - Perda de massa

As cinéticas da perda de massa dos detritos de *S. molesta*, *E. azurea*, *C. giganteus* e *Eleocharis sp.* seguiram o padrão de duplo decaimento (Fig. 20). Na Lagoa do Óleo a perda de massa inicial, representada pelo rápido decaimento da matéria orgânica particulada lábil (MOP_L), que variou de 11% (*E. azurea*) a 43% (*Salvinia molesta*) (Tab. II). Após esse período inicial, ocorreu a perda de massa da matéria orgânica particulada refratária (MOP_R), essa fração variou de 55% (*S. molesta*) a 88% (*E. azurea*) (Tab. II). O decaimento dos detritos de *S. molesta* foi significativamente mais lento ($p = 0,00002$ e $0,00008$) que o decaimento de *E. azurea* e *C. giganteus*, caracterizados pelo alto teor de MOP_L rapidamente lixiviada e pelo decaimento da MOP_R mais lento em relação às outras espécies.

Nas amostras incubadas na Represa do Beija-Flor, a fração de MOP_L variou de 9,5 % (*S. molesta*) a 34,4% (*E. azurea*) (Tab. III). A fração de MOP_R variou de 62,8% (*E. azurea*) a 89,4% (*S. molesta*). A perda de massa dos detritos de *S. molesta* foi significativamente mais lenta ($p = 0,03$ e $0,01$) quando comparada as das outras espécies. Não foram observadas diferenças significativas entre as perdas de massa na superfície e interface s-a em nenhuma espécie.

Lagoa do Óleo

Represa do Beija-Flor

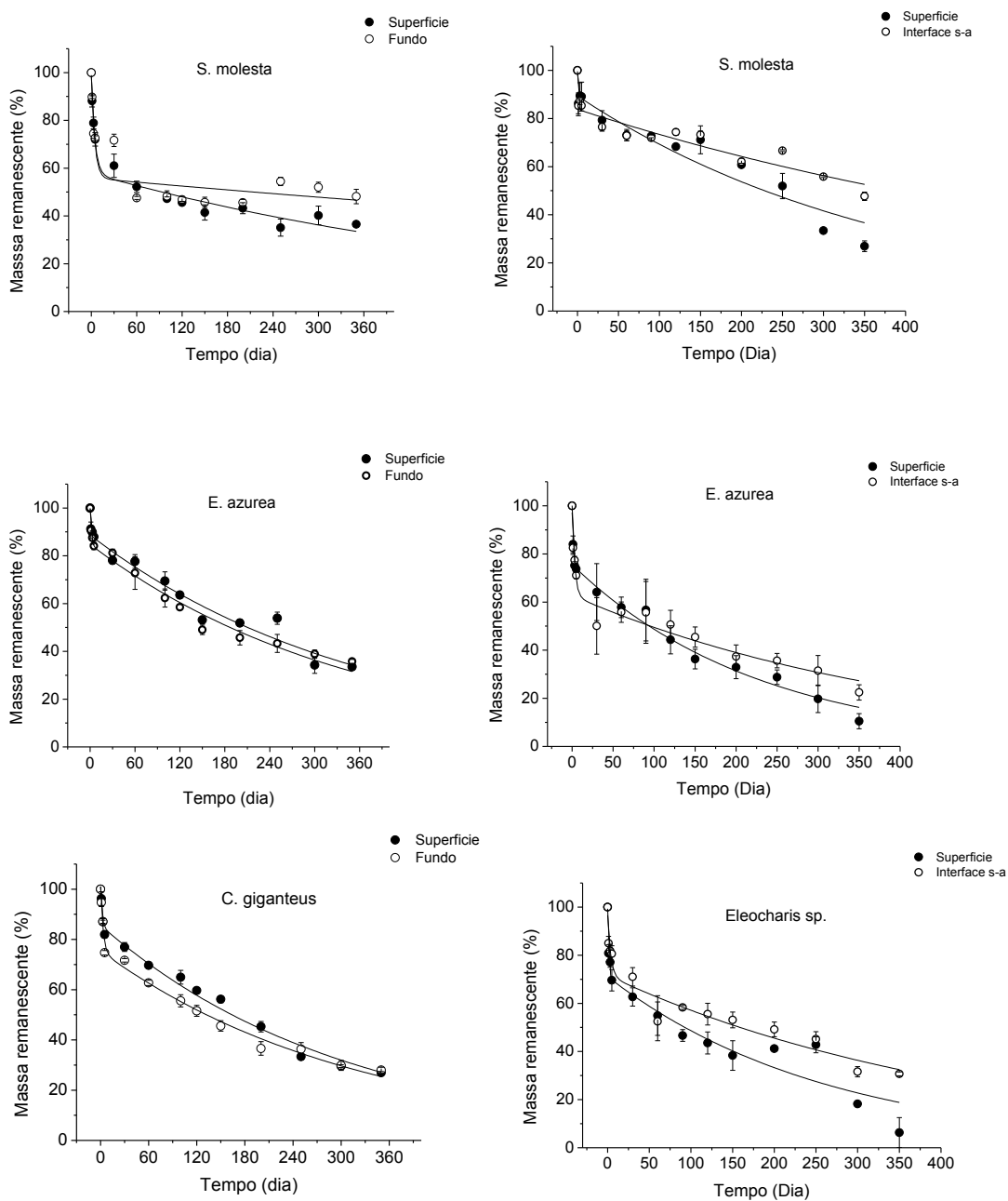


Figura 20: Variação temporal de massa remanescente (%) dos detritos de *S. molesta*, *E. azurea*, *C. giganteus* e *Eleocharis sp.* (superfície e interface s-a)

Na Lagoa do Óleo os detritos de *S. molesta* tiveram a maior porcentagem de POM_L (41% na superfície e 43% interface s-a). No entanto, os coeficientes de decaimento (k_t) foram os mais baixos ($0,22 \text{ dia}^{-1}$ na superfície e interface s-a) e consequentemente, apresentaram os maiores valores de meia-vida (3,15 dias na

superfície e interface s-a) (Tab. II). A porcentagem de MOP_L nos detritos de *E. azurea* foi a mais baixa entre as três espécies (11% na superfície e 15% interface s-a), já os valores de k_t foram os mais elevados ($1,27 \text{ dia}^{-1}$ na superfície e $0,70 \text{ dia}^{-1}$ na interface s-a), gerando os menores valores de meia-vida (menores que 1 dia nas duas profundidades) (Tab. II). Os detritos de *C. giganteus* foram os únicos a apresentar diferenças entre as profundidades no decaimento de MOP_L (15% superfície e 26% interface s-a). Os k_t foram de $0,57 \text{ dia}^{-1}$ na superfície com meia-vida de 1,22 dias e $0,33 \text{ dia}^{-1}$ na interface s-a, com meia-vida de 2,10 dias (Tab. II).

As porcentagens da fração de MOP_R nos detritos de *S. molesta* foram as menores entre as três espécies (58% na superfície e 56% na interface s-a) (Tab. II). O valor de k_R na superfície ($0,001 \text{ dia}^{-1}$) foi o dobro do encontrado na interface s-a ($0,0005 \text{ dia}^{-1}$), dessa forma, a meia-vida da MOP_R dos detritos de *S. molesta* na superfície foi a metade do valor da interface s-a. (Tab. II). Os detritos de *E. azurea* e *C. giganteus* tiveram padrões de decaimento da MOP_R similares e não apresentaram diferenças entre as profundidades. A porcentagem de MOP_R foi de 89% na superfície e 85% na interface s-a nos detritos de *E. azurea* e de 86% (superfície) e 75% (interface s-a) nos detritos de *C. giganteus*. Os valores de k_R foram de $0,002 \text{ dia}^{-1}$ para *E. azurea* e de $0,003 \text{ dia}^{-1}$ para *C. giganteus* nas duas profundidades. As meias-vidas desses detritos foram 346 e 231 dias, respectivamente (Tab. II).

Na Represa do Beija-Flor, os detritos de *S. molesta* tiveram a menor porcentagem de POM_L (9,5% na superfície e 15,8% na interface s-a), com os maiores coeficientes de decaimento (k_t) ($1,5 \text{ dia}^{-1}$ na superfície e interface s-a) e consequentemente, apresentaram os menores valores de meia-vida (0,5 dia na superfície e interface s-a) (Tab. III). As porcentagens de MOP_L nos detritos de *E. azurea* foram 24,4% na superfície e 34,4% na interface s-a. Os valores de k_t sofreram influência da profundidade, sendo de $1,05 \text{ dia}^{-1}$ na superfície e $0,31 \text{ dia}^{-1}$ na interface s-a, gerando valores de meia-vida de 0,7 dia na superfície e 2,2 dias na interface s-a (Tab. III). O decaimento de MOP_L de *Eleocharis* sp. foi de 28,2% na superfície e 25% na interface s-a. Os valores de k_t também sofreram influência da profundidade, sendo de $0,81 \text{ dia}^{-1}$ na superfície ($t_{1/2}$ 0,8 dias) e de $0,3 \text{ dia}^{-1}$ na interface s-a ($t_{1/2}$ de 2,3 dias) (Tab. III).

As porcentagens da fração de MOP_R nos detritos de *S. molesta* foram as maiores entre as três espécies (89,4% na superfície e 83,9% na interface s-a) (Tab. III). A fração de MOP_R de *E. azurea* variou de 75,6% (superfície) a 72,8% (interface s-a), já para *Eleocharis* sp. foi de 71% nas duas profundidades. Os coeficientes de decaimento (k_R)

sofreram influência da profundidade nas três espécies, sendo na superfície o dobro do valor da interface s-a. Nas amostras de *S. molesta* o k_R foi de $0,002 \text{ dia}^{-1}$ na superfície, com meia vida de 346 dias e na interface s-a o k_R foi de $0,001 \text{ dia}^{-1}$ com meia-vida de 693 dias. O valor de k_R foi semelhante para *E. azurea* e *Eleocharis* sp.: $0,004 \text{ dia}^{-1}$ na superfície ($t_{1/2}$ de 173 dias) e $0,003 \text{ dia}^{-1}$ na interface s-a ($t_{1/2}$ de 346 dias) (Tab. III).

Não foi possível observar diferenças significativas ($p > 0,05$) entre os dois sistemas em relação aos conteúdos de MOP_L e MOP_R tanto na superfície como na interface s-a. No entanto, os valores de k_t e k_R foram, em média, mais elevados na Represa do Beija-Flor nas duas profundidades. Consequentemente, os detritos decompostos na Represa do Beija-Flor tiveram valores de meia-vida menores, quando comparados aos detritos decompostos na Lagoa do Óleo.

Tabela II: Parâmetros obtidos do modelo de perda de massa dos detritos de *S. molesta*, *E. azurea* e *C. giganteus* incubados na Lagoa do Óleo

	MOP_L (%)	E	k_t (dia^{-1})	E	$t_{1/2}$ (dia)	MOP_R (%)	E	k_R (dia^{-1})	E	$t_{1/2}$ (dia)	r^2
Superfície											
<i>S. molesta</i>	40,6	4,0	0,22	0,05	3,15	57,8	2,7	0,001	0,0002	693	0,97
<i>E. azurea</i>	11,2	4,9	1,27	1,56	0,55	88,7	2,5	0,002	0,0002	346	0,96
<i>C.giganteus</i>	15,3	3,4	0,57	0,32	1,22	85,7	2,2	0,003	0,0001	231	0,98
Interface sedimento-água											
<i>S. molesta</i>	43,1	8,1	0,22	0,01	3,15	55,8	5,1	0,0005	0,0002	1386	0,83
<i>E. azurea</i>	14,8	3,8	0,70	0,04	0,99	84,8	2,36	0,002	0,0002	346	0,97
<i>C.giganteus</i>	25,7	3,3	0,33	0,0001	2,10	75,4	2,38	0,003	0,0002	231	0,98

* em que: MOP_L = fração de matéria orgânica particulada lábil; k_t = coeficiente global de decaimento (coeficiente de mineralização da fração lábil + coeficiente de lixiviação); MOP_R = fração de matéria orgânica particulada refratária; k_R = coeficiente de mineralização da fração refratária; $t_{1/2}$ = meia-vida; E = erro.

Tabela III: Parâmetros obtidos do modelo de perda de massa dos detritos de *S. molesta*, *E. azurea* e *Eleocharis* sp. incubados na Represa do Beija-Flor

	MOP _L (%)	E	k _t (dia ⁻¹)	E	t _{1/2} (dia)	MOP _R (%)	E	k _R (dia ⁻¹)	E	t _{1/2} (dia)	r ²
Superfície											
<i>S. molesta</i>	9,5	1,2	1,5	0	0,5	89,4	3,2	0,002	0,0002	346	0,92
<i>E. azurea</i>	24,4	3,8	1,05	0,44	0,7	75,6	2,1	0,004	0,0002	173	0,98
<i>Eleocharis</i> sp.	28,2	8,9	0,81	0,7	0,8	71,1	5,4	0,004	0,0006	173	0,91
Interface sedimento-água											
<i>S. molesta</i>	15,8	4,6	1,5	0	0,5	83,9	1,9	0,001	0,0001	693	0,92
<i>E. azurea</i>	34,4	5,2	0,31	0,1	2,2	62,8	3,6	0,002	0,0003	346	0,96
<i>Eleocharis</i> sp.	25,0	5,9	0,30	0,1	2,3	71,6	4,0	0,002	0,0003	346	0,94

* em que: MOP_L= fração de matéria orgânica particulada lábil; k_t = coeficiente global de decaimento (coeficiente de mineralização da fração lábil + coeficiente de lixiviação); MOP_R = fração de matéria orgânica particulada refratária; k_R = coeficiente de mineralização da fração refratária; t_{1/2} = meia-vida; E = erro.

5.2.2 - Teor de Celulose e Lignina

Celulose: Os teores iniciais de celulose das espécies utilizadas nos experimentos foram 42% para *S. molesta* e 46% para *E. azurea*, não havendo diferença nestes valores entre a Lagoa do Óleo e a Represa do Beija-Flor e 47% para *C. giganteus* e *Eleocharis* sp.

Lignina: Os teores iniciais de lignina nas espécies utilizadas na Lagoa do Óleo foram de 44% para *S. molesta*, 45% para *E. azurea* e 47% para *C. giganteus*. Nas espécies incubadas na Represa do Beija-Flor os teores foram de 47% para *S. molesta*, 33% para *E. azurea* e 46% para *Eleocharis* sp.

5.2.3 - Teor de Nitrogênio e Fósforo

O teor inicial de nitrogênio das amostras utilizadas na Lagoa do Óleo foi de 14,7 mg g⁻¹ (*S. molesta*), 11,3 mg g⁻¹ (*E. azurea*) e 13,7 mg g⁻¹ (*C. giganteus*) (Fig. 21). No período de lixiviação, apenas os detritos de *S. molesta* de superfície não apresentaram perdas de N para coluna d'água. Ao final dos 350 dias, os teores de nitrogênio nos detritos de *S. molesta* foram de 14,4 mg g⁻¹ na superfície e 11,4 mg g⁻¹ na interface s-a. Nos detritos de *E. azurea*, ocorreu aumento do teor até o 300º dia (chegando a 15 mg g⁻¹ na superfície e interface s-a) seguido de uma queda no final do período. Nos detritos de

C. giganteus, após o período de lixiviação, ocorreu um aumento contínuo de N, chegando a 15 mg g⁻¹ ao final do experimento na superfície e interface s-a.

Na Represa do Beija-Flor, os teores iniciais de nitrogênio dos detritos foram 14,8 mg g⁻¹ (*S. molesta*), 15,2 mg g⁻¹ (*E. azurea*) e 10,5 mg g⁻¹ (*C. giganteus*) (Fig. 22). Assim como observado na Lagoa do Óleo, os detritos de *E. azurea* e *Eleocharis* sp. apresentaram aumento desse elemento durante a decomposição, mais acentuado que o observado nos detritos de *S. molesta*. Os valores finais de N nos detritos de *S. molesta* foram de 17,5 mg g⁻¹ (superfície) e 15,9 mg g⁻¹ (interface s-a). Nos detritos de *E. azurea* foram de 16 mg g⁻¹ (superfície) e 18,1 mg g⁻¹ (interface s-a) e para os detritos de *Eleocharis* sp. foram de 16,8 e 17,9 mg g⁻¹, respectivamente.

Foi possível observar que, em geral, os teores de nitrogênio nos detritos decompostos na Represa do Beija-Flor apresentaram aumento durante todo o período de incubação (principalmente para *E. azurea* e *Eleocharis* sp.). Esse padrão também foi observado na Lagoa do Óleo para *E. azurea* e *C. giganteus*; porém, os detritos de *S. molesta* tiveram aumento no início do processo, seguido de uma queda desses teores, principalmente na interface s-a.

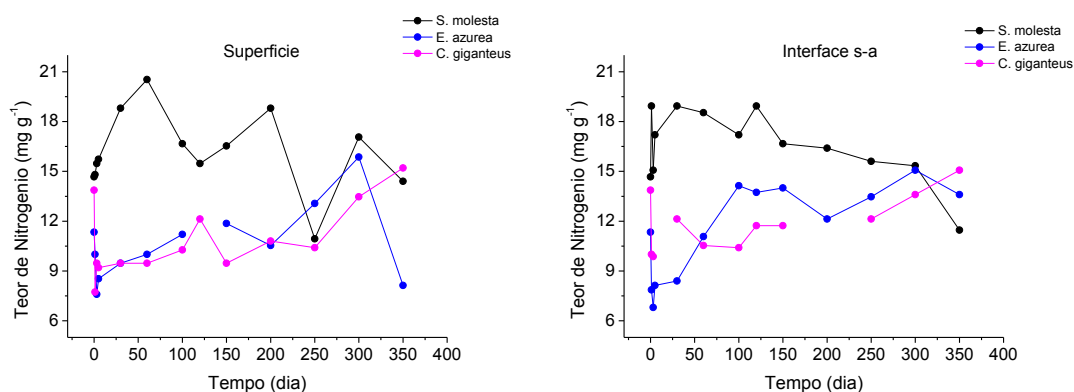


Figura 21: Variação temporal dos teores de nitrogênio (mg g⁻¹) nos detritos de *S. molesta*, *E. azurea* e *C. giganteus* incubados na Lagoa do Óleo (superfície e interface s-a)

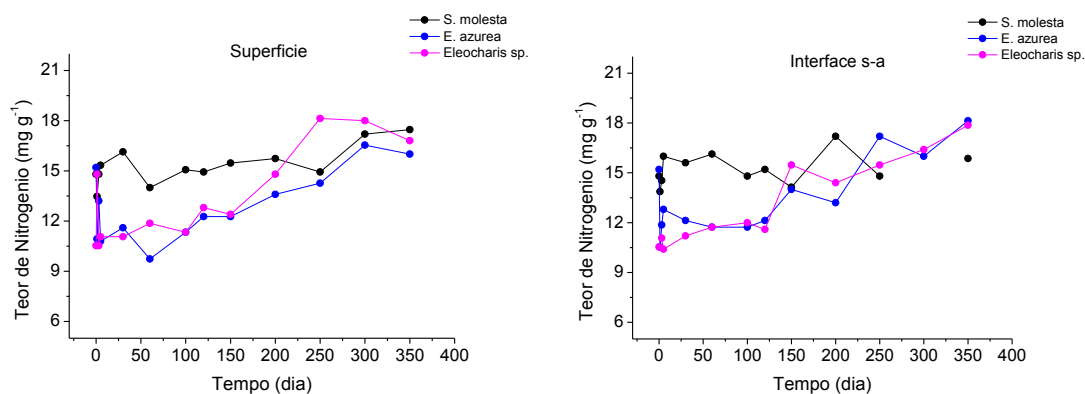


Figura 22: Variação temporal dos teores de nitrogênio (mg g^{-1}) nos detritos de *S. molesta*, *E. azurea* e *Eleocharis sp.* incubados na Represa do Beija-Flor (superfície e interface s-a)

Os teores iniciais de fósforo nas espécies incubadas na Lagoa do Óleo foram de 0,15 (*S. molesta*), 0,24 (*E. azurea*) e 0,09 mg g^{-1} (*C. giganteus*) (Fig. 23). Nas espécies incubadas na Represa do Beija-Flor esses valores foram 0,09 (*S. molesta*), 0,18 (*E. azurea*) e 0,06 mg g^{-1} (*Eleocharis sp.*) (Fig. 24). Todos os detritos sofreram queda desses valores durante o processo de decomposição. Os valores finais nas espécies da Lagoa do Óleo foram 0,04 mg g^{-1} para *S. molesta* (superfície e interface s-a), 0,03 (superfície) e 0,05 mg g^{-1} (interface s-a) nos detritos de *E. azurea* e nos detritos de *C. giganteus* 0,05 mg g^{-1} na superfície e 0,06 mg g^{-1} na interface s-a. Nas incubações da Represa do Beija-Flor os teores finais de fósforo de *S. molesta* foram de 0,02 (superfície) e 0,03 mg g^{-1} (interface s-a), de *E. azurea* de 0,01 (superfície) e 0,04 mg g^{-1} (interface s-a) e de 0,008 (superfície) e 0,3 mg g^{-1} (interface s-a) nos detritos de *Eleocharis sp.* Foi possível observar um padrão semelhante na variação do teor de fósforo dos detritos decompostos na Lagoa do Óleo e na Represa do Beija-Flor, caracterizado por uma queda brusca dos teores de fósforo nos primeiros 5 dias de decomposição, seguido pela estabilização desses teores até o final do experimento. As espécies decompostas na Lagoa do Óleo apresentaram diferenças nos teores de fósforo mais marcantes entre si quando comparadas às espécies decompostas na Represa do Beija-Flor.

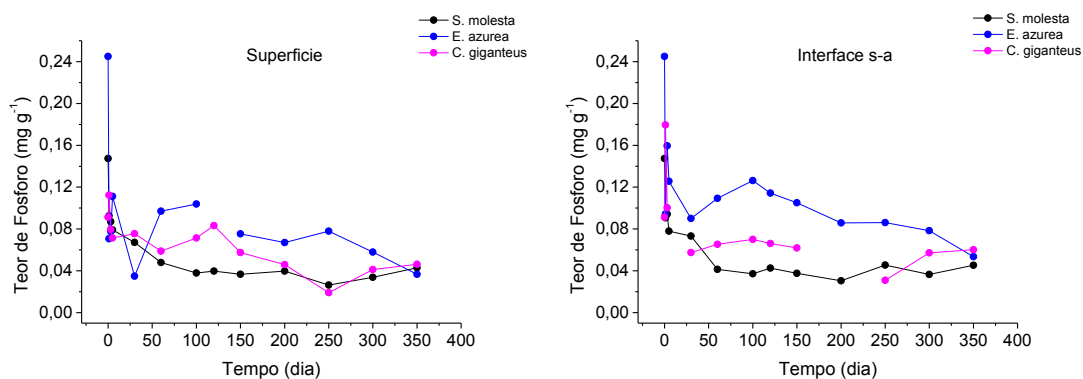


Figura 23: Variação temporal dos teores de fósforo (mg g^{-1}) nos detritos de *S. molesta*, *E. azurea* e *C. giganteus* incubados na Lagoa do Óleo (superfície e interface s-a)

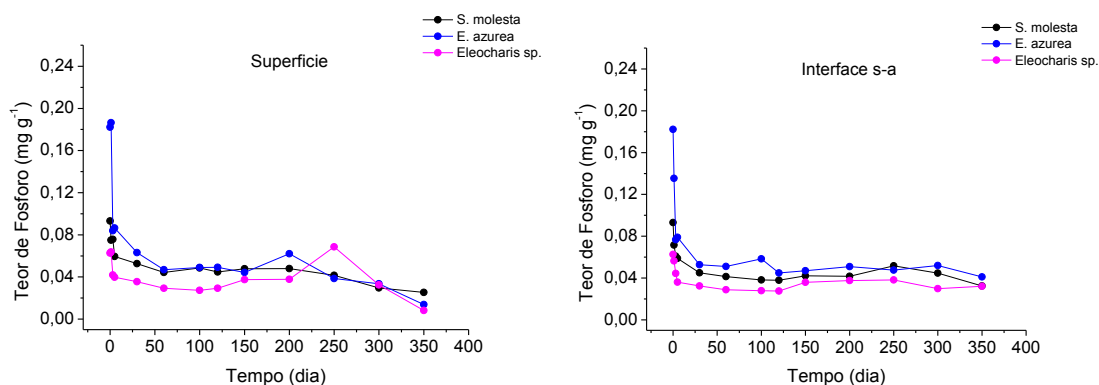


Figura 24: Variação temporal dos teores de fósforo (mg g^{-1}) nos detritos de *S. molesta*, *E. azurea* e *Eleocharis sp.* incubados na Represa do Beija-Flor (superfície e interface s-a)

Razão C:N

Na Lagoa do Óleo a variação temporal da razão C:N dos detritos de *S. molesta* foi significativamente menor que nos detritos de *E. azurea* e *C. giganteus*, tanto na superfície ($p = 0,0002$ e $0,00009$) como na interface s-a ($p = 0,0001$ e $0,0002$). Os valores iniciais de C:N foram muito próximos entre as espécies; 27 (*S. molesta*), 35 (*E. azurea*) e 28 (*C. giganteus*) (Fig. 25). No primeiro dia de decomposição os detritos de *C. giganteus* apresentaram um grande aumento da razão C:N, chegando a 51 na superfície e 48 na interface s-a.

Na Represa do Beija-Flor a variação temporal da razão C:N dos detritos de *S. molesta* também foi significativamente menor que as das outras espécies, principalmente na superfície ($p = 0,003$ e $0,03$). O valor inicial dessa razão foi 27 (*S. molesta*), 26 (*E. azurea*) e 38 (*Eleocharis sp.*) (Fig. 26). Apenas nos detritos de *E. azurea* foi possível observar um aumento dessa razão durante a lixiviação. Após esse período, ocorreu decréscimo desses valores chegando ao final do experimento em 23 e

25 para *S. molesta* (superfície e interface s-a), 25 e 22 para *E. azurea* e 24 e 22 para *Eleocharis* sp., valores muito próximos entre si.

A comparação das variações temporais da razão C:N entre os dois sistemas apresentou diferenças significativas na superfície para *E. azurea* ($p = 0,01$) e para as Ciperáceas ($p = 0,01$) e na interface s-a apenas para *S. molesta* ($p = 0,03$).

Lagoa do Óleo

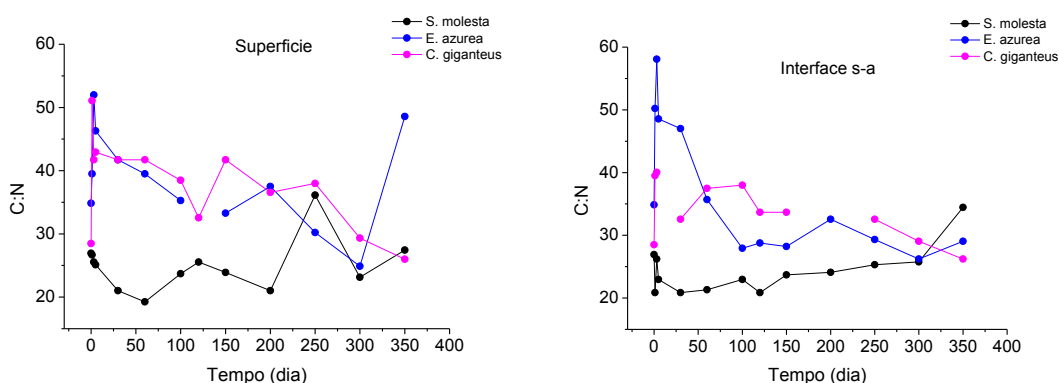


Figura 25: Variação temporal da razão C:N nos detritos de *S. molesta*, *E. azurea* e *C. giganteus* incubados na Lagoa do Óleo (superfície e interface s-a)

Represa do Beija-Flor

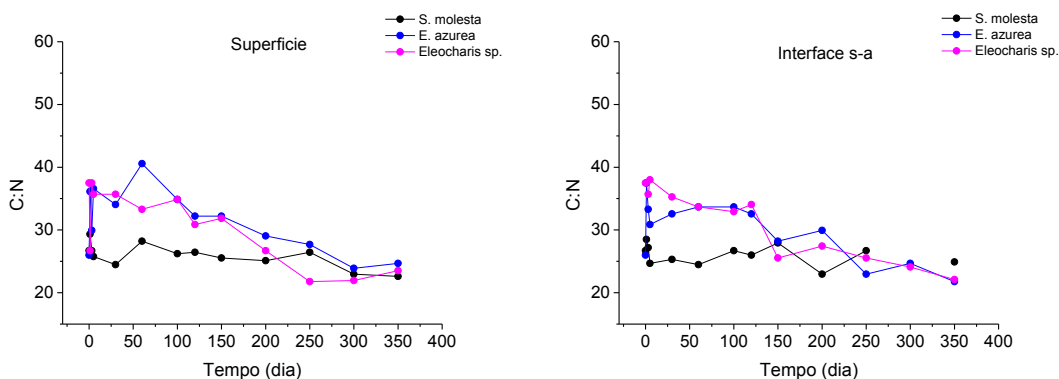


Figura 26: Variação temporal da razão C:N nos detritos de *S. molesta*, *E. azurea* e *Eleocharis* sp. incubados na Represa do Beija-Flor (superfície e interface s-a)

Razão C:P

Na Lagoa do Óleo as razões iniciais de C:P foram 239 para *S. molesta*, 235 para *E. azurea* e 624 para *C. giganteus* (Fig. 27). Nas incubações de superfície, a razão C:P de *S. molesta* não sofreu mudanças significativas durante o experimento. Os detritos de *E. azurea* tiveram aumento dessa razão no 1º e 30º dia, seguido de queda e estabilização. Os detritos de *C. giganteus* tiveram valores constantes da razão C:P até o

250° dia, quando ocorreu aumento (de 560 para 992), seguido de queda (chegando ao 350° dia com 332). Nas incubações da interface s-a, os detritos de *S. molesta* não apresentaram mudanças significativas na razão C:P. Para os detritos de *E. azurea* e *C. giganteus* após um pequeno aumento nesta razão no início do período de incubação, não ocorreram grandes mudanças na razão C:P. Os detritos de *E. azurea* foram os únicos que apresentaram diferenças significativas na cinética da razão C:P entre as incubações de superfície e fundo ($p = 0,01$).

Na Represa do Beija-Flor as razões iniciais de C:P foram 369 para *S. molesta*, 315 para *E. azurea* e 605 para *Eleocharis* sp (Fig. 28). As três espécies seguiram padrões semelhantes na variação da razão C:P tanto na superfície como na interface s-a, com aumento desse valor até o 120° dia (chegando a 524 e 674 para *S. molesta*, 663 e 664 para *E. azurea* e 648 e 761 para *Eleocharis* sp. na superfície e fundo, respectivamente). Após esse período houve queda desses valores, chegando ao 350° dia com 365 (*S. molesta*), 437 (*E. azurea*) e 289 (*Eleocharis* sp.) na superfície e 505 (*S. molesta*), 314 (*E. azurea*) e 362 (*Eleocharis* sp.) na interface s-a. Não foram observadas diferenças significativas na cinética da razão C:P entre as incubações de superfície e interface s-a ($p > 0,5$) em nenhuma das espécies.

A comparação das variações temporais da razão C:P entre os dois sistemas apresentou diferenças significativas na superfície para *S. molesta* ($p = 0,01$) e entre as Cyperaceas ($p = 0,02$) e na interface s-a para *S. molesta* ($p = 0,004$), *E. azurea* ($p = 0,004$) e entre as Ciperaceas ($p = 0,04$).

Lagoa do Óleo

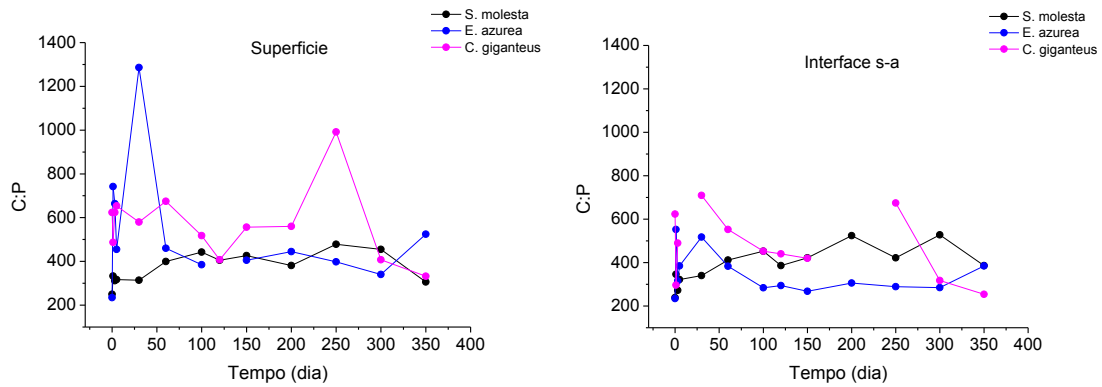


Figura 27: Variação temporal da razão C:P nos detritos de *S. molesta*, *E. azurea* e *C. giganteus* incubados na Lagoa do Óleo (superfície e interface s-a)

Represa do Beija-Flor

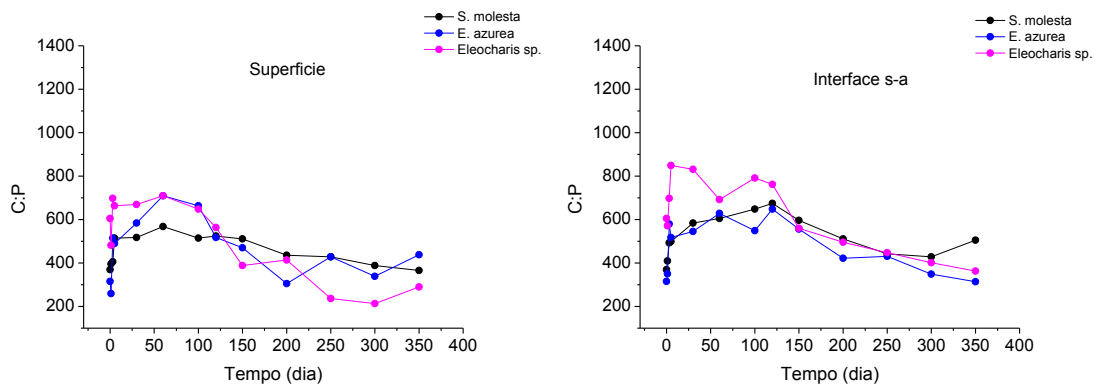


Figura 28: Variação temporal da razão C:P nos detritos de *S. molesta*, *E. azurea* e *Eleocharis sp.* incubados na Represa do Beija-Flor (superfície e interface s-a)

5.3 - Atividade enzimática

5.3.1 - Celulase

A análise de Kruskal-Wallis indicou que a atividade de celulase na Lagoa do Óleo não apresentou diferença significativa ($p > 0,05$) entre as três espécies ou entre superfície e interface s-a, apesar de ser possível observar uma diferença no padrão temporal entre as três espécies. Nos detritos de *S. molesta* a produção de celulase foi baixa durante todo o experimento (atividade média de $1,1 \times 10^{-3} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$), com uma produção discretamente maior no início do processo (Fig. 29). Nas amostras de *E. azurea*, a produção de celulase foi mais homogênea durante o ano, também com uma produção moderadamente maior até o 100º dia, principalmente na superfície (média de $3,3 \times 10^{-3} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$). Já nos detritos de *C. giganteus* foi possível observar um pico de produção de celulase no 5º dia, na superfície e interface s-a ($7,1 \times 10^{-3}$ e $9,0 \times 10^{-3} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$, respectivamente) seguido de uma produção enzimática homogênea do 30º ao 300º dia (média de $5,6 \times 10^{-4}$ e $1,4 \times 10^{-3} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ na superfície e interface s-a, respectivamente).

Na Represa do Beija-Flor a atividade de celulase nos detritos de *S. molesta* foi baixa durante os 350 dias de experimento (atividade média de $2,0 \times 10^{-3}$ e $1,0 \times 10^{-3} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ na superfície e interface s-a), com pico de atividade no 3º dia ($1 \times 10^{-2} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ na superfície). Nos detritos de *E. azurea* a atividade da celulase foi mais elevada até o 120º dia, principalmente na superfície (média de $2,3 \times 10^{-2}$ e $1,0 \times 10^{-2} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$; superfície e interface s-a), seguida de queda e estabilização dessa atividade (Fig. 29). O mesmo padrão foi observado nos detritos de *Eleocharis* sp. (média até o 120º dia de $3,4 \times 10^{-3}$ e $6,7 \times 10^{-3} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ na superfície e interface s-a); porém, foram as amostras da interface s-a que apresentaram maior atividade.

Lagoa do Óleo

Represa do Beija-Flor

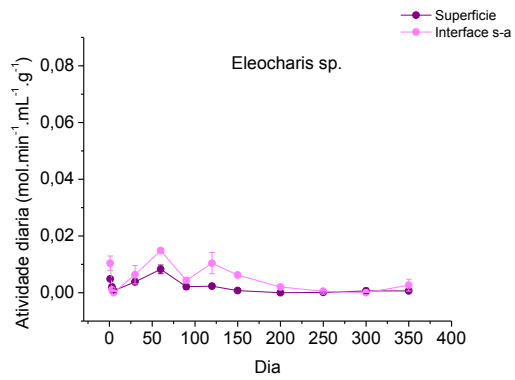
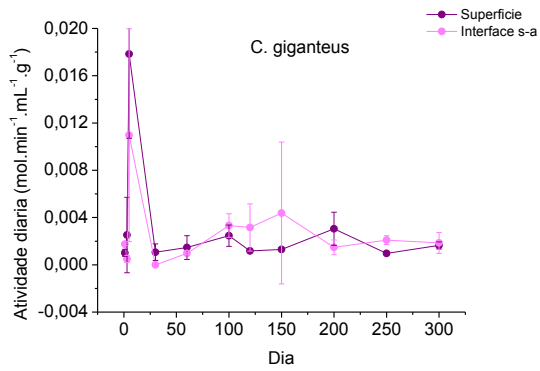
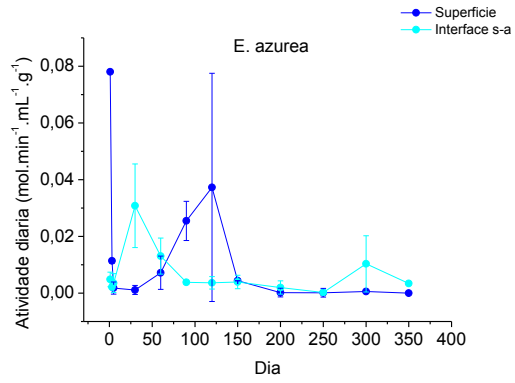
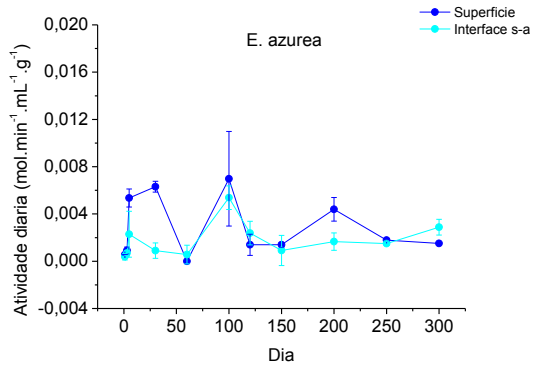
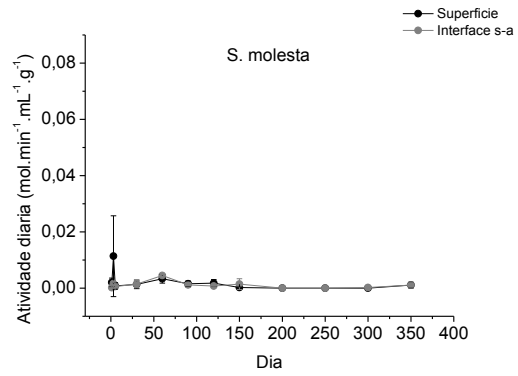
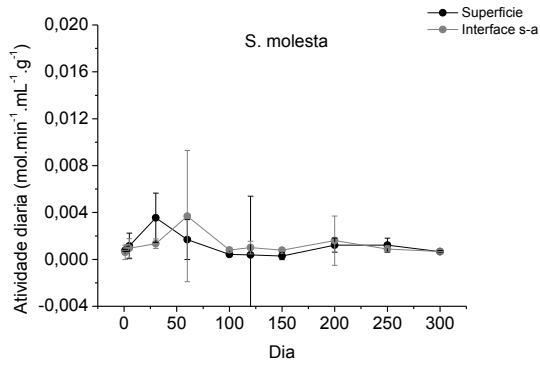


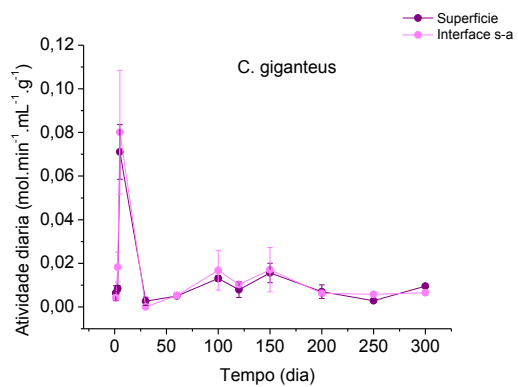
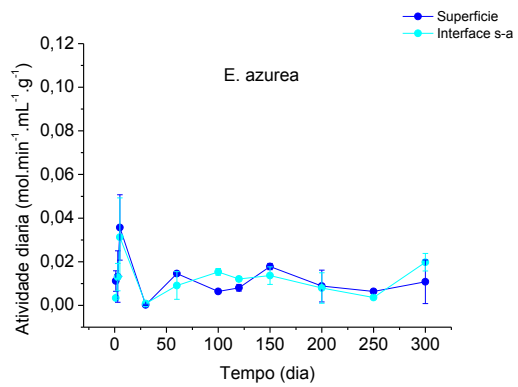
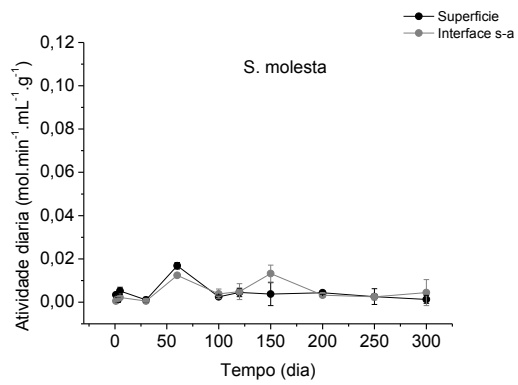
Figura 29: Atividade diária e acumulada ($\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{ml}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) de celulase (EC 3.2.1.4 e EC 3.2.1.91) durante a decomposição de *S. molesta*, *E. azurea*, *C. giganteus* e *Eleocharis* sp.(superfície e interface s-a)

5.3.2 – Xilanase

Na Lagoa do Óleo a atividade temporal da xilanase nos detritos de *S. molesta* foi significativamente menor quando comparada aos detritos de *E. azurea* ($p = 0,007$ e $0,02$) e *C. giganteus* ($p = 0,01$ e $0,02$). Não foi possível observar diferenças significativas entre superfície e interface s-a em nenhuma espécie ($p > 0,5$). O padrão temporal foi semelhante ao observado para celulase. Houve uma produção enzimática baixa e constante nos detritos de *S. molesta* (atividade média de $4,5 \times 10^{-3} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$) (Fig. 30). A produção da xilanase nos detritos de *E. azurea* também foi discretamente maior nos 5 primeiros dias (média de $2,0 \times 10^{-2}$ e $1,6 \times 10^{-2} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$; superfície e interface s-a), seguida de produção mais homogênea (média a partir do 30º dia de $1,0 \times 10^{-2} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ tanto na superfície como na interface s-a). Também semelhante ao observado para celulase, houve um pico de produção da xilanase no 5º dia nos detritos de *C. giganteus* ($1,2 \times 10^{-2} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ na superfície e $2,8 \times 10^{-2} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ na interface s-a), seguido de produção mais homogênea entre o 30º e 300º dia ($8,0 \times 10^{-3}$ e $9,7 \times 10^{-3} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$; superfície e interface s-a), com pequeno aumento na produção da xilanase no 100º e 150º dia.

Na Represa do Beija-Flor a atividade da xilanase nos detritos de *S. molesta* foi baixa durante todo o período nas duas profundidades (atividade média de $6,7 \times 10^{-3}$ e $3,4 \times 10^{-3} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$; superfície e interface s-a), com aumento desta atividade na interface s-a no 350º dia ($5,1 \times 10^{-2} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$) (Fig. 30). Nos detritos de *E. azurea* houve um pico de atividade no primeiro dia ($2,4 \times 10^{-1}$ e $3,3 \times 10^{-2} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$; superfície e interface s-a), seguido de estabilização (atividade média a partir do 3º dia de $1,8 \times 10^{-2} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ nas duas profundidades). A atividade da xilanase nos detritos de *Eleocharis* sp. teve dois picos, mais acentuados na interface s-a. Um primeiro pico no 60º dia ($6,3 \times 10^{-2}$ e $1,1 \times 10^{-1} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$; superfície e interface s-a) e outro no 120º dia ($5,2 \times 10^{-2}$ e $1,2 \times 10^{-1} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$; superfície e interface s-a). Após esse período a atividade foi constante, com média de $1,6 \times 10^{-2} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ na superfície e de $2,1 \times 10^{-2} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ na interface s-a.

Lagoa do Óleo



Represa do Beija-Flor

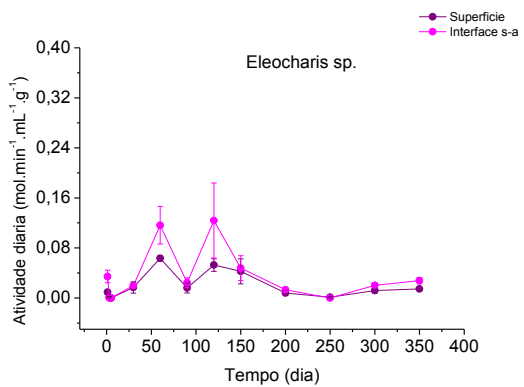
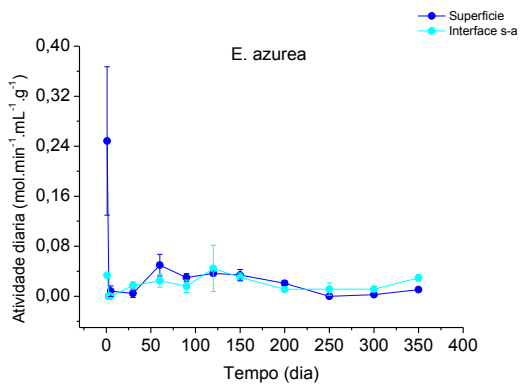
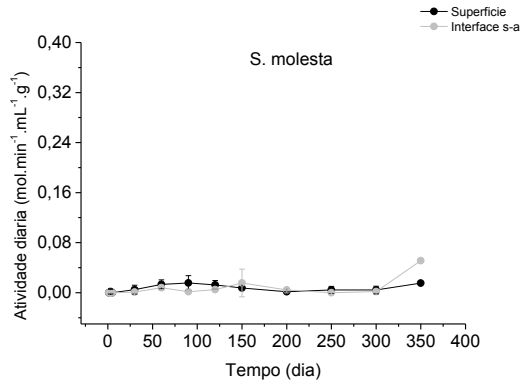


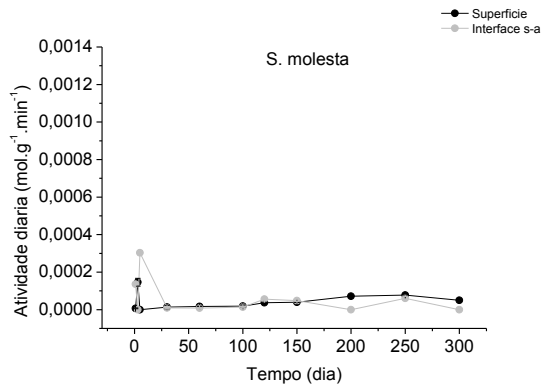
Figura 30: Atividade diária e acumulada (mol min⁻¹ ml⁻¹ g⁻¹) da xilanase (EC 3.2.1.8) durante a decomposição de *S. molesta*, *E. azurea*, *C. giganteus* e *Eleocharis sp.*(superfície e interface s-a)

5.3.3 - β -Glicosidase

A atividade de β -glicosidase na Lagoa do Óleo seguiu o mesmo padrão temporal das demais enzimas hidrolíticas (Fig. 31). Ocorreu um pico de atividade no início do experimento. Nos detritos de *S. molesta* a atividade máxima foi de $1,5 \times 10^{-4} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ no 3º dia na superfície e de $3,0 \times 10^{-4} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ no 5º dia na interface s-a. Após esse período a atividade de β -glicosidase foi constante e muito próxima de zero. Nos detritos de *E. azurea*, além do pico de atividade inicial (chegando a $7,0 \times 10^{-4} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ na superfície e $2,7 \times 10^{-4} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ na interface s-a), foi observado um pequeno aumento da atividade no 120º dia na superfície e interface s-a ($1,7 \times 10^{-4}$ e $4,4 \times 10^{-4} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$, respectivamente). O mesmo padrão foi observado nos detritos de *C. giganteus*. O pico inicial foi $1,1 \times 10^{-3} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$ nas duas profundidades, seguido de uma atividade em torno de $1,0 \times 10^{-4}$ até o 120º dia, quando foi observado aumento discreto nesta atividade ($8,0 \times 10^{-4}$ e $7,0 \times 10^{-4} \text{ mol min}^{-1} \text{ ml}^{-1} \text{ g}^{-1}$; superfície e interface s-a), voltando a apresentar atividade baixa até o fim do experimento.

Na Represa do Beija-Flor, a atividade β -glicosidase, além de ser cerca de dez vezes menor que na Lagoa do Óleo, só foi iniciada a partir do 200º dia, nas três espécies (Fig. 31). Nos detritos de *S. molesta* a atividade entre o 200º e 350º dia variou de $4,1 \times 10^{-5}$ a $6,4 \times 10^{-5} \text{ mol substrato g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ na superfície e de $2,5 \times 10^{-5}$ a $8,1 \times 10^{-5} \text{ mol substrato g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ na interface s-a. Nos detritos de *E. azurea* a variação neste período foi de $3,2 \times 10^{-5}$ a $5,2 \times 10^{-5} \text{ mol substrato g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ na superfície e $2,8 \times 10^{-5}$ a $6,3 \times 10^{-5} \text{ mol substrato g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ na interface s-a. Nos detritos de *Eleocharis* sp. a atividade da β -glicosidase entre o 200º e 350º dia foi de $3,0 \times 10^{-5}$ a $7,8 \times 10^{-5} \text{ mol substrato g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ na superfície e de $2,7 \times 10^{-5}$ a $7,8 \times 10^{-5} \text{ mol substrato g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ na interface s-a.

Lagoa do Óleo



Represa do Beija-Flor

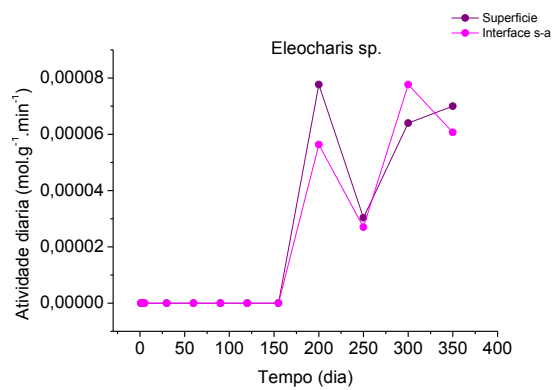
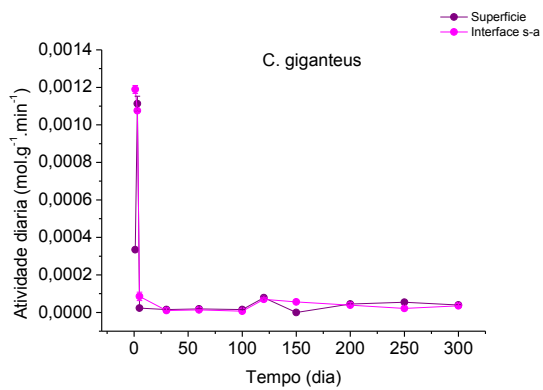
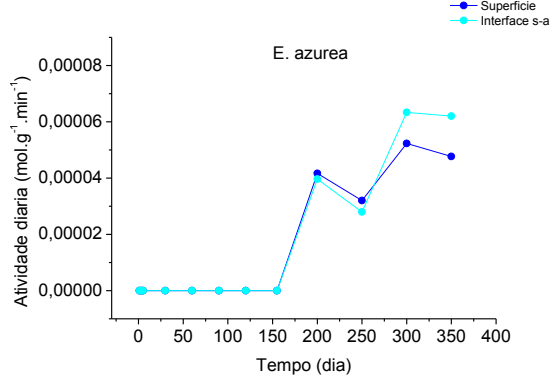
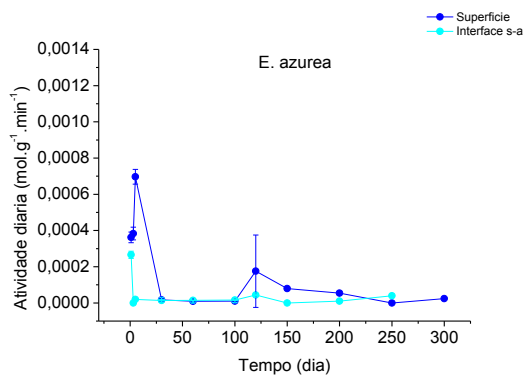
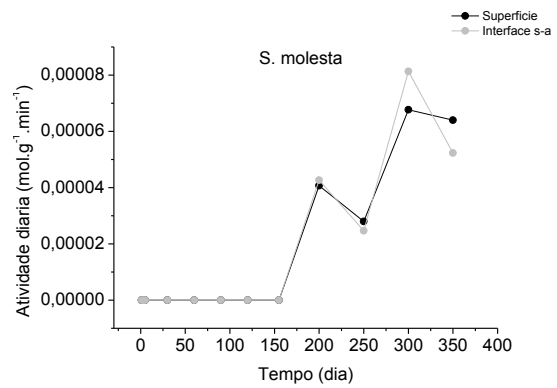


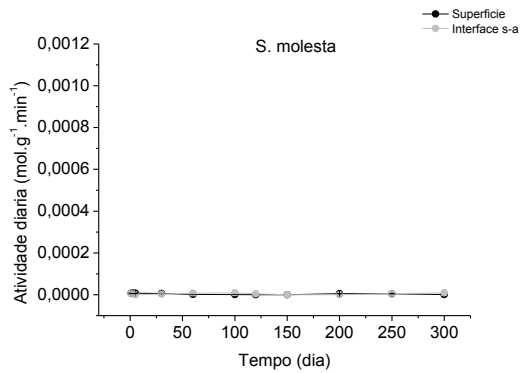
Figura 31: Atividade diária e acumulada (mol g⁻¹ min⁻¹) de β -1,4-glicosidase (EC 3.2.1.21) durante a decomposição de *S. molesta*, *E. azurea*, *C. giganteus* e *Eleocharis* sp. (superfície e fundo)

5.3.4 - Peroxidase

A atividade temporal da peroxidase na Lagoa do Óleo nas amostras de *S. molesta* foi muito próxima de zero durante o experimento, sendo de, no máximo, $1,0 \times 10^{-5} \text{ mol g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ na superfície e interface s-a (Fig. 32). Nos detritos de *E. azurea* o pico de atividade da peroxidase ocorreu no 5º dia na superfície ($3,2 \times 10^{-4} \text{ mol g}^{-1} \text{ min}^{-1}$) e no 3º dia na interface s-a ($1,1 \times 10^{-3} \text{ mol g}^{-1} \text{ min}^{-1}$); após esse período, a atividade foi baixa até o fim do experimento. Nos detritos de *C. giganteus* o pico de atividade na superfície foi de $2,1 \times 10^{-4} \text{ mol g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ (1º e 5º dia) e na interface s-a de $3,5 \times 10^{-4} \text{ mol g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ (1º e 3º dia). Após esse período a atividade foi muito baixa e constante.

A atividade da peroxidase na Represa do Beija-Flor foi, em geral, baixa no início do período de incubação e significativa apenas a partir do 150º dia (Fig. 32). Nos detritos de *S. molesta* a atividade da peroxidase variou de $1,1 \times 10^{-5}$ a $1,7 \times 10^{-4} \text{ mol substrato g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ na superfície (com picos no 30º e 200º dia) e entre $1,2 \times 10^{-5}$ e $1,3 \times 10^{-4} \text{ mol substrato g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ na interface s-a (com pico no 350º dia). Os detritos de *E. azurea* tiveram baixa atividade de peroxidase até o 200º dia, quando ocorreu um pico de $1,0 \times 10^{-4} \text{ mol substrato g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ na superfície e $5,1 \times 10^{-5} \text{ mol substrato g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ na interface s-a. Após esse período, a atividade ficou em torno de $4,0 \times 10^{-5} \text{ mol g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ na superfície e $2,3 \times 10^{-5} \text{ mol g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ na interface s-a. Nos detritos de *Eleocharis* sp. o pico de atividade ocorreu no 150º e 350º dia ($9,5 \times 10^{-5}$ e $1,7 \times 10^{-4} \text{ mol substrato g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, respectivamente) na superfície e na interface s-a no 150º, 300º e 350º dia ($6,6 \times 10^{-5}$ e $6,0 \times 10^{-5} \text{ mol substrato g}^{-1} \text{ min}^{-1}$).

Lagoa do Óleo



Represa do Beija-Flor

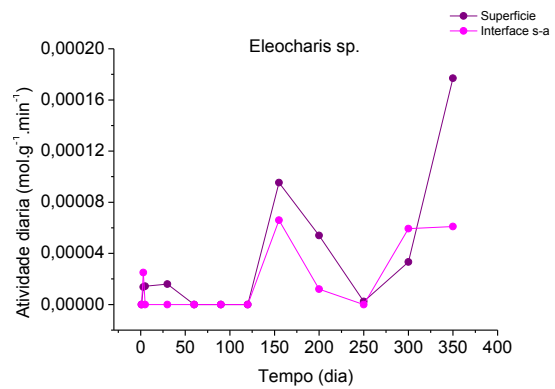
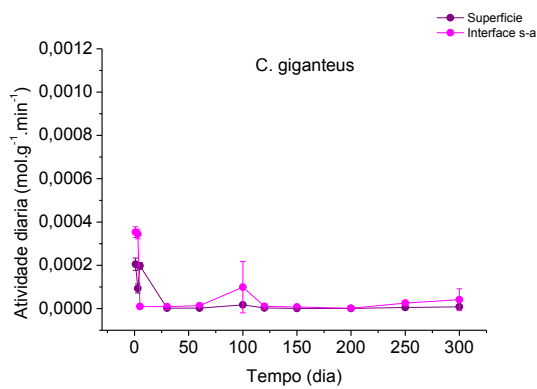
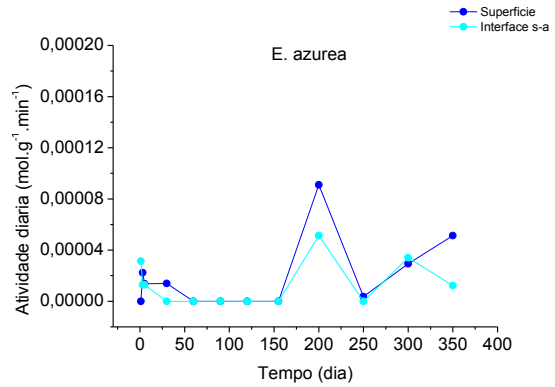
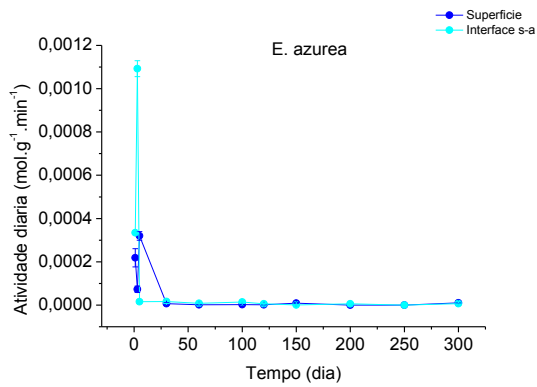
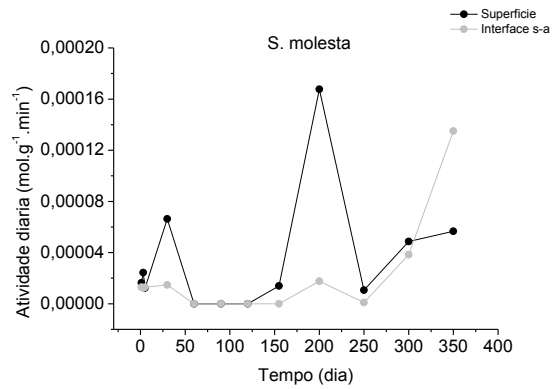


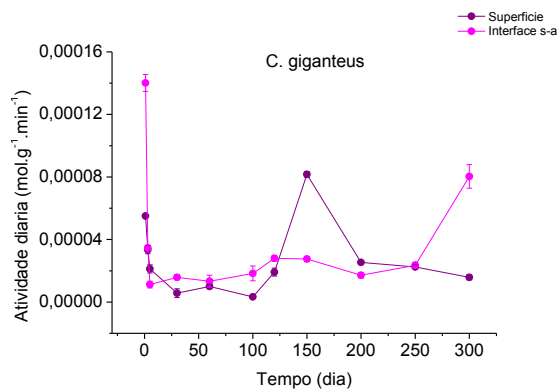
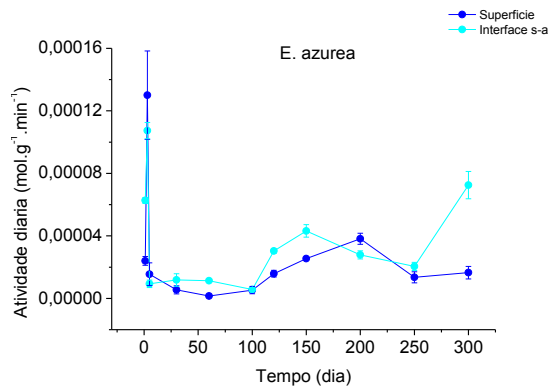
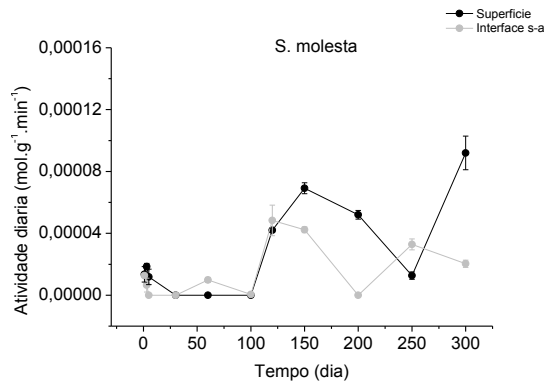
Figura 32: Atividade diária e acumulada ($\text{mol.g}^{-1}.\text{min}^{-1}$) de peroxidase (EC 3.2.1.21) durante a decomposição de *S. molesta*, *E. azurea*, *C. giganteus* e *Eleocharis sp.* (superfície e interface s-a)

4.3.5 - Polifenol-oxidase

A atividade de polifenol-oxidase na Lagoa do Óleo nos detritos de *S. molesta* apresentou um pico entre o 120° e o 200° dia (com atividade máxima de $6,9 \times 10^{-5}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$) e outro pico de atividade no 300° dia ($9,2 \times 10^{-5}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$) (Fig. 33). Nos detritos da interface s-a foi observado um pico de atividade no 120° e 250° dia ($4,8 \times 10^{-5}$ e $3,3 \times 10^{-5}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$, respectivamente) e baixa atividade durante o restante do período (média de $1,0 \times 10^{-5}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$). Nos detritos de *E. azurea* a atividade da polifenol-oxidase foi máxima no 3° dia tanto na superfície como na interface s-a ($1,3 \times 10^{-4}$ e $1,1 \times 10^{-4}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$, respectivamente). Após esse período, a atividade foi baixa, ocorrendo um aumento entre o 120° e o 200° dia (média de $3,0 \times 10^{-5}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$ na superfície e interface s-a) e outro pico no 300° dia nos detritos da interface s-a ($7,3 \times 10^{-5}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$). Nos detritos de *C. giganteus* da superfície a atividade foi maior nos cinco primeiros dias de decomposição (média de $3,7 \times 10^{-5}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$) e no 150° dia ($8,2 \times 10^{-5}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$). Nos detritos decompostos na interface s-a a atividade de polifenol-oxidase foi máxima no 1° dia ($1,4 \times 10^{-4}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$), com baixa atividade durante todo o restante do período (média de $2,1 \times 10^{-5}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$), voltando a aumentar no 300° dia ($8,0 \times 10^{-5}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$).

Na Represa do Beija-Flor a atividade da polifenol-oxidase nos detritos de *S. molesta* foi baixa durante todo o período de incubação (atividade média de $2,7 \times 10^{-5}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$ na superfície e de $1,6 \times 10^{-5}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$ na interface s-a) (Fig. 33). Nos detritos de *E. azurea* e *Eleocharis* sp. foi observada atividade de polifenol-oxidase durante todo o período. A atividade média nos detritos de *E. azurea* foi de $5,3 \times 10^{-4}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$ na superfície e de $3,9 \times 10^{-4}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$ na interface s-a. Nos detritos de *Eleocharis* sp. a atividade média na superfície foi de $7,0 \times 10^{-4}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$ e na interface s-a de $6,5 \times 10^{-4}$ mol substrato $\text{g}^{-1} \text{min}^{-1}$.

Lagoa do Óleo



Represa do Beija-Flor

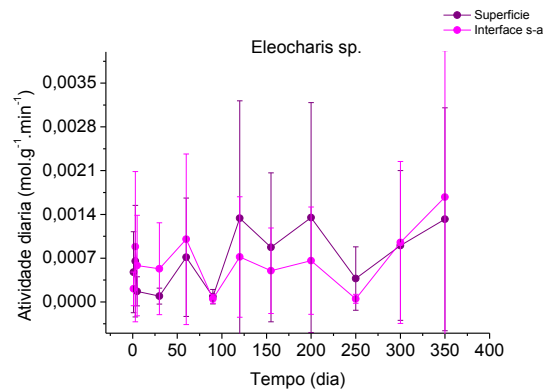
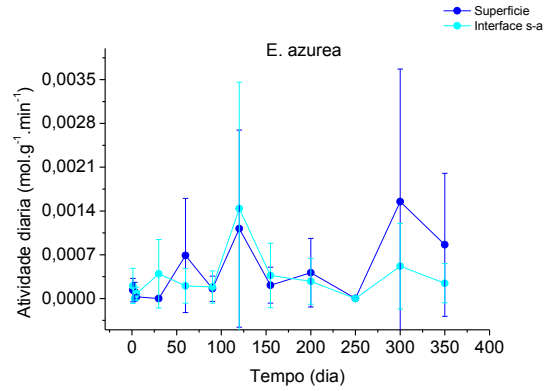
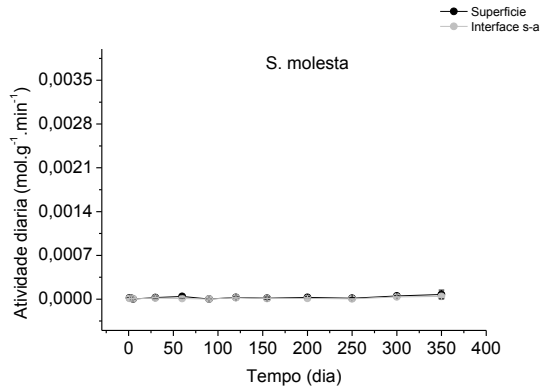


Figura 33: Atividade diária e acumulada ($\text{mol g}^{-1}\text{min}^{-1}$) de polifenol-oxidase (EC 1.10.3.2) durante a decomposição de *S. molesta*, *E. azurea*, *C. giganteus* e *Eleocharis* sp. (superfície e interface s-a)

A avaliação dos fatores que influenciaram a atividade enzimática total (AET) nos detritos decompostos na Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor foi realizada por meio de regressões lineares simples (Fig. 35). A perda de massa foi o fator que apresentou a melhor correlação ($r^2 = 0,74$) com a AET, nos dois sistemas. Os outros fatores avaliados foram o ganho de N ($r^2 = 0,1$) e k_R ($r^2 = 0,2$). Entre as enzimas avaliadas, a que apresentou a maior correlação com a perda de massa foi a xilanase ($r^2 = 0,72$). As correlações com as outras enzimas foram 0,6 (polifenol-oxidase), 0,03 (glicosidase), 0,3 (peroxidase) e 0,01 (celulase). Os coeficientes de decaimento apresentaram correlação com a AET ($r^2 = 0,79$) apenas na Represa do Beija-Flor. Na Lagoa do Óleo não houve correlação desses parâmetros ($r^2 = 0,35$).

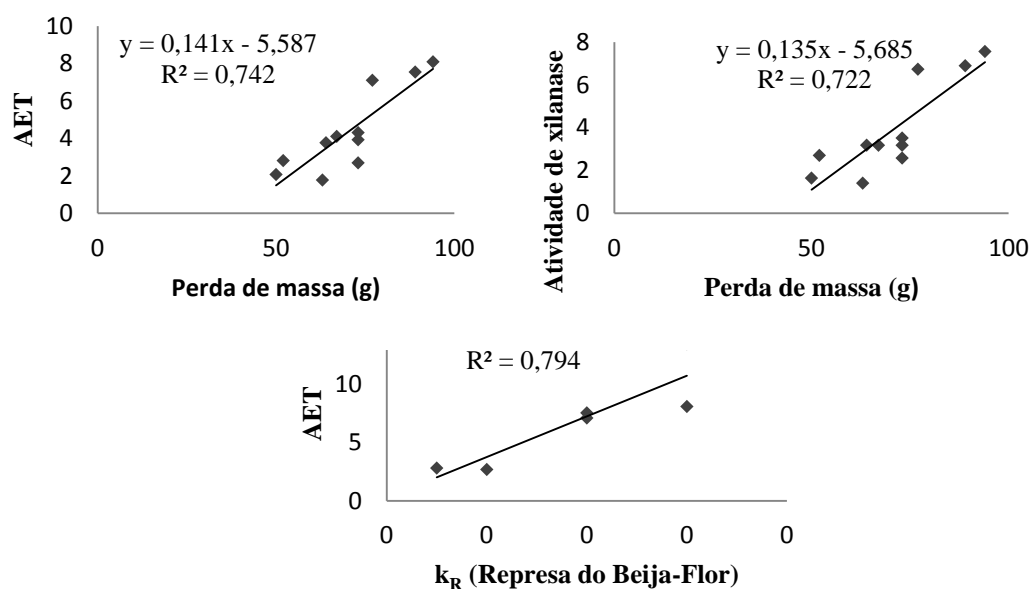


Figura 34: Regressões lineares utilizadas na avaliação da influência da AET e atividade da xilanase sobre a perda de massa e k_R dos detritos avaliados

6. DISCUSSÃO

6.1 - Variáveis físicas e químicas da Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor

As características físicas e químicas dos ecossistemas aquáticos exercem grande influência no processo de decomposição na medida em que determinam o tipo de comunidade decompositora existente, as vias metabólicas utilizadas e as necessidades nutricionais dos organismos decompositores. No estudo de ambientes tropicais a detecção de padrões de sazonalidade se torna mais difícil, quando comparada à ambientes de clima temperado, devido a pouca variação de temperatura (Chimney e Pietro, 2006), mesmo considerando a ocorrência da estação seca e chuvosa.

Os perfis de algumas dessas variáveis na coluna d'água sofrem influência da profundidade, principalmente em relação às diferenças observadas entre superfície e fundo. Tanto a Lagoa do Óleo como a Represa do Beija-Flor são considerados sistemas rasos (as profundidades máximas observadas foram de 3,5 m e 2,7 m, respectivamente) e não apresentam grandes variações de profundidade durante o ano. A variação anual de temperatura da água também foi semelhante entre os dois sistemas, onde as temperaturas médias ficaram próximas dos 25 °C nos meses mais quentes e em dos 20°C nos meses mais frios.

A temperatura, juntamente com a pressão parcial do oxigênio, atua diretamente sobre a solubilidade do oxigênio nos corpos d'água (Allan, 1995). Além disso, os processos biológicos que ocorrem no ecossistema (fotossíntese, respiração, mineralização) também modificam a concentração do oxigênio dissolvido na água. A Lagoa do Óleo e a Represa do Beija-Flor apresentaram padrões distintos de variação anual do oxigênio dissolvido.

O teor elevado de matéria orgânica aliado à alta atividade microbiana gera uma grande demanda de oxigênio na interface s-a da Lagoa do Óleo, que apresentou valores baixos de OD durante todo o ano. Além disso, a depleção dos valores de OD na superfície observada nos meses de maio e junho pode ser causada pela senescência da comunidade de macrófitas durante os meses mais frios, aumentando o substrato para atividade da comunidade decompositora. A esse respeito, simulações da ciclagem de detritos de *Scirpus cubensis* na Lagoa do Infernã (lagoa marginal do Rio Mogi-Guaçu)

sugeriram a alternância do predomínio das taxas de produção primária e de senescência (Bianchini Jr. e Rocha, 2006). Em estudos anteriores na Lagoa do Óleo, Cunha-Santino (2003) e Petracco (2006) observaram uma variação anual do valor de OD inversa ao observada neste estudo, valores mais baixos nos meses quentes e aumento de OD nos meses mais frios. O elevado grau de alteração do rio Mogi-Guaçu devido à atividade agropecuária e de mineração do entorno, gerando grandes entradas de material particulado no sistema, contribui para a aceleração do processo de sucessão das lagoas marginais, causando, em alguns casos, seu desaparecimento (Petracco, 2006). A Lagoa do Óleo vem sofrendo essas alterações, como a diminuição da área do espelho d'água, devido ao aumento da cobertura de macrófitas emergentes da região litorânea e diminuição da entrada de água pelo ciclo de inundação. Essas mudanças podem ter modificado a estrutura deste ecossistema, invertendo a variação anual de OD.

A Represa do Beija-Flor é um sistema artificial, maior em área e mais novo que a Lagoa do Óleo. Apresenta o padrão de variação de OD antes observado na Lagoa do Óleo, com valores mais baixos nos meses quentes e aumento de OD nos meses mais frios. Segundo Cunha-Santino (2003), esse padrão pode estar relacionado com a saturação do oxigênio dependente da temperatura da água, com o favorecimento de processos de decomposição no período mais quente e com a adução de material orgânico alóctone no período de chuvas (que coincide com os meses mais quentes). A pouca profundidade da Represa e o fato de ser um sistema com constante troca de água favorecem a oxigenação do sistema, inclusive da interface s-a. O ponto 3, especificamente, devido à grande proximidade do sedimento à superfície e a alta concentração de macrófitas submersas, apresentou valores semelhantes entre as profundidades.

O pH é uma variável limitante em um sistema aquático, pois determina a constituição da comunidade microbiana assim como as faixas ótimas das reações metabólicas que ocorrem no sistema. Na Lagoa do Óleo, a variação desses valores foi muito semelhante aos valores observados em 2003 por Cunha-Santino (de 4,23 a 6,20 (superfície) e de 4,78 a 5,8 (Z=3,0 m)) e por Petracco em 2006 (4,6 a 5,8 na superfície e 3,6 a 6,1 na interface s-a). Esses valores caracterizam a Lagoa do Óleo como ácida, estado comumente encontrado em lagoas de infiltração subterrânea, que possuem baixa capacidade de tamponamento (Wetzel, 2001). Na Represa do Beija-Flor a variação de pH seguiu os mesmos padrões da Lagoa do Óleo. Os baixos valores de pH destes sistemas podem estar relacionados à drenagem dos solos ácidos encontrados na região, a

E. E. de Jataí é formada, principalmente, por vegetação de cerrado, que tem como característica a acidez dos solos. Além disso, o processo de degradação da biomassa vegetal pode gerar o acúmulo de substâncias húmicas, que também contribui para a acidificação do meio. O pH ótimo para a atividade de enzimas varia muito de acordo com o substrato e com a estrutura enzimática, porém, para enzimas extracelulares o pH ótimo, geralmente, varia dentro desta faixa ácida (Sinsabaugh, 2010). Dessa forma, não é esperado que o pH tenha se constituído um fator limitante para a atividade enzimática no presente estudo.

Os valores de condutividade elétrica da água da Lagoa do Óleo não apresentaram padrão sazonal, mas foram mais elevados na interface s-a que na superfície, principalmente no período de chuvas. Neste período, a movimentação gerada no corpo d'água pode levar à ressuspensão do sedimento e, conseqüentemente, à liberação de íons, aumentando a CE na interface s-a. Além disso, o período de cheia da bacia do Rio Mogi-Guaçu pode aumentar o nível de água do sistema, levando ao afogamento de parte da vegetação e à maior entrada de material alóctone (decorrente das enxurradas e infiltrações). Esses fatores incrementam os processos de decomposição e a conseqüente liberação de íons, aumentando os valores de CE neste período, como foi observado na Represa do Beija-Flor.

A predominância de formas inorgânicas de carbono observada na Lagoa do Óleo é o padrão comumente observado em ecossistemas aquáticos (Wetzel, 2001). O mesmo não ocorreu na Represa do Beija-Flor, onde a forma orgânica do carbono foi predominante. A oxidação da matéria orgânica diminui a concentração de oxigênio, aumentando as concentrações de CO₂ (Ballester, 1994). A maior quantidade de matéria orgânica proporcionalmente decomposta na Lagoa do Óleo, em relação à Represa do Beija-Flor aliada à maior oxigenação observada nas águas da represa pode ser o fator determinante da diferença entre os padrões de carbono dissolvido observados nos dois sistemas.

A disponibilidade de nutrientes na coluna d'água é de fundamental importância no processo de decomposição. Em ambos os sistemas não foi possível observar um padrão temporal na concentração de nutrientes. Tanto a Lagoa do Óleo como a Represa do Beija-Flor possuem, em geral, uma baixa concentração de N e P totais, com concentrações de amônio, nitrito, nitrato e P dissolvido muitas vezes abaixo do limite de detecção. A caracterização limnológica feita por Petracco (2006) classifica a Lagoa do

Óleo como oligotrófica durante a estação seca e mesotrófica durante a estação chuvosa, segundo o índice de Carlson (1977).

Não foi encontrada na literatura uma classificação do estado trófico da Represa do Beija-Flor. Segundo Tundisi e Tundidi (2008), a concentração de nitrogênio da água pode ser utilizada como critério para avaliação do estado trófico dos ambientes, sendo que ambientes com concentrações abaixo de $0,3 \text{ mg L}^{-1}$ podem ser considerado oligotróficos. A Represa do Beija-Flor não apresentou valores abaixo deste limite, mas durante a estação seca as concentrações de nitrogênio ficaram muito próximas a $0,3 \text{ mg L}^{-1}$. Dessa forma, pode-se inferir que, da mesma forma que em outras lagoas dessa planície de inundação, a Represa do Beija-Flor pode apresentar oligotrofia durante a estação seca. Durante a estação chuvosa, pode ocorrer enriquecimento de nutrientes em decorrência do aporte de matéria orgânica e ressuspensão do sedimento, porém com menor intensidade, pois a Represa do Beija-Flor não sofre influencia direta dos pulsos de inundação do Rio Mogi-Guaçu.

O estado trófico do sistema exerce influência direta na decomposição de detritos de macrófitas aquáticas. Quando provenientes de sistemas pobres em nutrientes, as macrófitas aquáticas, comumente, geram detritos de baixa qualidade do ponto de vista químico (Enríquez et al., 1993; Aerts e Chapin, 2000; Rejmánková, 2005), esses detritos são, então, decompostos mais lentamente. Porém, o eventual aporte de nutrientes no sistema pode aumentar processos como o crescimento microbiano, acelerando essas taxas de decomposição (Gulis e Suberkroop, 2003).

Levando em consideração as variáveis descritas e a semelhança observada entre os dois sistemas, foi considerado neste estudo que os detritos foram decompostos em ambiente ácido, com baixa disponibilidade de nutrientes (pelo menos em parte do ano) e, majoritariamente, aeróbio, podendo ter ocorrido períodos de anaerobiose na interface s-a.

6.2 - Decomposição da MOP

6.2.1 – Perda de massa e estequiometria de nutrientes

Os modelos matemáticos podem ser utilizados como ferramentas para descrever processos biológicos com a utilização de equações matemáticas, podendo ser utilizados para analisar e prever a dinâmica desses processos nos ecossistemas. Apesar de não

descreverem com perfeição a realidade, são suficientes para responder a hipóteses específicas (Characklis, 1990) e auxiliar no entendimento de muitos processos ecológicos, principalmente na ciclagem de nutrientes de carbono. O modelo exponencial é o mais utilizado para a comparação de processos da decomposição de macrófitas aquáticas (Cunha e Bianchini Jr., 1998; Komínková et al., 2000; Suberkroop, 2001). Nestes modelos, os parâmetros “k” representam os coeficientes do processo.

O modelo bifásico utilizado na análise da perda de massa é baseado na heterogeneidade dos detritos, que são formados por MOP_L e MOP_R . Todos os processos da decomposição ocorrem simultaneamente; porém, com taxas de reação diferentes: $lixiviação > decomposição da MOP_L > decomposição da MOP_R$ (Goldshalk e Wetzel, 1978). A análise da perda de massa vem sendo utilizada por muitos autores como medida da decomposição de material vegetal (Pagioro e Thomaz, 1998; Gessner, 2000; Sinsabaugh et al., 2002; Villar et al., 2001; Costantini et al., 2004; Alisson e Vitousek, 2004; Cunha-Santino e Bianchini Jr., 2006 a e b; Encalada et al., 2010).

O período inicial do processo (ca. 5 dias) é caracterizado pela lixiviação da MOP_L , que solubilizada, formará a MOD. Essa MOD é a base para a produção dos organismos heterotróficos, sendo de fundamental importância na transferência de energia da cadeia trófica desses sistemas (Osborne et al., 2007). Este é um processo predominantemente físico, que, em geral, não sofre influência da comunidade microbiana (Gamage e Asaeda, 2005). Dessa forma, devido à semelhança entre as condições físicas dos três pontos de incubação, nos dois sistemas, as diferenças observadas entre a perda de MOP_L das espécies estão relacionadas, principalmente, à composição química dessas plantas. Tanto na Lagoa do Óleo como na Represa do Beija-Flor, *S. molesta* foi a única espécie em que o k_t não sofreu influência da profundidade. Para as outras espécies, os valores de k_t mais elevados na superfície (diminuindo o valor da meia-vida) podem estar relacionados à pequena queda de temperatura que ocorre na interface s-a em relação à superfície, visto que o aumento da temperatura é diretamente proporcional à velocidade da lixiviação (Park e Cho, 2003).

Paralelamente à lixiviação, é iniciada a degradação da MOP_R . Nessa fase são degradados, principalmente, compostos estruturais como a celulose, hemicelulose e lignina. Segundo Cunha-Santino e Bianchini Jr. (2006a), a perda de massa neste período ocorre quando há predomínio da mineralização sobre a imobilização. O principal fator a influenciar a decomposição da MOP_R é a qualidade do detrito, definida por sua composição química (Shin, et al., 2007), morfologia estrutural (Gessner, 2000) e relação

entre carbono e nutrientes (*e.g.* C:N e C:P) (Enríquez et al., 1993). Além desses fatores intrínsecos, fatores extrínsecos aos detritos como os fatores ambientais discutidos anteriormente (*i.e.* pH, temperatura, disponibilidade de OD e nutrientes) e a aptidão metabólica da comunidade microbiana também regulam as taxas de degradação desta fração da matéria orgânica (Cunha-Santino e Bianchini Jr., 2006a).

A decomposição dos detritos de *S. molesta* foi claramente mais lenta que as outras espécies tanto na Lagoa do Óleo como na Represa do Beija-Flor. Essa recalitrância do gênero *Salvinia* foi muitas vezes observada. Longhi et al. (2008) em um estudo com áreas alagadas, destacam que amostras de *S. natans* tiveram os menores coeficientes de decaimento ($0,0041 \text{ dia}^{-1}$) entre *Phragmites australis*, *Carex riparia* e *Nuphar luteum*. Em outro estudo, amostras de *S. cucullata* apresentaram as menores taxas de decomposição ($0,28\% \text{ dia}^{-1}$) quando comparadas a amostras de *E. crassipes* ($1,46\% \text{ dia}^{-1}$) (Barik et al., 2000). Outros autores também destacam baixas taxas de decaimento desse gênero como para *S. auriculata*: $0,0069 \text{ dia}^{-1}$ (Howard-Williams and Junk, 1976) e $0,002 \text{ dia}^{-1}$ (Cunha-Santino e Bianchini Jr., 2001). Porém, comparações diretas entre valores de coeficientes da literatura são dificultadas devido à grande variabilidade nos resultados, relacionada a diferentes metodologias, ambiente e fatores fisiológicos (Chimney e Pietro, 2006).

Os detritos de *E. azurea*, *C. giganteus* e *Eleocharis* sp. seguiram padrões semelhantes entre si na Lagoa do Óleo e na Represa do Beija-Flor, com taxas de mineralização da MOP_R mais elevadas que as observadas nos detritos de *Salvinia molesta*. Estudos sobre decomposição do gênero *Eichhornia* apresentam valores distintos de coeficientes de mineralização (k), variando de acordo com a área de estudo e o tempo de decomposição. Para *E. azurea*, Pagioro e Thomaz (1998) em experimento em um lago de pH médio 6,6 e temperaturas variando de 16 a 19 °C obtiveram k de $0,004 \text{ dia}^{-1}$, resultado semelhante ao observado no presente estudo (Represa do Beija-Flor). Em outro experimento, Pagioro e Thomaz (1999) apresentaram valores de k_R de $0,004 \text{ dia}^{-1}$ em estudo com folhas senescentes desta espécie. Padial e Thomaz (2006) obtiveram k de $0,018 \text{ dia}^{-1}$ em experimento com *litter bags* em ambiente com pH médio 6. Estudos com *E. crassipes* (espécie flutuante-livre) apresentam valores mais altos de k, $0,0170 \text{ dia}^{-1}$ (Chimney e Pietro, 2006); $0,0370 \text{ dia}^{-1}$ (Gamage e Asaeda, 2005); $0,0107 \text{ dia}^{-1}$ (Howard-Williams e Junk, 1976); $0,0220 \text{ dia}^{-1}$ (Poi de Neiff et al., 2006). Devido à utilização de modelos diferentes para obtenção dos valores de k (modelo de decaimento

simples) e de k_R (modelo de duplo decaimento), os valores de k são cerca de 20% maiores que os de k_R .

Apesar de não terem sido observadas diferenças significativas entre os valores de k_R das Ciperaceas (*C. giganteus* e *Eleocharis sp.*), espécies dessa família normalmente apresentam valores mais baixos de k_R , relacionados ao alto teor de fibras. Kulshreshtha e Gopal (1982) em estudo com *Cyperus articularis* obtiveram k de 0,0069 dia⁻¹. Villar et al. (2001) em estudo de áreas alagadas com *C. giganteus*, obtiveram valor de k de 0,0010 dia⁻¹, sendo este um valor semelhante ao observado no presente estudo. Já para o gênero *Eleocharis*, os valores de k observados foram de 0,0026 dia⁻¹ para *Eleocharis sp.* (Rejmanková e Houdková, 2006) e 0,0023 dia⁻¹ para *E. cellulose* (Harris et al., 1995), valores próximos aos observados no presente estudo para *Eleocharis sp.* da Represa do Beija-Flor. Bianchini Jr. e Toledo (1996) obtiveram valores de k_R de 0,0076 dia⁻¹ para *E. mutata*.

Entre os fatores intrínsecos que regulam a decomposição dos detritos vegetais, os teores de nitrogênio e fósforo, assim como suas proporções em relação ao carbono (razão C:N e C:P) vêm sendo consideradas por muitos autores como um fator crítico para as taxas de perda de massa tanto em ecossistemas aquáticos como terrestres (Royer e Minshall, 2001; Villar et al., 2001; Ágoston-Szabó et al., 2006; Kuehn et al., 2000; Longhi et al., 2008; Rejmánková e Houdková, 2006; Hoorens et al., 2003; Menéndez, 2008; Gessner, 2000; Evangelista et al., 2009).

Valores elevados da razão C:N podem diminuir em até 100 vezes a eficiência de crescimento de bactérias decompositoras (Goldman et al., 1987), podendo ser responsável por baixos valores de k_R . Os detritos de *E. azurea*, *C. giganteus* e *Eleocharis sp.* apresentaram valores iniciais altos da razão C:N. Esses valores diminuíram ao longo do processo de decomposição, com o aumento do teor de N, que é atribuído à acumulação de proteína microbiana (Goldshalk e Wetzel, 1978). Devido aos altos valores iniciais de C:N, a demanda por N dos organismos decompositores causou a imobilização do N da coluna d'água. Essa diminuição da razão C:N aumenta o valor da qualidade do detrito, elevando as taxas de decomposição, como pode ser observado pelos valores mais altos de k_R nessas espécies.

Os teores iniciais de N das espécies selecionadas não foram o fator determinante das taxas de decomposição, pois as amostras de *S. molesta* em ambos os sistemas tiveram os valores mais altos de N; no entanto, os valores mais baixos de k_R . Longhi et al. (2008) também observaram resultados contraditórios entre a razão C:N inicial de *S.*

natans e suas taxas de decaimento, indicando que outros fatores, além da qualidade química, podem influenciar a decomposição desse gênero. Evangelista et al. (2009) observaram que o teor de N e, conseqüentemente, a razão C:N são mais importantes na regulação dos detritos vegetais já decompostos. Apesar dos valores mais baixos da razão C:N inicial, os detritos de *Salvinia molesta*, ao contrário das outras espécies, não apresentaram aumento desses valores, demonstrando que não houve incorporação do N da coluna d'água, podendo ser uma indicação da pouca atividade microbiana nesses detritos.

Ao contrário do comumente observado (Kim e Rejmanková, 2004), os detritos apresentaram uma perda no teor de fósforo, mais pronunciada no período de lixiviação, seguida de uma estabilização desses valores. O padrão da razão C:P foi semelhante ao observado por Longhi et al. (2008) para *Phragmites australis* e *Carex riparia* (espécies emergentes), com um aumento inicial dessa razão, seguida por uma queda e estabilização. O aumento inicial ocorre devido à grande perda de P para a coluna d'água durante a lixiviação. A imobilização do P ocorre apenas quando a razão C:P está cerca de 10 vezes maior do que 80, valor considerado valor crítico para ocorrer a mudança de mineralização para imobilização (Canfield et al., 2005). Esse padrão de variação da razão C:P pode ser causado pela pouca disponibilidade de P na coluna d'água, como observado para a Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor, sendo este um fator limitante para a decomposição das macrófitas aquáticas nestes sistemas.

As frações de fibras obtidas para as espécies utilizadas no experimento foram muito próximas, dessa forma, esse fator não foi determinante na regulação das taxas de decomposição. A disposição das fibras nos tecidos, muitas vezes, pode ser mais determinante sobre essas taxas do que o teor inicial de cada fração (Lynd, 2002). Assim, entre os outros fatores já discutidos, a disposição da celulose e lignina na matriz de hemicelulose dos tecidos pode ter sido mais importante do que seus teores iniciais.

6.2.2 - Atividade Enzimática

Com a utilização de regressões lineares simples, pode-se observar que a perda de massa (nos dois ambientes) e os coeficientes de degradação (na Represa do Beija-Flor) foram consequência direta da atividade enzimática total nos detritos (r^2 0,7). Assim, os detritos que sofreram maior ataque microbiano, evidenciado aqui pela atividade enzimática, foram os que tiveram a maior perda de massa e taxas mais altas de degradação. Harner et al. (2009) observaram resultados semelhantes em um estudo com

espécies vegetais terrestres, no qual a atividade enzimática foi proporcional à perda de massa, que por sua vez esteve relacionada a biomassa de fungo, que aumentou de acordo com o teor de N dos detritos. Pode-se inferir, assim, que os fatores discutidos anteriormente (principalmente a composição química das plantas) determinaram tanto os valores de perda de massa como os k_{RS} , foram os fatores determinantes da atividade enzimática.

Muitos autores relacionam a atividade enzimática envolvida na decomposição de tecidos vegetais com a qualidade química desses detritos (Allison e Vitousek, 2004; Carreiro et al., 2000; Güswell e Freeman, 2005; Sinsabaugh et al., 1994, 2002, 2009; Rejmankova e Sirova, 2007). A demanda de nutrientes dos microrganismos é determinada pela razão entre carbono, nitrogênio e fósforo no material vegetal (Sinsabaugh et al., 2008). Dessa forma, a estequiometria dos detritos é um fator fortemente determinante da atividade enzimática (Rejmánková e Sirová, 2007). A decomposição de macrófitas aquáticas, como visto anteriormente, é regulada por fatores ambientais e intrínsecos às plantas. Os mecanismos que comandam essas relações operam em níveis microbiológicos e bioquímicos (Sinsabaugh et al. 1994). A investigação dos fatores reguladores dessas atividades pode prever as consequências de mudanças sistêmicas em relação a fatores ambientais, como mudanças no *pool* de nutrientes (Sinsabaugh, 2002).

A maioria dos estudos sobre a influência da composição química dos detritos vegetais sobre a atividade enzimática durante a decomposição destaca a grande influência das razões iniciais C:N e C:P. Porém, nesse estudo, mais importante do que os valores iniciais de C:N foi o ganho de N durante a decomposição. Essa incorporação de N da coluna d'água pelos microrganismos, além de ser uma medida indireta da atividade microbiana nos detritos, leva à diminuição da razão C:N. Como já discutido anteriormente, a razão C:N torna-se, então, mais determinante para detritos já decompostos.

Com a avaliação da correspondência entre a perda de massa dos detritos e atividade de cada enzima pode-se concluir, por meio de regressões lineares, que a perda de massa das espécies utilizadas neste estudo foi decorrente, principalmente, da atividade da xilanase (r^2 : 0,7). Esse é um resultado esperado uma vez que a xilanase é responsável pela degradação da hemicelulose, fração mais facilmente degradada da MOP_R e a qual os microrganismos têm maior facilidade de acesso devido a sua disposição no tecido. Além disso, a hemicelulose precisa ser, pelo menos em parte,

decomposta primeiramente para que a celulose e a lignina sejam expostas e assim, degradadas (Lynd et al., 2002). Essas características também contribuíram para a xilanase apresentar a maior atividade entre as enzimas avaliadas neste estudo. A atividade elevada da xilanase também foi observada por Nunes et al. (2011) para macrófitas da Lagoa do Óleo decompostas sob condições anaeróbias, condição que pode ter ocorrido, no presente estudo, para os detritos decompostos na interface s-a.

A dinâmica da atividade celulolítica nos detritos decompostos na Lagoa do Óleo e na Represa do Beija-Flor apresentou um padrão semelhante, com maior atividade no início do processo de decomposição (primeiros 5 dias). Esse padrão também foi observado em outros estudos com celulases, tanto para ecossistemas terrestres (Sinsabaugh et al. (2002), Fioreto et al. (2000) e Kourtev et al. (2002)) como para aquáticos (Cunha-Santino, 2003 Nunes et al., 2011). A atividade elevada no início do processo subsidia a idéia de que a celulose esteja entre os primeiros compostos a serem degradados, juntamente com a hemicelulose (Fioreto et al., 2000). Os picos de atividade observados após o período inicial para *E. azurea* e *C. giganteus* podem estar relacionados a dois fatores: (a) o processo de regulação da celulose, que é induzido pela presença de produtos como a celobiose (Rodríguez et al., 1996), que, pelo menos em parte, fica aderida ao detrito no microhabitat formado pelos detritos em decomposição e o biofilme de microrganismos decompositores ou (b) aos microrganismos celulolíticos mais seletivos que atuam, mais tardiamente, na celulose já exposta (Bayer et al., 2006).

A xilanase também apresentou atividade máxima nos primeiros 5 dias de decomposição, principalmente para *E. azurea* e *C. giganteus*, ocorrendo outros picos de atividade no decorrer do processo. Esse padrão também foi observado por Nunes et al. (2011) para *Cabomba furcata*, *Ludwigia inclinata*, *Utricularia breviscapa* e *Ricciocarpus natans* decompostos sob condições anaeróbias. No presente estudo, *Eleocharis* sp. e *S. molesta* tiveram atividade mais baixa no geral, com picos entre o 30° e 150° dia de decomposição. Como já mencionado, a hemicelulose e a celulose estão entre os primeiros compostos a serem degradados. A conexão entre esses compostos ocorre não só na formação da estrutura dos tecidos vegetais, como também em seu processo de degradação. Esses dois polissacarídeos não podem ser facilmente separados, obrigando os microrganismos decompositores a agirem simultaneamente sobre os dois substratos (Bayer et al., 2006). O sistema de regulação das enzimas envolvidas nesse processo também é interligado, como demonstrado pela inibição de atividade celulolítica pela presença de xilose (produto final da degradação da

hemicelulose) em *Cellulomonas* sp. (Rodríguez et al., 1996). Fioreto et al. (2000) observaram padrões semelhantes entre a atividade de celulase e xilanase na degradação de espécies vegetais terrestres, corroborando a esta interconexão. A maior produção de xilanase, quando comparada à celulase pode estar relacionada à maior facilidade de degradação da xilanase e também à maior quantidade de microrganismos envolvidos no processo, já que microrganismos envolvidos na degradação de celulose também podem coproduzir enzimas de degradação da hemicelulose (Lynd et al., 2002), aumentando o *pool* de enzimas que atuam sobre este composto.

A atividade da β -glicosidase seguiu padrões distintos nos experimentos desenvolvidos na Lagoa do Óleo e na Represa do Beija-Flor. Na primeira, a atividade foi máxima nos primeiros 5 dias, conforme observado para as demais enzimas hidrolíticas. Sendo a enzima responsável pela clivagem final da celulase, a atividade da β -glicosidase pode ter sido induzida pelos produtos intermediários (como a celobiose) produzidos pela ação da celulase, que também foi alta no período inicial da decomposição, como visto anteriormente.

Nas espécies decompostas na Represa do Beija-Flor a atividade da β -glicosidase só foi detectada a partir do 200º dia. Kourtev et al. (2000) e Alvarez e Guerrero (2000) observaram um padrão de atividade dessa enzima similar ao observado na Represa do Beija-Flor, com aumento da atividade ao longo do tempo. A β -glicosidase tem sua atividade induzida pela presença de polissacarídeos é inibida na presença de seu produto final, a glicose (Chróst, 1989) e também na presença de quantidades altas de carbono assimilável (Rejmanková e Sirová, 2007). Dessa forma, os padrões observados na Represa do Beija-Flor podem estar relacionados à disponibilidade de carbono assimilável até o 200º dia de decomposição, proveniente da ação de outras β -glicosidases sobre o substrato. A liberação de glicose causada por essa atividade pode ter inibido a ação da β -glicosidase analisada (EC 3.2.1.21), que passou a atuar posteriormente. Apesar do maior teor de COD na água da Represa do Beija-Flor quando comparada ao da Lagoa do Óleo, esse fator, provavelmente, não esteve relacionado à inibição da β -glicosidase devido à característica refratária da maior fração da MOD.

As enzimas oxidativas peroxidase e polifenol oxidase estão envolvidas na decomposição da lignina. Sendo esta a fração mais refratária da MOP, é esperado que a atividade dessas enzimas seja observada mais tardiamente, quando as frações mais lábeis (como celulose e hemicelulose) já foram parcialmente decompostas (Sinsabaugh et al. 2002).

A atividade da peroxidase foi muito baixa nos detritos decompostos na Lagoa do Óleo, principalmente para *S. molesta*. O pico de atividade observado no início da decomposição dos detritos de *E. azurea* e *C. giganteus*, seguido de uma atividade muito baixa até o fim do experimento pode estar relacionado à inibição da atividade causada pela disponibilidade de N (Fogg, 1982). Como visto na análise de teor de nutrientes dos detritos, ocorreu um aumento no teor de N durante a decomposição dos detritos de *E. azurea* e *C. giganteus*, assim, a atividade de peroxidase ocorrida no início do período (quando a disponibilidade de N nos detritos era baixa), foi inibida enquanto o teor de N aumentava. Esse mesmo padrão de atividade foi observado por Kourtev et al. (2002) em experimento de decomposição de folhas no solo. Além desses fatores, a atividade de peroxidase é só uma fração de toda ação oxidativa sobre os detritos (Sinsabaugh et al., 2002). Dessa forma, a degradação da lignina na Lagoa do Óleo pode ter ocorrido por outras peroxidases assim como, também, por outras enzimas oxidativas que não foram avaliadas neste estudo.

Na Represa do Beija-Flor, ao contrário do observado na Lagoa do Óleo, a atividade da peroxidase ocorreu, principalmente, a partir do 150º dia. Este padrão é o mais comumente observado, já que a oxidação da lignina ocorre mais tardiamente, quando compostos menos refratários como a celulose e hemicelulose já foram, pelo menos em parte, decompostos. Nesse sistema, não ocorreu a inibição da peroxidase pelo aumento na disponibilidade de N. As diferenças entre a cinética da peroxidase nos dois sistemas podem estar relacionadas: (a) às diferenças entre as populações de fungos, principais produtores dessas enzimas (Lang et al., 1997; Bucher et al., 2004), (b) à grande variedade de enzimas envolvidas na degradação da lignina (Pérez et al. 2002, Cunha-Santino et al., 2007) e à pouca especificidade dessas reações e (c) ao fato dessas populações de fungos possuírem uma capacidade heterotrófica generalista, podendo utilizar outros compostos como quitina, proteínas e pectinas para seu crescimento (Abdullah e Taj-Aldenn, 1989; Zare-Maivan e Shearer, 1988), do o que pode diminuir a atividade das enzimas aqui avaliadas.

A atividade da polifenol-oxidase foi verificada durante todo o experimento, na Represa do Beija-Flor (com exceção dos detritos de *S. molesta*) e em picos nos detritos da Lagoa do Óleo. A maior atividade de polifenol-oxidase quando comparada a outra enzima oxidativa da lignina (peroxidase) pode estar relacionada à composição da comunidade decompositora da lignina presente nestes sistemas. Em uma triagem realizada por Abdel-Raheem e Ali (2004) com fungos aquáticos, foi observado que a

polifenol-oxidase é produzida por um maior número de espécies quando comparada à peroxidase. Muitos basidiomicetos não produzem peroxidases, despolimerizando a lignina por um sistema de lacases (Sinsabaugh et al., 2010).

Analisando conjuntamente a atividade das enzimas oxidativas, pode-se observar que ao contrário do esperado, devido à sua alta refratibilidade, a degradação da lignina ocorreu desde o início do experimento. A atividade de enzimas oxidativas no início da decomposição também foi observada por Koutev et al. (2002). Esses resultados sugerem que compostos refratários são decompostos, pelo menos em parte, já no início da decomposição.

De uma forma geral, houve maior atividade enzimática no início da decomposição, fato que pode estar relacionado à liberação de nutrientes e compostos de fácil absorção durante a lixiviação. Durante a lixiviação, processo que leva de 3 a 7 dias para completar, são liberados gradativamente na coluna d'água nutrientes (Sinsabaugh et al., 1991; Wetzel, 2001) e compostos lábeis como açúcares, aminoácidos e ácidos alifáticos (Webster e Benfield, 1986). Esses compostos são rapidamente utilizados pelos microrganismos do biofilme que envolve os detritos em decomposição. Esse processo leva ao aumento a produção bacteriana (Sala et al., 2001), causando esse pico inicial de atividade enzimática, também observado em outros estudos (Nunes, 2011; Sinsabaugh et al., 2002; Sala e Gude, 1999).

Picos intermediários podem estar relacionados, além de fatores específicos de cada enzima, tais como os anteriormente discutidos, com a senescência da comunidade de macrófitas durante a estação seca. Da mesma forma que ocorreu para a lixiviação do próprio detrito, a liberação de nutrientes e compostos de fácil assimilação ocorrida nas lagoas pode aumentar a produção bacteriana do sistema, causando esses picos intermediários. Essa liberação de nutrientes pelos estandes de macrófitas em senescência pode ser restrita ao microcosmo formado pelos detritos e o biofilme de microrganismos decompositores e ocorre por um período curto de tempo. Dessa forma, não foi possível detectar essas mudanças na análise de nutrientes da água. O fato da decomposição dos detritos nos *litter bags* já estar avançada nesse período, com maior proporção de compostos refratários, pode ser a causa da menor intensidade dos picos intermediários quando comparados aos iniciais.

A interface s-a é o local onde a maioria dos detritos é decomposta (Longhi et al., 2008). Muitos autores já observaram taxas mais elevadas de decomposição nesse compartimento (Webster e Benfield, 1986; Lee e Bukaveckas, 2002) relacionadas à

liberação de nutrientes e à grande disponibilidade de aceptores de elétrons. Além disso, sedimentos lacustres, normalmente, apresentam cerca de três vezes mais microrganismos quando comparados à coluna d'água e produção, abundância e tamanho de célula bacteriana maiores nas comunidades do sedimento quando comparadas às comunidades pelágicas e epífitas (Fischer e Pusch, 2001). Dessa forma, similaridade entre a atividade das enzimas entre os detritos decompostos na superfície e na interface s-a não era esperada. Além das características já descritas, os sedimentos da Lagoa do Óleo e na Represa do Beija-Flor são ricos em matéria orgânica, o que poderia colaborar para o maior desenvolvimento de uma comunidade microbiana no sedimento.

A grande deposição de matéria orgânica no sedimento leva a um grande fluxo de, principalmente, nitrogênio orgânico dissolvido (Lomstein et al., 2006) que pode ser ou incorporado pela comunidade microbiana durante o processo de decomposição, como já discutido anteriormente (Pedersen et al., 1999) ou retido pelo sistema (Trimmer et al., 2000). A dinâmica do nitrogênio nos sedimentos ainda é pouco compreendida (Wetzel, 2001); porém, é consenso que a água intersticial da camada superficial e oxigenada do sedimento possua concentrações mais altas de nitrogênio orgânico que a coluna d'água. Seria então esperado que nos detritos decompostos na interface s-a ocorresse maior atividade microbiana, devido à maior disponibilidade de nitrogênio e conseqüente maior incorporação de nitrogênio no detrito (resultado não observado). A similaridade entre as profundidades observada neste estudo pode estar relacionada ao tipo de corpo d'água selecionado, sistemas nos quais as diferenças entre a coluna d'água e a interface s-a podem ser minimizadas pela pouca profundidade. Em um experimento sobre demanda de oxigênio durante a decomposição de macrófitas da Lagoa do Óleo foi observado um menor consumo de oxigênio nas incubações com presença de sedimento, indicando menor atividade microbiana nos detritos decompostos pela comunidade do sedimento (Sciessere et al., 2007).

Analisando a atividade enzimática temporal de uma forma geral pode-se concluir que na Lagoa do Óleo são decompostos nos primeiros dias, pelo menos em parte, hemicelulose e celulose. Também nesse período ocorre ação das enzimas oxidativas sobre a lignina, porém, com menor intensidade. Após essa alta atividade enzimática inicial, ocorre uma queda na produção e são observados picos de atividade específicos de cada enzima. Mesmo após 300 dias de decomposição, ainda é observada atividade enzimática, demonstrando que a atividade dos microrganismos sobre o detrito

refratário continuará ocorrendo, principalmente sobre a lignina, visto que a atividade de polifenol-oxidase foi alta no último dia amostral.

Na Represa do Beija-Flor a cinética da atividade enzimática foi semelhante à observada na Lagoa do Óleo, principalmente para a atividade hidrolítica sobre a celulose e a hemicelulose. No entanto, esse sistema apresentou maior atividade de enzimas oxidativas, indicando que a comunidade decompositora existente na represa possa estar mais adaptada à degradação de compostos com alta refratabilidade. A intensa atividade dessas enzimas ainda no 350º dia de decomposição também indica uma continuidade nessa degradação.

A atividade enzimática total foi mais alta nos detritos decompostos na Represa do Beija-Flor quando comparados aos detritos decompostos na Lagoa do Óleo. Mesmo apresentando valores semelhantes nas variáveis físicas e químicas, a estrutura dos dois sistemas difere em relação à área e à proporção entre área e biomassa de macrófitas aquáticas. A Lagoa do Óleo está sofrendo um processo de envelhecimento característico de lagoas marginais. Esse processo leva a uma diminuição da área da lagoa, acelerado pelo assoreamento do Rio Mogi-Guaçu e ao aumento da biomassa de macrófitas aquáticas, principalmente de espécies emergente da região litorânea, o que acelera a diminuição da área de espelho d'água. Já a Represa do Beija-Flor, recebe um fluxo contínuo de água (que aumenta no período de chuva) e possui uma relação maior entre área e biomassa de macrófitas aquáticas. Nesse ambiente, a atividade enzimática mais elevada leva a uma maior perda de massa nos detritos. Dessa forma, contribuiu para um menor acúmulo de matéria orgânica na Represa do Beija-Flor.

7. CONCLUSÕES

Com base nos resultados observados pode-se concluir que:

- A qualidade química, caracterizada neste estudo pela razão C:N, foi o fator que exerceu a maior influência sobre as porcentagens e coeficientes de perda de massa da MOP_R dos detritos de macrófitas aquáticas avaliados.
- A atividade enzimática sobre os detritos de macrófitas aquáticas nos ambientes estudados foi iniciada paralelamente à lixiviação, com intensidade. Após esse período foi observado decréscimo dessa atividade, ocorrendo picos intermediários.
- Devido à semelhança entre os fatores ambientais dos locais selecionados, não foi possível estabelecer quais fatores ambientais exercem maior influência sobre atividade enzimática.
- Até o 350º dia de decomposição houve predominância da atividade de enzimas hidrolíticas sobre a atividade de enzimas oxidativas.
- Houve uma relação direta entre perda de massa e atividade enzimática, relacionada, principalmente, à atividade de xilanase.

- Em ecossistemas aquáticos rasos, como a Lagoa do Óleo e Represa do Beija-Flor, a influência da maior disponibilidade de nutrientes e maior comunidade microbiana encontrada na superfície do sedimento é minimizada pela pouca profundidade, não sendo possível observar diferenças significativas nos parâmetros cinéticos e atividade enzimática da decomposição dos detritos de macrófitas aquáticas.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDEL-RAHEEM, A.M.; ALI, E.H. Lignocellulolytic enzyme production by aquatic hyphomycetes species isolated from the Nile's delta region. **Mycopathologia** v. 157, p. 277–286, 2004.

ABDULLAH, S.K.; TAJ-ALDENN, S. J. Extracellular enzymatic activity of aquatic and aero-aquatic conidial fungi. **Hydrobiologia** v. 174, p. 217–223, 1989.

AERTS, E.; CHAPIN, F.S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. **Adv. Ecol. Res.** v. 30, p. 1-67, 2000.

ÁGOSTON-SZABÓ, E.; DINKA, M.; NÉMEDI, L.; HORVÁTH, G. Decomposition of *Phragmites australis* rhizome in a shallow lake. **Aquat. Bot.** v. 85, p. 309–316, 2006.

AHMED, Z.; BANU, H.; RAHMAN, M.M.; AKHTER, F.; HAQUE, M.S. Microbial activity on the degradation of lignocellulosic polysaccharides. **J. Biol. Sci.** v. 10, n. 1, p. 993-997, 2001.

ALLAN, J.D. **Stream Ecology – Structure and function of running waters**. London: Chapman e Hall, 1995. 388p.

ALLEN, S. E. et al. **Chemical analysis of ecological materials**. Oxford: Blackwell, 1974. 565 p.

ALLISON, S.D.; VITOUSEK, P.M. Extracellular Enzyme Activities and Carbon Chemistry as Drivers of Tropical Plant Litter Decomposition. **Biotropica**. v. 36, n. 3, p. 285-296, 2004.

ALVAREZ, S.; GUERRERO, M.C. Enzymatic activities associated with decomposition of particulate organic matter in two shallow ponds. **Soil Biol. Biochem.** v.32, p. 1941–1951, 2000.

ATALLA, R.H. E HACKNEY, J.M.; UHLIN, I.; THOMPSON, N.S. Hemicelluloses as structure regulators in the aggregation of native cellulose. **Int. J. Biol. Macromol.** v. 15, p. 109-112, 1993.

AZAM, F.; FENCHEL, T.; FIELD, J. G.; GRAY, J. S; MEYER-REI, L. A. THINGSTAD, F. The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** v.10, p. 257-263, 1983.

BALLESTER, M.V.R. **Dinâmica de gases biogênicos (CH₄, O₂ e CO₂) em ecossistemas aquáticos da planície de inundação do Rio Mogi-Guaçu (Estação Ecológica de Jataí, São Paulo)**. 172 p. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais), Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 1994.

- BARIK, S.K.; MISHRA, S.; AYYAPPAN, S. Decomposition patterns of unprocessed and processed lignocellulosics in a freshwater fish pond. **Aquat. Ecol.** v. 34, p. 185-204, 2000.
- BAYER, E.A.; SHOHAM, Y.; LAMED, R. Cellulose-Decomposing Bacteria and Their Enzyme Systems. **Prokaryotes** v. 2, p. 578–617, 2006.
- BIANCHINI JR., I.; TOLEDO, A.P.P. Estudo da mineralização de *Eleocharis mutata*. **Anais Sem. Reg. Ecol.7**, São Carlos: UFSCar, p. 57-72. 1996.
- BIANCHINI JR., I. Modelos de crescimento e decomposição de macrófitas aquáticas. In: THOMAZ, S.M. E BINI, L.M. (Eds.) **Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas**. Maringá: EDUEM, 2003. p. 85-126.
- BIANCHINI JR., I. et al. Humification of vascular aquatic plants. In: MARTIN-NETO, L.; MILORI, D.M. B.P.; SILVA, W.T.L. (Eds.) **Humic substances and soil and water environment**. São Pedro: Embrapa, 2004. p. 82-84.
- BIANCHINI Jr., I.; ROCHA, M. G.B. Simulação da ciclagem de *Scirpus cubensis* em uma lagoa marginal tropical (Lagoa do Infernã, São Paulo, Brasil). In SANTOS, J.E.; PIRES, J.S.R.; MOSCHINI, L.E. (Eds.). **Estudos Integrados em Ecossistemas - Estação Ecológica de Jataí**. São Carlos: EdUFSCar, 2006. p. 159-168.
- BIANCHINI JR., I.; CUNHA-SANTINO, M.B. As rotas de liberação do carbono dos detritos de macrófitas aquáticas. **Oecol. Bras.**, v. 12, n. 1, p. 20-29, 2008.
- BIANCHINI JR., I.; CUNHA-SANTINO, M.B.; PERET, A.M. Oxygen demand during mineralization of aquatic macrophytes from an oxbow lake. **Braz. J. Biol.**, v. 68, n. 1, p. 61-67, 2008.
- BRIDGHAM, S.D.; UPDEGRAFF, K.; PASTOR, J. A comparison of nutrient availability indices along an ombrotrophic–minerotrophic gradient in Minnesota wetlands. **Soil Sci. Soc. Am. J.**, v. 65, p. 259–269, 2001
- BUCHER, V.V.C.; POINTING, S.B.; HYDE, K.D.; REDDY, C.A. Production of Wood Decay Enzymes, Loss of Mass, and Lignin Solubilization in Wood by Diverse Tropical Freshwater Fungi. **Microl. Ecol.** v. 48, p. 331–337, 2004.
- BÜNEMANN, E.K.; BOSSIO, D.A.; SMITHSON P.C.; FROSSARD E.; OBERSON A. Microbial community composition and substrate use in a highly weathered soil as affected by crop rotation and P fertilization. **Soil Biol. Biochem.**, v. 36, p. 889-901, 2004.
- CANFIELD, D.E., THAMDRUP, B., KRISTENSEN, E. **Aquatic Geomicrobiology**. Amsterdam: Elsevier, 2005. 656p.
- CARLSON, R.E. A trophic state index for lakes. **Limnol. Oceanogr.** v. 22, n. 2, p. 361-369, 1977.

CARREIRO, M.M.; SINSABEUGH, R.L.; REPERT, D.A.; PARKHURST, D.F. Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition. **Ecology**, v. 81, n. 9, p. 2359-2365, 2000.

CARVALHO, P.; THOMAZ, S.M.; BINI, L.M. Effects of temperature on decomposition of a potential nuisance species: the submerged aquatic macrophyte *Egeria najas* Planchon (Hydrocharitaceae). **Braz. J. Biol.**, v. 65, p. 51-60, 2005.

CHARACKLIS, W.G. Kinetics of microbial transformations. In: CHARACKLIS, W.G.; MARSHALL, K. C. (Eds.). **Biofilms**. New York: Wiley & Sons, 1990. p.233-264.

CHIMNEY, M.J.; PIETRO, K.C. Decomposition of macrophyte litter in a subtropical constructed wetland in south Florida (USA). **Ecol. Eng.** v. 27, p. 301-321, 2006.

CHRÓST, R.J. Characterization and significance of β -glucosidase activity in lake water. **Limnol. Oceanogr.** v. 34, n. 4, p. 660-672, 1989.

CHRÓST, R.J. Environmental control of the synthesis and activity of aquatic microbial ectoenzymes. In: CHRÓST, R. J. (Ed.) **Microbial Enzymes in Aquatic Environments**. New York: Springer-Verlag, 1991.

CLAMPTON, E.W.; MAYNARD, L.A. The relation of cellulose and lignin content and nutritive value of animals feeds. **J. Nutrition**, v. 15, p. 383-395, 1938.

COSTANTINI, M.L.; SABETTA, L.; MANCINELLI, G.; ROSSI, L. Spatial variability of the decomposition rate of *Schoenoplectus tatora* in a polluted area of Lake Titicaca. **J. Trop. Ecol.** v. 20, p.325–335, 2004.

CUNHA, M.B.; BIANCHINI JR., I. Cinética de mineralização aeróbia de celulose e lignina durante a degradação de *Cabomba piauhyensis* e *Scirpus cubensis*. **Acta Limnol. Brasil.**, v. 10, n. 2, p. 59-69, 1998.

CUNHA-SANTINO, M.B.; BIANCHINI Jr., I. . Decomposição aeróbia e anaeróbia de *Salvinia auriculata* Aubl. da lagoa do Infernãõ.. In: SANTOS, J.E.; PIRES, J.S.R. (Eds.) **Estudos integrados em ecossistemas**. São Carlos: Rima, 2001, v. 2, p. 631-644.

CUNHA-SANTINO, M.B. **Atividade enzimática, cinética e modelagem matemática da decomposição de *Utricularia breviscapa* da Lagoa do Óleo (Estação Ecológica de Jataí – Luiz Antônio, SP)**. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) – Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2003.

CUNHA-SANTINO, M.B.; BIANCHINI JR., I. Modelos matemáticos aplicados aos estudos de decomposição de macrófitas aquáticas. **Oecol. Bras.** v. 10, n. 2, p. 154-164, 2006a

CUNHA-SANTINO, M.B.; BIANCHINI JR., I. The aerobic and anaerobic decomposition of *Typha domingensis* Pers. **Acta Limnol. Bras.**, v. 18, n. 3, p. 321-334, 2006b.

CUNHA-SANTINO, M.B.; BIANCHINI JR., I. Cellulase activities during decomposition of a submerged aquatic macrophyte (*Utricularia breviscapa*): A microcosm assay. **Braz. J. Microbiol.** v. 38, p. 230-236, 2007.

CUNHA-SANTINO, M.B.; SCIESSERE, L.; BIANCHINI JR., I. As atividades das enzimas na decomposição da matéria orgânica particulada em ambientes aquáticos continentais. **Oecol. Bras.**, v. 12, n. 1, p. 30-41, 2008.

CUNHA-SANTINO, M.B.; BIANCHINI JR., I. Decomposição aeróbia e anaeróbia de *Salvinia auriculata* Aubl. da Lagoa do Infernã. In: SANTOS, J.E.; PIRES, J.S.R.; MOSCHINI, L.E. (Eds.). **Estação Ecológica de Jataí** – Estudos Integrados em Ecossistemas. São Carlos: Rima, 2008. v. 3. p. 631-643.

DAUFRESNE, T.; LOREAU, M. Ecological stoichiometry, primary producer decomposer interactions, and ecosystem persistence. **Ecology.**, v. 82, p. 3069-3082, 2001.

ENCALADA, A.C.; CALLES, J.; FERREIRA, V.; CANHOTO, C.M.; GRAÇA, M.A.S. Riparian land use and the relationship between the benthos and litter decomposition in tropical montane streams. **Freshwater Biol.** v. 55, p. 1719–1733, 2010.

ENRÍQUEZ, S.; DUARTE, C.M.; SAND-JENSEN, K. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C :N :P. **Oecologia.** v. 94, p. 457-471, 1993.

EVANGELISTA, H.B.A; PADIAL, A.A.; THOMAZ, S.M. Decomposition of aquatic macrophytes: an inter-specific approach using model selection and multi-model inference. **Acta Limnol. Bras.** v. 21, n. 2, p. 185-191, 2009.

FISCHER, H.; PUSCH, M. Comparison of bacterial production in sediments, epiphyton and the pelagic zone of a lowland river. **Freshwater Biol.**, v. 46, p. 1335-1348, 2001.

FORSHAY, K.J; DODSON, S.I. Macrophyte presence is an indicator of enhanced denitrification and nitrification in sediments of a temperate restored agricultural stream. **Hydrobiologia**.noprelo (publicado online em fevereiro de 2011)

FRANCOEUR, S.N.;SCHAECHER, M.; NEELY, R.K.; KUEHN, K.A. Periphytic Photosynthetic Stimulation of Extracellular Enzyme Activity in Aquatic Microbial Communities Associated with Decaying *Typha* Litter. **Microl. Ecol.** v. 52, p. 662-669, 2006.

FINGER, A. In-vitro studies on the effect of polyphenol oxidase and peroxidase on the formation of polyphenolic black tea constituents. **J Sci. Food Agr.**v. 66, n.3, p. 293-305, 1994.

FIORETTO, A.; PAPA, S.; CURCIO, E.; SORRENTINO, G.; FUGGI, A. Enzyme dynamics on decomposing leaf litter of *Cistus incanus* and *Myrtus communis* in a Mediterranean ecosystem. **Soil Biol. Biochem.** v. 32, p. 1847–1855, 2000.

FOGG, G.E. **Nitrogen Cycling in Sea Waters. Phil. Trans. R. Soc. Lond.** v. 296, p. 511-520, 1982.

FORNO, I.W. Native distribution of the *Salviniaauriculata* complex and keys to species identification. **Aquat. Bot.**, v. 17, n.2, p. 71-83, 1983.

GAMA, F.M.; MOTA, M. Enzymatic hydrolysis of cellulose: relationship between kinetics and physical-chemical parameters. **Biocatal. Biotransfor.** v. 15, p. 221-236, 1997.

GAMAGE, N.P.D.; ASAEDA, T. Decomposition and mineralization of *Eichhornia crassipes* litter under aerobic conditions with and without bacteria. **Hydrobiologia** v. 541, p. 13–27, 2005.

GESSNER, M.O. Breakdown and nutrient dynamics of submerged *Phragmites* shoots in the littoral zone of a temperate hardwater lake. **Aquat. Bot.** v. 66, p. 9-20, 2000.

GOLDMAN, J.C.; CARON, D.A.; DENNETT, M.R. Regulation of gross growth efficiency and ammonium regeneration in bacteria by substrate C:N ratio. **Limnol. Oceanogr.** v. 32, p. 1239-1252, 1987.

GODSHALK, G.L.; WETZEL, R.G. Decomposition in the littoral zone of lakes. In: GOOD, R.E.; WHIGHAM, D.F.; SIMPSON, R.L. (Eds.) **Freshwater Wetlands: Ecological Processes and Management Potential.** New York: Academic Press, 1978. p. 131-143.

GULIS, V.; SUBERKROPP, K. Leaf litter decomposition and microbial activity in nutrient-enriched and unaltered reaches of a headwater stream. **Freshwat. Biol.** v. 48, p. 123–134, 2003.

GÜSEWELL, S.; FREEMAN, C. Nutrient limitation and enzyme activities during litter decomposition of nine wetland species in relation to litter N:P ratios. **Funct. Ecol.**v. 19, p.582–593, 2005.

HAMILTON, W. A. Energy sources for microbial growth: an overview. In: CODD, G.A. (Ed.). **Aspects of microbial metabolism and ecology.** Orlando: Academic Press, 1984. p. 35-57.

HAMMEL, K.E. Fungal Degradation of Lignin. In: CADISCH, G.; GILLER, K.E. (EDS.) **Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition.** Wallingford (UK): CAB International, 1997. p. 33-45.

HARNER, M.J. et al. Decomposition of leaf litter from a native tree and an actinorhizal invasive across riparian habitats. **Ecol. Appl.** v. 19, n. 5, p. 1135-1146, 2009.

HARRIS, T.T., WILLIGES, K.A., ZIMBA, P.V. Primary productivity and decomposition of five emergent macrophyte communities in the Lake Okeechobee marsh ecosystem. **Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc.Limnol.** v. 45, p. 63–78, 1995.

HIGHLEY, T.L. Carbohydrates assays. In: DASHEK, W. V. (Ed.). **Methods in plant biochemistry and molecular biology**. Boca Raton: CRC Press, 1997, p. 309-321.

HOORENS, B.; AERTS, R.; STROETENGA, M. Does initial litter chemistry explain litter mixture effect on decomposition? **Oecologia** v. 137, p. 578–586, 2003.

HOPPE, H.G. Microbial extracellular enzyme activity: a new key parameter in aquatic ecology. In: CHRÓST, R. J. (Ed.) **Microbial Enzymes in Aquatic Environments**. New York: Ed. Springer-Verlag, 1991. p. 60-83.

HOWARD-WILLIAMS, C., JUNK, W.J. The decomposition of aquatic macrophytes in the floating meadows of a central Amazonian várzea lake. **Biogeographica** v. 7, p. 115–123. 1976

HUTCHINSON, G.E. **A treatise on limnology**. Vol. III. Limnological botany. Chichester: J. Wiley & Sons, 1975. 672p.

JOLY, A.B. **Botânica: Introdução à Taxonomia Vegetal**. São Paulo: Comp. Ed. Nac., 1977. 775p.

KERSTEN, P. J.; KALYANARAMAN, B.; HAMMEL, K.E.; REINHAMMAR, B.; KIRK, T.K. Comparison of lignin peroxidase, horseradish peroxidase and laccase in the oxidation of methoxybenzenes. **Biochem. J.** v. 268, p. 475-480, 1990.

KIM, J.G.; REJMNKOVÁ, E. Decomposition of macrophytes and dynamics of enzyme activities in subalpine marshes in Lake Tahoe basin, U.S.A. **Plant Soil** v. 266, p. 303–313, 2004.

KIRK, T.K.; CULLEN, D. Enzymology and Molecular Genetics of Wood Degradation by White-Rot Fungi. In: YOUNG, R.A.; AKHTAR, M. (Eds.) **Environmentally Friendly Technologies for the Pulp and Paper Industry**. New York: John Wiley & Sons, 1998. p.273-307

KOMÍNKOVÁ, D., KUEHN, K.A., BÜSING, N., STEINER, D., GESSNER, M.O. Microbial biomass, growth, and respiration associated with submerged litter of *Phragmites australis* decomposing in a littoral reed stand of a large lake. **Aquat. Microbiol. Ecol.**, v. 22, p. 271-282, 2000.

KOROLEFF, F. Determination of ammonia. In: GRASSHOFF, K.; EHRHARDT, M.; KREMLING, K. (Eds.). **Methods of sea water analysis**. Weinheim: Verlag Chemie, 1976. p. 126-133

KOURTEV, P.S.; EHRENFELD, J.G.; HUANG, W.Z. Enzyme activities during litter decomposition of two exotic and two native plant species in hardwood forests of New Jersey. **Appl. Soil Ecol.**, v.34, p. 1207-1218, 2002.

KUEHN, K.A.; LEMKE, M.J.; SUBERKROPP, K.; WETZEL, R.G. Microbial biomass and production associated with decaying leaf litter of the emergent Macrophyte *Juncus effusus*. **Limnol. Oceanogr.**, v. 45, n.4, p. 862-870, 2000.

- KULSHRESHTHA, M., GOPAL, B. Decomposition of freshwater wetland vegetation. II. Aboveground organs of emergent macrophytes. In: GOPAL, B., TURNER, R.E., WETZEL, R.G., WHIGHAM, D.F. (Eds.). **Wetland Ecology and Management**. Paris: UNESCO, 1982. p. 279–292.
- LANG, E.; ELLER, G.; ZADRASIL, F. Lignocellulose decomposition and production of ligninolytic enzymes during interaction of white rot fungi with soil microorganisms. **Microb.Ecol.** v. 34, p. 1–10, 1997.
- LEE, A.A.; BUKAVECKAS, P.A. Surface water nutrient concentrations and litter decomposition rates in wetlands impacted by agriculture and mining activities. **Aquat. Bot.** v. 74, p. 273–285, 2002.
- LESCHINE, S.B. Cellulose Degradation in anaerobic environments. **Annu. Rev. Microbiol.** v. 49, p. 399–426, 1995.
- LI, J.; YUAN, H.; YANG, J. Bacteria and lignin degradation. **Front. Biol. China**, v. 4, n. 1, p. 29–38, 2009.
- LOMSTEIN, B.A. et al. Benthic decomposition of *Ulva lactuca*: A controlled laboratory experiment. **Aquat.Bot.** v. 85, p. 271–281, 2006.
- LONGHI, D.; BARTOLI, M.; VIAROLI, P. Decomposition of four macrophytes in wetland sediments: Organic matter and nutrient decay and associated benthic processes. **Aquat. Bot.** v. 89, p. 303–310, 2008.
- LOUSIER, J.D; PARKINSON, D. Litter decomposition in a cool temperature deciduous forest. **Can. J. Bot.** v. 54, p. 419–436, 1976.
- LYNCH, J.M.; HOBBIE, J.E. **Microorganisms in action: concepts and applications in microbial ecology**. Oxford: Blackwell Scientific Publishers, 1988. 363p.
- LYND, L.R.; WEIMER, P.J.; VAN ZYL, W.H.; PRETORIUS, I.S. Microbial cellulose utilization: Fundamentals and biotechnology. **Microbiol. Mol. Biol. R.** v. 66, n. 3, p. 506–577, 2002.
- MACKERETH, F.J.H.; HERON, J.; TALLING, J.F. **Water chemistry: some revised methods for limnologists**. Cumbria: Freshwater Biological Association, 1978. 121 p.
- MANDELS, M.; ANDREOTTI, R.; ROCHE, C. Measurement of saccharifying cellulose. **Biotechnol. Bioeng.**, v. 6, p. 21–33, 1976.
- MANSFIELD, S.D.; MEDER, R. Cellulose hydrolysis: the role of monocomponent cellulases in crystalline cellulose degradation. **Cellulose** v. 10, p. 159–169, 2003.
- MAYER, A.M. Polyphenol oxidases in plants and fungi: Going places? A review. **Phytochemistry** v. 67, p. 2318–2331, 2006.

MCFARLAND, D.G. et al. *Salvinia molesta* D. S. Mitchell (Giant Salvinia) in the United States: A review of species ecology and approaches to management. **Aquatic Plant Control Research Program – Final Report ERDC/EL SR-04-2**, 2004.

MENÉNDEZ, M. Leaf growth, senescence and decomposition of *Juncus maritimus* Lam. in a coastal Mediterranean marsh. **Aquat.Bot.** v. 89, p. 365–371, 2008.

MITSCH, W.J.; GOSELINK, J.G. **Wetlands**. New York: Van Nostrand Reinhold, 1993.722p.

MOORE J.C., BERLOW E.L.; COLEMAN D.C. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. **Ecol. Letters**, v. 7, p. 584–600, 2004.

MÜNSTER, U. Extracellular enzyme activity in eutrophic and polyhumic lakes. In: Chróst, R. J. (Ed.) **Microbial Enzymes in Aquatic Environments** New York: Springer-Verlag, 1991.

NOWLIN, W.H., EVARTS, J.L., VANNI, M.J. Release rates and potential fates of nitrogen and phosphorus from sediments in a eutrophic reservoir. **Freshwater Biol.**, 50, p. 301-322, 2005.

NUNES, M.F.; CUNHA-SANTINO, M.B.; BIANCHINI JR., I. Xylanase and cellulase activities during anaerobic decomposition on three aquatic macrophytes. **Braz. J. Microbiol.** v. 42, n. 1, p. 2011.

OSBORNE, T.Z.; INGLETT, P.W.; REDDY, K.R. The use of senescent plant biomass to investigate relationships between potential particulate and dissolved organic matter in a wetland ecosystem. **Aquat.Bot.** v.86, p. 53–61, 2007.

PADIAL, A.A.; THOMAZ, S.M. Effects of flooding regime upon the decomposition of *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth measured on a tropical, flow-regulated floodplain (Paraná River, Brazil). **River Res. Applic.**v.22, p. 791–801, 2006.

PAGIORO, T.A.; THOMAZ, S.M. Loss of weight and concentration of carbon, nitrogen and phosphorus during decomposition of *Eichhornia azurea* in the floodplain of the upper Paraná River, Brazil. **Rev. Brasil. Biol.**, v. 58, n. 4, p. 603-608, 1998.

PAGIORO, T.A.; THOMAZ, S.M. Decomposition of *Eichhornia azurea* from limnologically different environments of the Upper Paraná River floodplain. **Hydrobiologia**, Dordrecht, v. 411, p. 45-51, 1999.

PARK, S.; CHO, K-H. Nutrient leaching from leaf litter of emergent macrophyte (*Zizania latifolia*) and the effects of water temperature on the leaching process. **Korean J. Biol. Sci.** v. 7, p. 289-294, 2003.

PEDERSEN, A.G.U., BERNTSEN, J., LOMSTEIN, B.A. The effect of eelgrass decomposition on sediment carbon and nitrogen cycling: a controlled laboratory experiment. **Limnol. Oceanogr.** v. 44, p. 1978–1992, 1999.

PERET, A.M.; BIANCHINI JR., I. Stoichiometry of aerobic mineralization (O/C) of aquatic macrophytes leachate from a tropical lagoon (São Paulo - Brazil). **Hydrobiologia**, v. 528, p. 167-178, 2004.

PÉREZ, J.; MUNOZ-DORADO, J.; LA RUBIA, T.; MARTINEZ, J. Biodegradation and biological treatments of cellulose, hemicellulose and lignin: an overview. **Int. Microbiol.**, v. 5, p. 53-63, 2002.

PETRACCO, P. **Efeitos das variáveis abióticas na produção primária de *Egeria najas* e *Utricularia breviscapa* na lagoa do Óleo (Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio – SP)**. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2006. 145p.

PIRES, A.M.Z.C.R. **Elaboração de um banco de dados digitais georeferenciados como subsídio ao planejamento e manejo de uma Unidade de Conservação – Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antonio, São Paulo)**. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 1994. 68 p.

PIRES, A.M.Z.C.R.; SANTOS, J.E.; PIRES, J.S.R. Caracterização e diagnóstico ambiental de uma unidade de paisagem. Estudo de caso: Estação Ecológica de Jataí e Estação Experimental de Luiz Antônio. In: SANTOS, J.E.; PIRES, J.S.R. (Eds.) **Estudos Integrados em Ecossistemas – Estação Ecológica de Jataí**, São Carlos: RIMA, 2000. v. 1. p. 1-26.

PITELLI, R.L.C.M. **Abordagens multivariadas no estudo da dinâmica de comunidades de macrófitas aquáticas**. Tese, Universidade Estadual Paulista “Julio Mesquita Filho”, Botucatu. 2006. 60p.

POI DE NEIFF, A.; NEIFF, J.J.; CASCO, S.L. Leaf litter decomposition in three wetland types of the Paraná River floodplain. **Wetlands**, v. 26, n. 2, p. 558-566, 2006.

POLUNIN, N.V.C. The decomposition of emergent macrophytes in fresh water. **Adv. Ecol. Res.** v. 14, p. 115-153, 1984.

POTT, V.J.; POTT, A. **Plantas aquáticas do Pantanal**. Brasília: Embrapa, 2000. 404 p.

PRESS, W.H.; TEUKOLSKY, S.A.; VETTERLING, W.T.; FLANNERY, B.P. **Numerical Recipes in C: the art of scientific computing**. New York: Cambridge University Press, 1993.

REJMÁNKOVÁ, E. Nutrient resorption in wetland macrophytes: comparison across several regions of different nutrient status. **New Phytol.** v. 167, p. 471–482, 2005.

REJMÁNKOVÁ, E.; HOUDKOVÁ, K. Wetland plant decomposition under different nutrient conditions: what is more important, litter quality or site quality? **Biogeochemistry** v. 80, p. 245–262, 2006.

REJMÁNJOVÁ, E.; SIROVÁ, S. Wetland macrophyte decomposition under different nutrient conditions: Relationships between decomposition rate, enzyme activities and microbial biomass. **Soil Biol. Biochem.** v. 39, p. 526-538, 2007.

RODRIGUES, M.H.S. **Estudo da fauna de Chironomidae (Diptera) do sedimento na Represa do Beija-Flor, na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antonio, SP.** Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 1997. 85 p.

RODRÍGUEZ, H; ALEAB, F.; KYSLÍKOVA, E. Regulation of cellulolytic activity in *Cellulomonas* sp. IIBC. **Bioresource Technol.** v. 55, p. 79-82, 1996.

ROONEY, N.; KALFF, J. Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: the influence of temperature and lake morphometry. **Aquat. Bot.** v. 68, p. 321-335, 2000.

ROYER, T.V.; MINSHALL, W. Effects of nutrient enrichment and leaf quality on the breakdown of leaves in a hardwater stream. **Freshwater Biol.** v. 46, p. 603-610, 2001.

RUBLEE, P. A. Community structure and bottom-up regulation of heterotrophic microplankton in arctic lakes. **Hydrobiologia** v. 240, p. 133-141, 1992.

SAHA, B.C. Hemicellulose bioconversion. **J. Ind. Microbiol. Biot.**, v. 30, p. 279-291, 2003.

SALA, M.M.; GUDE, H. Role of protozoans on the microbial ectoenzymatic activity during the degradation of macrophytes. **Aquat. Microb. Ecol.** v. 12, p. 75-82, 1999.

SALA, M.M.; KARNER, M.; ARIN, L.; MARRASÉ, C. Measurement of ectoenzyme activities as an indication of inorganic nutrient imbalance in microbial communities. **Aquat. Microb. Ecol.** v. 23, p. 301-311, 2001.

SANTOS, J.E.; MOZETO, A.A. Programa de análises de ecossistemas e monitoramento ambiental: Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antonio, SP). Ecologia de áreas alagáveis da planície de inundação do Rio Mogi-Guaçu. Projeto Jataí. São Carlos, PPG-ERN/ UFSCar. 59 p. (1992)

SCIESSERE, L. CUNHA-SANTINO, M.B.; BIANCHINI JR., I. Detritus age on aerobic decomposition of *Salvinia auriculata* Aubl. **Acta Limnol. Bras.** v. 19, p. 43-51, 2007.

SETZER, J. Atlas Climatológico do Estado de São Paulo. Comissão Interestadual da Bacia do Paraná – Uruguai. CESP. São Paulo. (1996)

SHIN, J.; KEUM-CHUL, Y.; MYUNG-HUN, Y.; JAE-KUK, S. Decomposition and nutrient dynamics of aquatic macrophytes in Lake Paldang. **J. Ecol. Field Biol.** v. 30, n. 3, p. 231-236, 2007.

- SINSABAUGH, R.L.; ANTIBUS, R.K.; LINKINS, A.E. An enzymatic approach to the analysis of microbial activity during plant litter decomposition. **Agric. Ecosyst. Environ.** v. 34, p. 43-54, 1991.
- SINSABAUGH, R.L.; MOORHEAD, D.L. Resource allocation to extracellular enzyme production: A model for nitrogen and phosphorus control of litter decomposition. **Soil Biol. Biochem.** v. 26, n. 10, p.1305-131, 1994.
- SINSABAUGH, R.L.; CARREIRO, M.M.; REPERT, D. A. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss. **Biogeochemistry**, v. 60, p. 1-24, 2002.
- SINSABAUGH, R.L.; et al. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. **Ecol. Lett.** v. 11, p. 1252–1264, 2008.
- SINSABAUGH, R.L.; HILL, B.H.; SHAH, J.J.F. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. **Nature**. v. 462, p. 795-798, 2009.
- SINSABAUGH, R.L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. **Soil Biol. Biochem.** v. 42, p. 391-404, 2010.
- SIONG, K. et al. Difference characteristics of phosphorus in *Chara* and two submerged angiosperm species: implications for phosphorus nutrient cycling in an aquatic ecosystem. **Wetlands Ecol. Manage.** v. 14, p. 505-510, 2006.
- SOMOGYI, M. Notes on sugar determination. **J. Biol. Chem.** v. 195, p. 19-23, 1952.
- STRICKLAND, J.; PARSONS, T. A manual of seawater analysis. **Bull. Fish. Res. B. Can.**, v. 125, p. 1-185, 1960.
- SUBERKROPP, K.P. Microorganism and organic matter. In: NAIMAN, R.J.; RILBY, R.E. (Eds.). **River and management: lessons from Pacific Coastal Ecoregion**. New York: Springer-Verlag, 2001. p. 120-143.
- SUBERKROPP, K., GODSHALK, G.L.; KLUG, M.J. Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. **Ecology** v. 57, p. 720-727, 1976.
- THOMAZ, S.M.; BINI, L.M. Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas em reservatórios. **Acta Limnol. Bras.** v. 10, n. 1, p. 103-116, 1998.
- TOMME, P.; WARREN, R.A.J.; GILKES, N.R. Cellulose hydrolysis by bacteria and fungi. **Adv. Microb. Physiol.** v.37, p. 1-81, 1995.
- TREVISAN, R.; BOLDRINI, I.I. O gênero *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. **Rev. Bras. Biociênc.** v. 6, p. 7-67, 2008.

TRIMMER, M., NEDWELL, D.B., SIVYER, D.B., MALCOLM, S.J. Seasonal organic mineralisation and denitrification and their relationship to the abundance of *Enteromorpha* sp. and *Ulva* sp. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**v. 203, p. 67–80, 2000.

TUNDISI, J.G.; TUNDISI, T.M. **Limnologia**. São Paulo: Oficina de Textos, 2008. 631 p.

VILLAR, C.A.; DE CABO, L.; VAITHIYANATHAN, P.; BONETTO, C. Litter decomposition of emergent macrophytes in a floodplain marsh of the Lower Paraná River. **Aquat. Bot.** v. 70, p. 105-116, 2001.

VOGEL, A.I. **Análise inorgânica quantitativa**. Rio de Janeiro: Guanabara Dois, 1992. 712 p.

VRECA, P. Carbon cycling at the sediment–water interface in a eutrophic mountain lake (Jezerona Planinipri Jezeru, Slovenia). **Org. Geochem.** v. 34, p. 671-680, 2003.

WARREN, R.A.J. Microbial hydrolysis of polysaccharides. **Annu. Rev. Microbiol.** v. 50, p. 183–212, 1996.

WEBSTER, J.R.; BENFIELD, E.F. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** v. 17, p. 567-594, 1986.

WETZEL, R.G.; LIKENS, G.E. **Limnological Analyses**. New York: Springer-Verlag, 1991. 391p.

WETZEL, R.G. **Limnology: Lakes and river ecosystems**. San Diego: Academic Press, 2001. 1006 p.

ZARE-MAIVAN, H.; SHEARER, C.A. Extracellular enzyme production and cell wall degradation by freshwater lignicolous fungi. **Mycologia** v. 80, p. 365–375, 1988.

9 – ANEXOS

Anexo I: Valores de amônia, nitrato e nitrito na água da Lagoa do Óleo (2008).

	N-NH ₄ μg,L ⁻¹	N-NO ₃ μg,L ⁻¹	N-NO ₂ μg,L ⁻¹	N-NH ₄ μg,L ⁻¹	N-NO ₃ μg,L ⁻¹	N-NO ₂ μg,L ⁻¹
Ponto 1	Superfície			Interface s-a		
Mês						
jan	nd	nd	nd	nd	nd	nd
fev	12,8	nd	nd	nd	nd	nd
mar	5,6	nd	nd	nd	nd	nd
abr	nd	nd	nd	3,4	nd	nd
mai	5,6	nd	nd	nd	nd	nd
jun	nd	nd	nd	nd	nd	nd
ago	23,4	nd	nd	20,5	nd	nd
set	20,5	0,75	nd	46,8	1,00	nd
nov	5,8	0,25	0,002	5,8	1,50	0,002
jan	14,6	5,5	0,015	32,2	1,25	0,013
Ponto 2	Superfície			Interface s-a		
Mês						
jan	nd	nd	nd	nd	nd	nd
fev	nd	nd	nd	nd	nd	nd
mar	nd	nd	nd	nd	nd	nd
abr	nd	nd	nd	nd	nd	nd
mai	nd	nd	nd	nd	nd	nd
jun	nd	nd	nd	nd	nd	nd
ago	38,0	nd	nd	11,7	nd	nd
set	11,7	0,50	0,002	20,5	0,50	0,001
nov	nd	nd	nd	35,1	0,75	0,001
jan	29,2	2,75	0,024	347,9	1,50	0,065
Ponto 3	Superfície			Interface s-a		
Mês						
jan	nd	nd	nd	nd	nd	nd
fev	nd	nd	nd	nd	nd	nd
mar	nd	nd	nd	nd	nd	nd
abr	nd	nd	nd	nd	nd	nd
mai	nd	nd	nd	nd	nd	nd
jun	nd	nd	nd	nd	nd	nd
ago	8,8	1,0	nd	20,5	1,0	nd
set	5,8	1,0	nd	20,5	1,0	0,002
nov	5,8	0,5	nd	23,41	1,0	0,001
jan	40,9	2,0	nd	58,5	4,5	nd

* nd: não determinado (abaixo do limite de detecção)

Anexo II: Valores de amônia, nitrato e nitrito na água da Represa do Beija-Flor (2009).

	N-NH ₄ μg,L ⁻¹	N-NO ₃ μg,L ⁻¹	N-NO ₂ μg,L ⁻¹	N-NH ₄ μg,L ⁻¹	N-NO ₃ μg,L ⁻¹	N-NO ₂ μg,L ⁻¹
Ponto 1	Superfície			Interface s-a		
Mês						
jan	29,4	nd	nd	41,2	nd	nd
fev	22,5	0,94	nd	2,50	2,80	nd
mar	12,5	0,00	nd	2,50	3,40	0,025
abr	7,5	3,75	nd	41,2	5,0	0,050
mai	8,7	2,50	nd	12,5	0,94	nd
jun	6,2	54,7	nd	nd	38,7	nd
ago	11,2	39,4	nd	12,5	19,4	0,1
set	2,0	3,10	0,034	1,00	1,25	nd
nov	2,0	0,62	nd	2,00	0,62	nd
jan	2,0	0,62	nd	2,00	4,06	0,034
Ponto 2	Superfície			Interface s-a		
Mês						
jan	38,2	nd	nd	2,94	nd	nd
fev	2,50	0,31	nd	13,7	nd	nd
mar	5,00	1,9	nd	1,25	1,25	nd
abr	1,25	4,7	nd	16,2	0,62	nd
mai	35,0	45,7	nd	21,2	5,0	nd
jun	0,00	26,9	nd	11,2	58,4	0,075
ago	1,25	0,62	0,15	20,0	15,3	0,025
set	2,00	0,94	nd	2,00	0,62	nd
nov	1,00	0,62	nd	2,00	1,25	nd
jan	1,00	nd	nd	4,00	0,94	nd
Ponto 3	Superfície			Interface s-a		
Mês						
jan	14,70	nd	nd	29,4	nd	nd
fev	15,0	4,06	nd	60,0	1,88	nd
mar	23,75	1,25	nd	38,7	4,06	nd
abr	nd	6,56	nd	15,0	nd	nd
mai	38,75	21,25	0,1	17,5	11,6	nd
jun	3,75	30,62	nd	1,25	8,75	0,037
ago	23,75	1,56	0,0875	1,25	35,9	0,075
set	2,0	0,62	nd	2,0	1,25	nd
nov	1,0	0,62	nd	2,0	0,934	nd
jan	1,0	nd	nd	4,0	0,625	nd

* nd: não determinado (abaixo do limite de detecção)