

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
DEPARTAMENTO DE HIDROBIOLOGIA

**BIOENSAIOS DE DECOMPOSIÇÃO ANAERÓBIA DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS DA LAGOA DO  
ÓLEO (ESTAÇÃO ECOLÓGICA DE JATAÍ, LUIZ ANTÔNIO – SP).**

FRANCISCO ROMEIRO

SÃO CARLOS - SP

2005

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
DEPARTAMENTO DE HIDROBIOLOGIA

**BIOENSAIOS DE DECOMPOSIÇÃO ANAERÓBIA DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS DA LAGOA DO  
ÓLEO (ESTAÇÃO ECOLÓGICA DE JATAÍ, LUIZ ANTÔNIO – SP).**

FRANCISCO ROMEIRO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós  
Graduação em Ecologia e Recursos Naturais  
da Universidade Federal de São Carlos, como  
parte dos requisitos para obtenção do Título de  
Mestre em Ecologia.

SÃO CARLOS - SP

2005

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

R763bd

Romeiro, Francisco.

Bioensaios de decomposição anaeróbia de macrófitas aquáticas da lagoa do Óleo (Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio – SP) / Francisco Romeiro. -- São Carlos : UFSCar, 2005.  
90 p.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2005.

1. Limnologia. 2. Atividade enzimática. 3. Xilanase. 4. Lagoa marginal. I. Título.

CDD: 574.52632 (20<sup>a</sup>)

Orientador

---

Prof. Dr. Irineu Bianchini Jr.

## **AGRADECIMENTOS**

Ao meu orientador, Prof. Dr. Irineu Bianchini Jr., pela dedicação e empenho sempre demonstrados durante minha formação;

Ao CNPq pela concessão de bolsa de estudo;

Aos amigos Tadeu, Rafael, Maura, Paula, Marcela, Mariana, Marcos e Luciana por tornarem o local de trabalho um lugar onde também se encontram amigos;

Aos meus pais Bráulio Romeiro Neto e Maria do Carmo M. Romeiro e irmãos Bráulio e Daniel, por serem fortaleza e ânimo;

À Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Maria Inês S. de Lima pela ajuda na identificação de uma das espécies de macrófita. Ao Prof. Dr. Armando Vieira e à Bióloga Jurity pelas facilidades oferecidas. Aos srs. Benedito e Horácio pela amizade e valiosa contribuição nas coletas de campo;

Àqueles que, embora aqui não citados, contribuíram com a pessoa que fez este trabalho,  
Um cordial agradecimento.

## RESUMO

Este estudo dedicou-se à investigação da: *i*) influência da temperatura na decomposição de detritos de macrófita; *ii*) importância da lixiviação na dinâmica de decomposição dos detritos; *iii*) decomposição de diferentes estruturas da planta; e *iv*) atividade da enzima xilanase durante as decomposições. As amostras utilizadas foram coletadas na lagoa do Óleo, que está integrada no conjunto de lagoas marginais da Estação Ecológica de Jataí (21° 36' S e 47° 49' W). Montaram-se bioensaios a partir de fragmentos das macrófitas e alíquotas de água coletadas na lagoa do Óleo; permaneceram em incubadoras de 140 a 200 dias. Diariamente as produções de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) e metano (CH<sub>4</sub>) foram determinadas com o uso de cromatógrafo a gás e as atividades enzimáticas foram estimadas a partir de misturas de reação que consistiram de alíquotas das incubações e solução de xilana, seguido de dosagem de açúcares redutores (método colorimétrico). A temperatura foi positivamente relacionada à decomposição dos detritos, tendo-se verificado maiores mineralizações nas temperaturas mais elevadas. Destaca-se a importância deste fator especialmente na decomposição das frações particuladas dos detritos ( $Q_{10} = 1,61$ ) e na produção de CH<sub>4</sub> ( $Q_{10} = 3,17$ ). A separação da matéria orgânica dissolvida (MOD) da matéria orgânica particulada (MOP), decorrente da lixiviação dos detritos, mostrou-se um processo que pode agir de maneira a aumentar a eficiência do consumo de ambas. A atividade da xilanase foi somente registrada quando houve o decréscimo nas concentrações dos açúcares dissolvidos na lixiviação dos detritos. Dentre as partes de *Scirpus cubensis*, as raízes foram as mais facilmente degradadas. Esta espécie foi ainda a mais facilmente degradada, seguida por *Cabomba furcata*, sendo *Ludwigia inclinata* a mais refratária. O verificado neste estudo sugere que a espécie *S. cubensis* seja uma das mais importantes na ciclagem de carbono nas lagoas do conjunto da EEJ, uma vez que reúnem produtividades elevadas e intensa mineralização de seus detritos.

## Abstract

This study aimed at investigating: *i*) the influence of temperature on decomposition of macrophyte detritus; *ii*) the importance of leaching in the dynamics of the decomposition; *iii*) the decomposition of different structures of aquatic plants and *iv*) the enzyme activity of xylanase during the decomposition. The samples of water and aquatic macrophytes were collected in the Óleo lagoon (Ecological Station of Jataí; 21° 36' S and 47° 49' W). Bioassays were performed (during 140 to 200 days) with macrophytes fragments and water samples incubated under controlled conditions. Periodically the productions of carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) and methane (CH<sub>4</sub>) were determined by gas chromatography and the enzymatic activities were measured from reaction mixtures (aliquots of the incubations and xylan solution) followed by reducing sugars dosage (colorimetric method). It was observed a positive correlation with temperature and detritus decomposition; once were verified greater consumption at higher temperatures. Temperature was important in the detritus fibrous fraction consumption ( $Q_{10} = 1.61$ ) and in methanogenesis ( $Q_{10} = 3.17$ ). The fractionating of dissolved (DOM) and particulate organic matter (POM), due to the leaching process, conducted to an increase in the consumption efficiencies of these fractions. The xylanase activity was only registered when the dissolved sugars leached from the detritus decreased. The roots were the most easily degraded structure of *Scirpus cubensis*; this species was the most easily degraded, followed by *Cabomba furcata*; the *Ludwigia inclinata* was the most refractory. Overall, this study suggests that *S. cubensis* is one of the most important aquatic plants to the carbon cycling in the Óleo lagoon, once this species presents higher productivity and intense mineralization.

## LISTA DE FIGURAS

1	- Modelo conceitual de decomposição de detritos oriundos de tecidos vegetais. Contempla a heterogeneidade do substrato, a formação de carbono orgânico dissolvido (COD), a mineralização dos compostos lábeis (CI <sub>1</sub> ), do COD (CI <sub>2</sub> ) e das frações refratárias (CI <sub>3</sub> ).....	19
2	- Variações de pH durante a decomposição aeróbia (linhas pontilhadas) e anaeróbia (linhas contínuas) das macrófitas <i>Cabomba furcata</i> (A), <i>Scirpus cubensis</i> (B) e <i>Ludwigia inclinata</i> (C). Brancos (D) .....	25
3	- Taxas diárias (linhas finas), em miligrama por grama de detrito (PSLC) por dia, e rendimentos totais (linhas grossas) de formação de gases (CO <sub>2</sub> + CH <sub>4</sub> ), em porcentagem do carbono orgânico total inicial, na decomposição anaeróbia de detritos de <i>Ludwigia inclinata</i> , incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C) .....	27
4	- Produções de gases (CO <sub>2</sub> + CH <sub>4</sub> ), em porcentagem do carbono orgânico particulado inicial (linhas grossas), e taxas diárias de produções (linhas finas), em miligrama por grama de detrito (PSLC) por dia, na decomposição anaeróbia de detritos de <i>Ludwigia inclinata</i> , incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C) .....	29
5	- Produção total de CO <sub>2</sub> (sem preenchimento) e CH <sub>4</sub> (linhas diagonais) na decomposição anaeróbia de detritos de <i>Ludwigia inclinata</i> , incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C) .....	30
6	- Variação dos coeficientes de mineralização das frações dissolvidas (k <sub>3</sub> ) e particulada refratária (k <sub>4</sub> ) na decomposição anaeróbia de detritos de <i>Ludwigia inclinata</i> , incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C) .....	31
7	- Rendimentos das rotas de mineralização CI <sub>1</sub> (sem preenchimento); CI <sub>2</sub> (linhas diagonais) e CI <sub>3</sub> (linhas horizontais) na decomposição anaeróbia de detritos de <i>Ludwigia inclinata</i> , incubados (200 dias) em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C) .....	32
8	- Produções de carbono inorgânico total (linha contínua), carbono inorgânico dissolvido (linha pontilhada) e gases difundidos para o <i>head-space</i> (linha tracejada) na decomposição anaeróbia de detritos de <i>Ludwigia inclinata</i> , incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C) .....	33
9	- Oxigênio consumido (O. C.) na decomposição de detritos de <i>Ludwigia inclinata</i> , incubados em diferentes temperaturas (15,1; 20,0; 24,9 e 29,7 °C) .....	35
10	- Influência da temperatura nos consumos totais de oxigênio (OC <sub>MAX</sub> ) e nos coeficientes de desoxigenação (k <sub>d</sub> ) durante a decomposição de <i>Ludwigia inclinata</i> .....	35

11	-	Formações de gases (CO <sub>2</sub> + CH <sub>4</sub> ) na decomposição anaeróbia de <i>S. cubensis</i> (integral, raízes, rizomas e folhas). Rendimentos (linhas grossas), em porcentagem do COP inicial, e taxas diárias de produções (linhas finas), em miligrama por grama de detrito (PSLC) por dia .....	37
12	-	CO <sub>2</sub> e CH <sub>4</sub> produzidos na decomposição anaeróbia de <i>S. cubensis</i> , de suas raízes, rizomas e folhas; Rendimentos (linhas grossas), em porcentagem do COP inicial, e taxas diárias de produções (linhas finas), em miligrama por grama de detrito (PSLC) por dia .....	39
13	-	Produção total de CO <sub>2</sub> (sem preenchimento) e CH <sub>4</sub> (linhas diagonais) na decomposição anaeróbia de <i>S. cubensis</i> (integral, raízes, rizomas e folhas) .....	40
14	-	Rendimentos das rotas de mineralização CI <sub>1</sub> (sem preenchimento); CI <sub>2</sub> (linhas diagonais) e CI <sub>3</sub> (linhas horizontais) na decomposição anaeróbia de <i>Scirpus cubensis</i> (integral, raízes, rizomas e folhas) .....	41
15	-	Produções de carbono inorgânico total (linha contínua), carbono inorgânico dissolvido (linha pontilhada) e gases difundidos para o <i>head-space</i> (linha tracejada) na decomposição anaeróbia de <i>Scirpus cubensis</i> (integral, raízes, rizomas e folhas) ..	42
16	-	Taxas diárias (linhas finas), em miligrama por grama de detrito (PSLC) por dia, e rendimentos totais (linhas grossas) de formação de gases (CO <sub>2</sub> + CH <sub>4</sub> ), em porcentagem do carbono orgânico total inicial, na decomposição anaeróbia de <i>Cabomba furcata</i> (Integral, MOD e MOP) .....	44
17	-	Taxas diárias e produções totais de CO <sub>2</sub> e de CH <sub>4</sub> na decomposição anaeróbia de <i>Cabomba furcata</i> (Integral, MOD e MOP) .....	45
18	-	Produções de CO <sub>2</sub> (sem preenchimento) e de CH <sub>4</sub> (linhas diagonais) durante a decomposição anaeróbia de <i>Cabomba furcata</i> (Integral, MOD e MOP) .....	46
19	-	Produções de carbono inorgânico total (linha contínua), carbono inorgânico dissolvido (linha pontilhada) e gases difundidos para o <i>head-space</i> (linha tracejada) na decomposição anaeróbia de <i>Cabomba furcata</i> (Integral, MOP e MOD) .....	48
20	-	Concentrações de açúcares dissolvidos (linhas interrompidas) e atividade da enzima xilanase (linhas contínuas) durante as decomposições aeróbias e anaeróbias de <i>Cabomba furcata</i> , <i>Scirpus cubensis</i> e <i>Ludwigia inclinata</i> .....	49

## LISTA DE TABELAS

1	- Parâmetros morfométricos e limnológicos de água da lagoa do Óleo .....	09
2	- Características dos detritos de <i>Ludwigia inclinata</i> , <i>Scirpus cubensis</i> (integral, raízes, rizomas e folhas + ramos férteis) e de <i>Cabomba furcata</i> (integral e MOP), dados em porcentagem (PSLC). T. C. (Teor de Cinzas); C (Teor de Carbono); N (Teor de Nitrogênio); C:N (Razão Carbono/Nitrogênio); COP <sub>L</sub> (Carbono Orgânico Particulado Lável); COP <sub>S</sub> (Carbono Orgânico Particulado Solúvel) e COP <sub>R</sub> (Carbono Orgânico Particulado Refratário) .....	24
3	- Balanços de carbono na decomposição anaeróbia de detritos de <i>Ludwigia inclinata</i> , incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C). COT <sub>i</sub> (Carbono Orgânico Particulado inicial); COP <sub>f</sub> (Carbono Orgânico Particulado final); COD <sub>f</sub> (Carbono Orgânico Dissolvido final); CM (Carbono Mineralizado); CID <sub>f</sub> (Carbono Inorgânico final); C <sub>gases</sub> (Carbono mineralizado na forma de gases); C-CO <sub>2</sub> (Carbono liberado na forma de CO <sub>2</sub> ); Tx. max. CO <sub>2</sub> (Taxa máxima de produção de CO <sub>2</sub> ); C-CH <sub>4</sub> (Carbono liberado na forma de CH <sub>4</sub> ); Tx. max. CH <sub>4</sub> (Taxa máxima de produção de CH <sub>4</sub> ) .....	26
4	- Rendimentos das rotas do modelo cinético (CI <sub>1</sub> , CI <sub>2</sub> e CI <sub>3</sub> ), em porcentagem (PSLC); valores dos coeficientes de mineralização k <sub>t</sub> , k <sub>1</sub> , k <sub>2</sub> , k <sub>3</sub> e k <sub>4</sub> (dia <sup>-1</sup> ); tempos de meia-vida (t <sub>1/2</sub> ) para o substrato de cada via (dias) e razão k <sub>3</sub> :k <sub>4</sub> na decomposição anaeróbia de detritos de <i>Ludwigia inclinata</i> , incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C) .....	31
5	- Variações nos valores de Q <sub>10</sub> para os coeficientes de mineralização (k <sub>3</sub> e k <sub>4</sub> ); rendimentos de CO <sub>2</sub> e CH <sub>4</sub> e rendimentos das rotas do modelo cinético (CI <sub>2</sub> , CI <sub>3</sub> e CI <sub>total</sub> ) na decomposição anaeróbia de detritos de <i>Ludwigia inclinata</i> , incubados (200 dias) em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C) .....	32
6	- Oxigênio total consumido (OC <sub>MAX</sub> ) e coeficiente de desoxigenação (k <sub>d</sub> ) para as incubações com detritos de <i>Ludwigia inclinata</i> , incubados em diferentes temperaturas (15,1; 20,0; 24,9 e 29,7 °C) .....	34
7	- Balanços de carbono na decomposição anaeróbia dos fragmentos de <i>Scirpus cubensis</i> e de sua raízes, rizomas e folhas. COT <sub>i</sub> (Carbono Orgânico Particulado inicial); COP <sub>f</sub> (Carbono Orgânico Particulado final); COD <sub>f</sub> (Carbono Orgânico Dissolvido final); CM (Carbono Mineralizado); CID <sub>f</sub> (Carbono Inorgânico final); C-gases (Carbono mineralizado na forma de gases); C-CO <sub>2</sub> (Carbono liberado na forma de CO <sub>2</sub> ); Tx. max. CO <sub>2</sub> (Taxa máxima de produção de CO <sub>2</sub> ); C-CH <sub>4</sub> (Carbono liberado na forma de CH <sub>4</sub> ); Tx. max. CH <sub>4</sub> (Taxa máxima de produção de CH <sub>4</sub> ) .....	36
8	- Decomposição anaeróbia de <i>Scirpus cubensis</i> (integral, raízes, rizomas e folhas). Rendimentos das rotas do modelo cinético (CI <sub>1</sub> , CI <sub>2</sub> e CI <sub>3</sub> ), em porcentagem (PSLC); valores de k <sub>t</sub> , k <sub>1</sub> , k <sub>2</sub> , k <sub>3</sub> e k <sub>4</sub> (dia <sup>-1</sup> ); tempos de meia-vida (t <sub>1/2</sub> ) para o substrato de cada via (dias) e razão entre k <sub>3</sub> e k <sub>4</sub> .....	41
9	- Balanços de carbono na decomposição anaeróbia dos fragmentos de <i>Cabomba furcata</i> (Integral, MOP e MOD). COP <sub>i</sub> (Carbono Orgânico Particulado inicial); COP <sub>f</sub> (Carbono Orgânico Particulado final); COD <sub>f</sub> (Carbono Orgânico Dissolvido final); CM (Carbono Mineralizado); CID <sub>f</sub> (Carbono Inorgânico final); C-gases (Carbono mineralizado na forma de gases); C-CO <sub>2</sub> (Carbono liberado na	

forma de CO <sub>2</sub> ); Tx. max. CO <sub>2</sub> (Taxa máxima de produção de CO <sub>2</sub> ); C-CH <sub>4</sub> (Carbono liberado na forma de CH <sub>4</sub> ); Tx. max. CH <sub>4</sub> (Taxa máxima de produção de CH <sub>4</sub> ) .....	43
10 - Rendimentos das rotas do modelo cinético (CI <sub>1</sub> , CI <sub>2</sub> e CI <sub>3</sub> ), em porcentagem (PSLC); valores dos coeficientes de mineralização k <sub>t</sub> , k <sub>1</sub> , k <sub>2</sub> , k <sub>3</sub> e k <sub>4</sub> (dia <sup>-1</sup> ); tempos de meia-vida (t <sub>1/2</sub> ) para o substrato de cada via (dias) e razão entre k <sub>3</sub> e k <sub>4</sub> na decomposição anaeróbia de <i>Cabomba furcata</i> (integral, MOP e MOD) .....	47
11 - Correções nos valores de formação de carbono inorgânico (CI), coeficientes de mineralização (k) e nos tempos de meia-vida (t <sub>1/2</sub> ) .....	66
12 - Comparação entre dados obtidos em estudos de decomposição anaeróbia de macrófitas aquáticas da lagoa do Óleo. Carbono mineralizado (CM), carbono mineralizado na forma de CO <sub>2</sub> (C-CO <sub>2</sub> ), carbono mineralizado na forma de CH <sub>4</sub> (C-CH <sub>4</sub> ), coeficiente de decaimento do COD (k <sub>3</sub> ), mineralização do COD (CI <sub>2</sub> ), coeficiente de mineralização do COP <sub>R</sub> (k <sub>4</sub> ), mineralização do COP <sub>R</sub> (CI <sub>3</sub> ) .....	70

## LISTA DE SIGLAS

**MOD** – Matéria Orgânica Dissolvida

**MOP** – Matéria Orgânica Particulada;

**COT** – Carbono Orgânico Total

**COD** – Carbono Orgânico Dissolvido

**COD<sub>i</sub>** – Carbono Orgânico Dissolvido inicial

**COD<sub>f</sub>** – Carbono Orgânico Dissolvido final

**COP** – Carbono Orgânico Particulado

**COP<sub>i</sub>** – Carbono Orgânico Particulado inicial

**COP<sub>f</sub>** – Carbono Orgânico Particulado final

**CM** – Carbono Mineralizado

**C<sub>Gases</sub>** – Carbono mineralizado na forma de Gases

**C-CO<sub>2</sub>** – Carbono mineralizado na forma de CO<sub>2</sub>

**C-CH<sub>4</sub>** – Carbono mineralizado na forma de CH<sub>4</sub>

**CID** – Carbono Inorgânico Dissolvido

**CID<sub>i</sub>** – Carbono Inorgânico Dissolvido inicial

**CID<sub>f</sub>** – Carbono Inorgânico Dissolvido final

## SUMÁRIO

1. Introdução .....	01
1.1. A decomposição de macrófitas aquáticas .....	01
1.2. A metanogênese .....	05
1.3. A enzima xilanase .....	07
1.4. Objetivos .....	08
2. Materiais e métodos .....	09
2.1. Descrição da lagoa .....	09
2.2. Coleta e processamento das amostras .....	10
2.3. Delineamentos experimentais .....	11
2.4. A determinação da produção de gases .....	17
2.5. O fracionamento das incubações .....	18
2.6. O ajuste do modelo cinético .....	19
3. Resultados .....	23
3.1. Características dos recursos .....	23
3.2. A variação do pH .....	24
3.3. O efeito da temperatura na decomposição .....	26
3.4. A decomposição de diferentes partes da planta .....	36
3.5. A decomposição de frações dos tecidos vegetais .....	43
3.6. A atividade da xilanase .....	48
4. Discussão .....	51
4.1. O efeito da temperatura na decomposição .....	51
4.2. A decomposição de diferentes partes da planta .....	58
4.3. A decomposição de frações dos tecidos vegetais .....	63
4.4. A decomposição das diferentes macrófitas .....	69
5. Conclusões .....	72
6. Perspectivas .....	75
7. Referências bibliográficas .....	76

# 1. Introdução

## 1.1. A decomposição de macrófitas aquáticas

As macrófitas aquáticas caracterizam-se por serem um tipo de vegetação com elevadas taxas de produção primária. Considerando que a maior parte da biomassa produzida por essas plantas não é consumida por herbívoros, constituem-se dessa forma em importantes fontes de detritos para os corpos d'água aos quais estão associadas (KUEHN *et al.*, 1999).

De acordo com as estimativas de WETZEL (1995), em alguns ecossistemas lênticos, as macrófitas aquáticas podem ser responsáveis por até metade do aporte de carbono orgânico. A contribuição delas é ainda mais relevante nos ambientes aquáticos tropicais, nos quais as condições climáticas predominantes tendem a beneficiar o crescimento dessas plantas (NEIFF, 1990; NOGUEIRA & ESTEVES, 1990; JUNK & PIEDADE, 1993; CAMARGO & ESTEVES, 1996). Ao contrário das regiões temperadas, nas tropicais as diferenças sazonais de temperatura e fotoperíodo são menos acentuadas, o que faz com que as macrófitas aquáticas tenham estádios fenológicos menos evidentes. Nestes ambientes têm se verificado a importância do nível de água no crescimento, reprodução e morte de macrófitas (PENHA *et al.*, 1999; POMPÊO *et al.*, 2001).

Após a morte das plantas, os tecidos vegetais sofrem inicialmente o processo de lixiviação, no qual o enfraquecimento das paredes celulares, aliado à rápida hidratação dos tecidos, conduz à lise das células, sendo liberados para a coluna d'água os compostos orgânicos e nutrientes contidos em suas frações protoplasmáticas (WETZEL, 1995). A lixiviação de macrófitas aquáticas constitui uma das principais vias de formação de matéria orgânica dissolvida (MOD) para vários sistemas aquáticos. O conteúdo protoplasmático das células vegetais é, em geral, composto por açúcares livres (*e. g.* frutose, glicose, sacarose), amido, proteínas, aminoácidos e compostos fenólicos (*e. g.* taninos). As concentrações de cada composto variam consideravelmente dependendo de diversos fatores, como: espécie de planta, parte da planta e estágio fenológico (SMITH *et al.*, 1998). Concomitantemente à

solubilização, ocorre a oxidação de compostos orgânicos lábeis (*e. g.* glicosídeos, aminoácidos e ácidos graxos) por processos primariamente químicos (BIANCHINI JR., 1985).

A matéria orgânica particulada (MOP) remanescente dos tecidos vegetais caracteriza-se por possuir estrutura polimérica, não podendo, dessa forma, ser diretamente incorporada pelos microrganismos, devendo antes ser convertida em moléculas menores, através de despolimerização enzimática (VRBA *et al.*, 2004). A MOP é basicamente composta por fibras de celulose, hemicelulose e lignina, além de pectinas e glicoproteínas que compõem a lamela média e as paredes primária e secundária das células vegetais (DARVILL *et al.*, 1980; DEOBALD & CRAWFORD, 1997).

A celulose é um polímero constituído por moléculas de glicose (unidas por ligações  $\alpha$ -1-4), usualmente arranjado em microfibrilas, que possuem regiões com diferentes graus de polimerização. As zonas amorfas são as regiões mais frouxamente estruturadas e as chamadas cristalinas as regiões de maior polimerização (COSGROVE, 1997).

As hemiceluloses são encontradas em associação com a celulose na parede celular das plantas e compreendem um grupo de polissacarídeos que podem ser diferenciados pelo açúcar presente em sua cadeia principal (BHAT & HAZLEWOOD, 2001). A xilana é o principal tipo de hemicelulose e o segundo mais abundante polissacarídeo das plantas, atrás da celulose (PULS, 1997). Sua cadeia principal é composta por unidades de xilose (ligações  $\beta$ -1-4) e grupos laterais de arabinose, podendo também ser designadas de arabinoxilanas (HARTLEY & FORD, 1989). As xilanas de gramíneas possuem também ácidos acético e fenólicos (ferúlico e *p*-cumárico) esterificados à cadeia principal (MUELLER-HARVEY *et al.*, 1986).

A lignina é um polímero insolúvel e altamente irregular, constituído por subunidades de natureza fenólica e, ao contrário da celulose e da hemicelulose, não possui cadeia principal

com repetições das subunidades, o que torna a hidrólise deste polímero extremamente difícil (MALHERBE & CLOETE, 2002).

O arranjo dos tecidos, bem como os teores dos polímeros que os compõem, podem diferir consideravelmente entre diferentes plantas ou mesmo entre os órgãos de uma mesma planta. Além dos caracteres genéticos, os principais fatores que influenciam na composição das fibras são: as condições ambientais às quais as plantas são submetidas (MALHERBE & CLOETE, 2002) e seus estádios fenológicos, sendo que os teores de lignina podem variar de 5 a 20% nas plantas jovens e de 10 a 40% nas senescentes (PALM & ROLAND, 1997). As composições tanto das paredes celulares como dos conteúdos protoplasmáticos são fatores-chave para a decomposição dos detritos, influenciando nas taxas e nos rendimentos dos processos. Dessa forma, designa-se por “qualidade dos detritos” o conjunto de características intrínsecas que condicionam seus processos de degradação. A qualidade dos detritos é muito variável dependendo, entre outros fatores, do grau de dessecação (GESSNER, 1991), da razão C:N (MELILLO, 1982) e do teor de lignina (FREUDENBERG & NEISH, 1968). A decomposição dos detritos é ainda influenciada por fatores relacionados ao ambiente, que podem ser distinguidos em bióticos (*e. g.* características da microbiota e ação de invertebrados detritívoros; HIEBER & GESSNER, 2002) e abióticos (*e. g.* temperatura da água, fragmentação física, pH, disponibilidade de nutrientes e de oxigênio; WETZEL, 1975).

Os sedimentos dos sistemas aquáticos são geralmente regiões de depósito de detritos, principalmente na forma de MOP. Como consequência do grande acúmulo de matéria orgânica, com frequência, nestas regiões verificam-se baixas concentrações de oxigênio dissolvido, decorrentes dos processos aeróbios de decomposição dos detritos. Uma vez esgotado o oxigênio, a decomposição ocorre por vias anaeróbias, envolvendo uma complexa cadeia de microrganismos tanto fermentadores (ácidos e alcoólicos) quanto redutores (do  $\text{NO}_3^-$ , Mn (IV), Fe (III),  $\text{SO}_4^{-2}$  e do  $\text{CO}_2$ ). Emprega-se o termo “consórcio microbiano” na

designação das populações envolvidas com o processo de decomposição, de maneira a expressar a forte relação de interdependência entre elas. LOVLEY & KLUG (1982) investigaram o consórcio estabelecido entre bactérias fermentadoras e as arqueas, tendo verificado a importância da fermentação como processo regulador da metanogênese no sedimento de lagos. As intrínsecas relações entre os organismos fazem com que muitas vezes formem associações microbianas, designadas agregados ou biofilmes. A microestrutura dos agregados anaeróbios tem sido investigada nas últimas décadas, e os estudos têm buscado conhecer os tipos de microrganismos e as relações entre eles estabelecidas. Neste contexto, estudos relataram a ocorrência de agregados homogêneos, ou seja, que são compostos por uma única população microbiana, e heterogêneos, onde mais de uma população é encontrada (DAVEY & O'TOOLE, 2000). Os agregados anaeróbios, estudados em estações de tratamento de esgoto, revelam ainda que, na ausência de suporte, têm a capacidade de assumir estrutura esférica, formando os chamados grânulos (LETTINGA, 1995). A observação da estrutura de grânulos revela uma disposição concêntrica das populações com diferentes atividades metabólicas: a atividade metanogênica é localizada no centro do grânulo, sendo que ao redor predominam as populações bacterianas fermentadoras (MACLEOD *et al.*, 1990; LENS *et al.*, 1993) e redutoras do sulfato (SANTEGOEDS *et al.*, 1999; SEKIGUCHI *et al.*, 1999; BOETIUS *et al.*, 2000).

A ligação íntima entre os diferentes microrganismos da cadeia decompositora encontrada nos agregados conduz a um aumento da eficiência dos processos de decomposição. Por exemplo, a degradação de matéria orgânica complexa em CH<sub>4</sub> exige pelo menos três tipos de populações microbianas: as bactérias fermentadoras iniciam o catabolismo, produzindo ácidos e álcoois, que são prontamente utilizados como substratos pelas bactérias acetogênicas; finalmente as arqueas metanogênicas obtêm energia através da conversão do acetato, do CO<sub>2</sub> e do hidrogênio em CH<sub>4</sub>. Este tipo de relacionamento de cooperação e mutualismo é chamado

de sintrofia, e os agregados microbianos propiciam ambientes adequados para este tipo de relação entre os microrganismos (DAVEY & O'TOLLE, 2000).

Os agregados são também importantes formas de proteção dos microrganismos contra condições ambientais adversas em relação ao pH, pressões osmóticas, radiações ultravioletas e, no caso das anaeróbias, ao oxigênio dissolvido (FLEMMING, 1993; WU, 1996). Neste contexto, a localização central das arqueas nos grânulos favorece que permaneçam em condições estritamente anaeróbias.

## 1.2. A metanogênese

A metanogênese é reconhecida como a última etapa da cadeia de decomposição anaeróbia (SEGERS, 1998). De acordo com WOLFE (1993), a primeira descrição da emissão de CH<sub>4</sub> em lodos de pântanos é creditada à Volta, em 1776, no entanto somente cerca de um século depois Béchamp demonstrou a origem microbiana deste gás, sendo a primeira cultura pura destes microrganismos obtida por STEPHENSON & STICKLAND (1933).

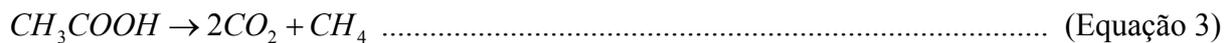
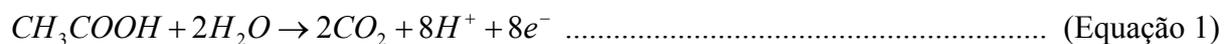
BALCH *et al.* (1979) fizeram uma grande revisão da taxonomia das bactérias metanogênicas, baseando-se em padrões de seqüências de oligonucleotídeos, bem como em características bioquímicas e morfológicas. Porém, anos mais tarde, estudo de WOESE *et al.* (1990), baseado no sequenciamento de RNA ribossômico, evidenciou diferenças filogenéticas significativas destes microrganismos para os demais procariontes. A partir disso, os autores propuseram a criação de um novo nível taxonômico, superior a Reino, chamado Domínio. Criou-se assim o Domínio Archaea, no qual os microrganismos metanogênicos (ou as arqueas) foram agrupados.

As arqueas utilizam um número limitado de substratos, tendo como principais o acetato e o dióxido de carbono + hidrogênio (CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>) (FEY & CONRAD, 2000). Na produção total de

CH<sub>4</sub> em sedimentos de muitos lagos esses substratos são usados na proporção de 2:1, mas cada um deles também pode ser usado exclusivamente (NÜSSLEIN *et al.*, 2001). Moléculas com mais de dois átomos de carbono, exceto o isopropanol (WIDDEL, 1986), não podem ser convertidas em CH<sub>4</sub> e nem terem seus elétrons utilizados na redução do CO<sub>2</sub> pelas arqueas. O interesse pelas vias de formação de CH<sub>4</sub> e suas principais fontes naturais e antrópicas tem aumentado nas últimas décadas, visto que é considerado um dos principais gases de efeito estufa (YAO *et al.*, 1999).

Duas principais vias metabólicas de produção de CH<sub>4</sub> são identificadas (VOGELS *et al.*, 1988):

i) *Via acetoclástica*: O acetato foi o primeiro a ser reconhecido e o mais abundante substrato da metanogênese, sendo produzido pelas bactérias acetogênicas por processos de fermentação da matéria orgânica e utilizado como substrato pelas arqueas acetoclásticas (Eqs. 1, 2 e 3).



ii) *Via hidrogenotrófica*: O CO<sub>2</sub> produzido nos processos de respiração, por mecanismo enzimático, atua como acceptor de hidrogênios e é reduzido a CH<sub>4</sub> pelas arqueas hidrogenotróficas. Os hidrogênios utilizados são derivados em grande parte dos ácidos orgânicos (Eq. 4):



### 1.3. A enzima xilanase

As enzimas que degradam a xilana, as chamadas xilanases, são produzidas por diversas bactérias e fungos, incluindo aeróbios, anaeróbios, mesófilos, termófilos e extremófilos (DEKKER & RICHARDS, 1976; UFFEN, 1997). Dependendo de sua complexidade, para a quebra total da xilana é necessária a ação de um sistema de enzimas, designado sistema xilanolítico (BIELY, 1985). Este sistema inclui as endo e exo  $\beta$ -1-4-xilanases, a  $\beta$ -1-4-xilosidase, a  $\alpha$ -l-arabinofuranosidases, a  $\alpha$ -4-O-metil glicuronosidases, além de esterases que atacam as ramificações laterais (ácidos ferúlico e *p*-coumárico).

As endoxilanases são enzimas cruciais para a despolimerização da xilana, sendo específicas para as ligações  $\beta$ -1-4 internas do polímero de xilana. A endo- $\beta$ -1-4-xilanase (ou  $\beta$ -1-4-xilana xilanohidrolase; EC 3.2.1.8), abreviada como EX, ataca a cadeia principal do polímero, preferencialmente nas regiões sem ramificações ou substituições, liberando moléculas de xilose (BIELY, 1985).

Os estudos com EX dedicaram-se principalmente na investigação de seu potencial uso na biotecnologia. Esta enzima é utilizada em um largo espectro de aplicações nas indústrias: têxtil, de papel, alimentícia, de combustíveis e química (VIKARI *et al.*, 1994; BHAT & BHAT, 1997; RONCERO *et al.*, 2003). Estimativas à cerca da atividade da EX na decomposição de macrófitas aquáticas podem ser úteis na caracterização da estrutura, origem e distribuição espacial dos compostos orgânicos assimilados pela microbiota decompositora.

## 1.4. Objetivos

Frente à importância das macrófitas aquáticas como fonte de detritos nos sistemas aquáticos lânticos e sendo a ocorrência de anaerobiose habitualmente registrada nos sedimentos de lagos, este trabalho tem como objetivos:

- i) Descrever as cinéticas de formação de  $\text{CO}_2$  e  $\text{CH}_4$  na decomposição anaeróbia das macrófitas aquáticas *Ludwigia inclinata*, *Cabomba furcata* e *Scirpus cubensis*;
- ii) Investigar a influência da temperatura nas taxas de formação de  $\text{CO}_2$  e  $\text{CH}_4$ , bem como nas rotas cinéticas de mineralização;
- iii) Investigar a decomposição dos detritos de macrófita e de suas frações particulada e dissolvida em separado;
- iv) Comparar a decomposição dos detritos de diferentes partes de uma mesma planta;
- v) Determinar a atividade da enzima xilanase na decomposição de macrófitas aquáticas.

## 2. Materiais e métodos

### 2.1. Descrições da lagoa

As amostras de água e de macrófitas aquáticas foram coletadas na lagoa do Óleo (21° 36' S e 47° 49' W), situada no município de Luiz Antônio (estado de São Paulo, Brasil). Esta lagoa faz parte de um conjunto de lagoas marginais do rio Mogi-Guaçu que recebe proteção oficial da Estação Ecológica de Jataí (EEJ). De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região é AW, apresentando duas estações (CAVALHEIRO *et al.*, 1989): uma chuvosa (de novembro a abril) e uma seca (de maio a outubro); sendo a precipitação média anual de 1550 mm (BALLESTER & SANTOS, 2001).

A lagoa do Óleo caracteriza-se pela baixa profundidade, águas levemente ácidas e baixas concentrações de oxigênio dissolvido (Tab. 1). De acordo com CUNHA-SANTINO (2003), as temperaturas médias da água da lagoa do Óleo são  $26,8 \pm 1,7$  °C na estação chuvosa e  $22,4 \pm 1,3$  °C na seca.

**Tabela 1** - Parâmetros morfométricos e características físicas e químicas da lagoa do Óleo.

Parâmetro		Referência
Área superficial (m <sup>2</sup> )	17.400	Lapa/DHb/UFSCar
Largura máxima (m)	50,0	Lapa/DHb/UFSCar
Profundidade média (m)	2,25	GUNTZEL <i>et al.</i> (2001)
Profundidade máxima (m)	4,0	GUNTZEL <i>et al.</i> (2001)
Conductividade elétrica (μS.cm <sup>-1</sup> )	16 ± 5	CUNHA-SANTINO (2003)
pH (fundo)	4,9 ± 1,4	CUNHA-SANTINO (2003)
Nitrato (μg.l <sup>-1</sup> )	9,0 ± 4,7	WISNIEWSKI <i>et al.</i> (2000)
Amônia (μg.l <sup>-1</sup> )	8,6 ± 1,6	WISNIEWSKI <i>et al.</i> (2000)
Fósforo total (μg.l <sup>-1</sup> )	36,0 ± 2,0	WISNIEWSKI <i>et al.</i> (2000)
OD superfície (mg.l <sup>-1</sup> )	3,6 ± 2,2	CUNHA-SANTINO (2003)
OD fundo (mg.l <sup>-1</sup> )	1,1 ± 1,35	CUNHA-SANTINO (2003)

O sistema de lagoas da EEJ está integrado à planície de inundação do rio Mogi-Guaçu; sendo formado por lagoas de origem primariamente meândrica, que podem conectar-se com o rio durante a estação chuvosa. Este sistema de lagoas tem na inundação um fator regulador chave de seu metabolismo. Neste contexto, BALLESTER & SANTOS (2001) investigaram a influência da inundação na produção de gases procedentes da decomposição anaeróbia ( $\text{CO}_2$  e  $\text{CH}_4$ ) em duas lagoas desse sistema, verificando incremento nas produções, especialmente de  $\text{CH}_4$ , durante o período de cheia. Outros trabalhos destacaram que condições anaeróbias são comuns nas lagoas desse sistema (NOGUEIRA, 1990; CARLOS, 1991).

## 2.2. Coletas e processamento das amostras

Uma vez coletadas, as plantas foram levadas ao laboratório e lavadas em água corrente para que fossem retirados os materiais aderidos. Em seguida as plantas foram secas em estufa ( $50\text{ }^\circ\text{C}$ ), até peso constante, e trituradas em moinho (1,41 mm de malha). Os fragmentos tiveram os conteúdos de carbono (C) e nitrogênio (N) determinados com analisador elementar (*Carlo Erba EA 1110*). Os pesos secos livres de cinzas (PSLC) foram estimados por ignição ( $550\text{ }^\circ\text{C}$ , 2 h) dos fragmentos das plantas, bem como de detritos remanescentes das incubações ao final do experimento.

No dia da preparação dos experimentos, alíquotas de água foram coletadas (com garrafa de *Van Dorn*) na superfície e nas profundidades de 1,5 e 3,0 metros. As alíquotas foram misturadas para a obtenção de amostra integrada da coluna d'água da lagoa do Óleo. Em laboratório, a amostra foi filtrada em lã de vidro para a retirada de material orgânico particulado; as concentrações de carbono orgânico e inorgânico foram determinadas por combustão (*TOC Analyzer Shimadzu 5000A*). Todas as incubações foram preparadas em frascos de vidro com volume aproximado de 1,15 litro.

## 2.3. Delineamentos experimentais

### 2.3.1. O efeito da temperatura na decomposição

Nesse experimento foi utilizada a macrófita submersa *Ludwigia inclinata* (L. f.) Gomez, da família Onagraceae Juss. No Brasil essa macrófita é comum em brejos e áreas alagáveis, crescendo enraizada na região litorânea, estendendo-se horizontalmente na superfície da água. Caracteriza-se pelas folhas verdes ou avermelhadas, lanceoladas e inseridas alternadamente no caule.

A fim de investigar o efeito da temperatura sobre a decomposição anaeróbica de *L. inclinata*, foram preparadas doze câmaras contendo fragmentos secos (7,0 g em 1,0 L de água da lagoa) e oito contendo apenas alíquota de água da lagoa. As câmaras foram divididas em quatro grupos (para cada grupo: três câmaras com fragmentos e duas apenas com água). Cada grupo foi incubado numa temperatura, a saber:  $15,0 \pm 0,32$ ;  $20,1 \pm 0,53$ ;  $25,0 \pm 0,65$  e  $29,9 \pm 0,95$  °C. Periodicamente, durante 200 dias, as produções de CO<sub>2</sub> e CH<sub>4</sub> foram determinadas.

Para que se estimasse o consumo de oxigênio nas diferentes temperaturas, foram montadas oito câmaras, em frascos de vidro, contendo alíquota de água da lagoa (300,0 ml) e cerca de 60,0 mgPS de fragmentos de *L. inclinata*; quatro câmaras continham apenas alíquota de água (brancos). Para cada temperatura ( $15,1 \pm 0,7$  °C;  $20,0 \pm 0,1$  °C;  $24,9 \pm 0,5$  °C; e  $29,7 \pm 0,7$  °C) incubaram-se duas câmaras com detritos e um branco. Durante 100 dias o oxigênio dissolvido nas incubações foi determinado com oxímetro (YSI mod. 58). As incubações foram borbulhadas com ar comprimido quando próximas da anóxia ( $\approx 2,0$  mgO<sub>2</sub>/l).

### 2.3.2. Decomposição de diferentes partes da planta

Neste experimento foi utilizada a macrófita aquática *Scirpus cubensis* Poepp & Kunth, também conhecida por *Oxycaryum cubense*, espécie da família Cyperaceae, amplamente distribuída no Brasil especialmente em lagos do médio Amazonas, Pantanal Mato-Grossense e em algumas regiões do estado de São Paulo. Pode ser observada fixa a um substrato flutuante, formando um “colchão flutuante” (CARLOS, 1991).

Essas plantas podem ser divididas em duas partes: subaquática e aérea. A parte subaquática é compreendida por raízes e rizomas; a aérea é constituída por folhas e ramos férteis, podendo estes estar ausentes em indivíduos imaturos ou estéreis. O rizoma é contínuo e intercalado por nós, donde emergem folhas (com ou sem ramo fértil) e submergem as finas raízes adventícias (JOLY, 1975).

As plantas foram coletadas, lavadas e trituradas, conforme procedimento descrito anteriormente (Seção 2.2). Porém, alguns indivíduos foram subdivididos, antes da trituração, em: raízes, rizomas e folhas + ramos férteis. Os fragmentos obtidos de plantas inteiras, ou seja, que não foram subdivididas, constituíram os fragmentos designados integrais.

Foram montadas três incubações para cada tipo de fragmento (Integrais, Raízes, Rizomas e Folhas + Ramos férteis), sendo mantida a proporção de 7,0 gPS de fragmentos em 1,0 L de água da lagoa do Óleo. Duas câmaras receberam apenas alíquotas de água da lagoa, servindo como controle. As incubações foram mantidas no escuro, sob temperatura controlada ( $20,0 \pm 0,15$  °C) e as produções de gases foram verificadas durante 140 dias.

### 2.2.3. A decomposição de frações dos tecidos vegetais

Neste experimento foi utilizada a macrófita *Cabomba furcata* Gardney (1944), também conhecida como *C. piauhyensis*. É uma espécie encontrada na América Central e na América do Sul, sendo vista pela primeira vez no estado do Piauí (FASSET, 1953). Pertence à família Nymphaeaceae. Possui caule delicado e quebradiço, de colorido avermelhado. As folhas opostas e multiparticuladas, vermelhas ou arroxeadas (JOLY, 1977).

Os fragmentos dessa planta foram separados quanto à suas frações solúveis (ou MOD) e particuladas (ou MOP), por meio de extração aquosa. Esta se deu com a adição de 1,0 L de água destilada e autoclavada (121,0 °C, 15 min, 1,0 atm.) em 100,0 gPS de fragmentos de planta. A mistura foi mantida em geladeira ( $\approx 4,0$  °C, 24 h) sob agitação. Em seguida, a mistura foi filtrada em rede de *nylon* (malha = 0,4 mm), pela qual se obteve uma separação grosseira do material particulado e do solubilizado. Para concluir a separação das frações, o filtrado foi submetido à centrifugação ( $978,25 \times g$  por 40 min), sendo que o sobrenadante constituiu a MOD e o centrifugado foi adicionado à MOP retida na filtração.

A MOP foi exaustivamente lavada (primeiro em água corrente e depois com água destilada) para a remoção de material solúvel aderido; após, o material foi novamente seco em estufa ( $\approx 50$  °C). A MOD foi mantida congelada até a preparação do experimento, tendo passado por diluições em alíquotas de água da lagoa até atingir a concentração de carbono orgânico aproximada de 300 mg/L. As determinações de carbono dissolvido foram realizadas em analisador específico (TOC *Analyzer Shimadzu*, mod. 5000A).

Foram montadas três câmaras contendo fragmentos (8,0 gPS/L), três contendo MOD (333,9 mgC/L), três contendo MOP (8,0 gPS/L) e duas incubações receberam apenas alíquota de água da lagoa (brancos). Todas as incubações foram mantidas no escuro e em incubadora, na temperatura de  $20,0 \pm 0,1$  °C, por 140 dias.

#### 2.3.4. Testes de lixiviação

Para que fossem estimadas as formações de COD a partir da lixiviação dos detritos, para cada uma das espécies de macrófita, prepararam-se três incubações (em tubos de ensaio) contendo 70 mg de detritos e 10 ml de água destilada. Adicionou-se azida sódica (0,4  $\mu$ M) nas incubações para que fossem inibidas as atividades microbianas. Os tubos que continham fragmentos de *C. furcata* e *S. cubensis* foram incubados a 20 °C, por 24 horas; os que continham fragmentos de *L. inclinata* foram separados em grupos de três, e incubados a 15, 20, 25 e 30 °C pelo mesmo período.

Ao final das 24 horas, as incubações foram filtradas em membranas de acetato de celulose e 0,22  $\mu$ m (previamente lavadas com 250 ml de água destilada), sendo as concentrações de COD e CID determinadas (TOC *Analyzer Shimadzu*); os remanescentes particulados foram secos em estufa ( $\approx$  50 °C; até peso constante) e quantificados por gravimetria.

Para que fosse investigada a influência da temperatura na lixiviação dos fragmentos de *L. inclinata* submeteram-se os resultados aos testes de *Homogeneidade das Variâncias* (Hartley-Cochran-Bartlett), de *Normalidade* (D'Agostino) e ANOVA (*one way*) com o auxílio dos softwares BioEstat 2.0 e Statistica (StatSoft, 1995), sendo adotado um nível de significância alfa (0,05).

### 2.3.5. A atividade da xilanase

Para a determinação das atividades da xilanase na decomposição das macrófitas aquáticas, foram preparadas incubações com fragmentos de: *Cabomba furcata*, *Scirpus cubensis* e *Ludwigia inclinata*. As plantas foram coletadas, secas e trituradas, conforme procedimento descrito anteriormente (seção 2.2). Com o uso de frascos de vidro ( $\pm 1,115$  L), prepararam-se, para cada espécie, seis incubações com 5,0 gPS de fragmentos e 1,0 L de água da lagoa do Óleo; quatro incubações receberam apenas alíquota de água da lagoa (controles). Das seis incubações, três foram mantidas em condições aeróbias e três em anaeróbias, por meio de borbulhamentos periódicos com ar comprimido (para as primeiras) e nitrogênio (para as últimas). Todas as incubações foram mantidas no escuro, sob temperatura controlada (25,0 °C) por 112 dias.

A atividade da xilanase foi determinada pelo método de BAILEY *et al.* (1992) modificado. Ao invés da utilização do método DNS para a dosagem de açúcares redutores, o presente estudo utilizou o método colorimétrico de Somogyi, modificado por NÉLSON (1944). De acordo com BAILEY *et al.* (1992), esta opção em nada compromete as análises.

O método empregado estima a atividade da xilanase pela determinação do aparecimento dos produtos, ou seja, pela liberação de açúcares redutores (em especial a xilose) a partir de mistura de reação. Esta consiste de alíquota (1,0 ml) extraída das incubações, previamente centrifugada (2.191 x g, 4,0 °C, 45 min), acrescida de solução de xilana 1,0% (*Oat spelt arabinoxylan*, Sigma X-0376). Destaca-se que as soluções de xilana foram elaboradas em tampão citrato (0,05M, pH 5,3) e foram armazenadas em geladeira ( $\approx 4$  °C) por, no máximo, uma semana. As misturas foram incubadas em banho-maria (60 °C) por 20 min, porém, antes de prosseguir com a dosagem de grupos redutores, as misturas foram centrifugadas (2.191 x g, 15 °C, 20 min). Este procedimento visou evitar que a leitura espectrofotométrica fosse prejudicada pela turbidez, uma vez que a solução de xilana foi

preparada com substrato de baixa solubilidade. Seguiu-se com o teste de Somogyi-Nélson nos sobrenadantes, sendo as concentrações de açúcares determinadas por espectrofotômetro a 540 nm e os resultados comparados à curva padrão previamente elaborada com xilose, com concentrações variando de 0 a 200 mg ( $n=3$ ,  $r^2=0,93$ ). A unidade de atividade enzimática empregada é descrita na seção 2.3.5.1. Para que fossem determinados os açúcares liberados exclusivamente pela atividade da xilanase foi necessário quantificar os açúcares dissolvidos nas incubações. Assim, foram retiradas alíquotas das incubações (1,0 ml) e, após centrifugação ( $2.191 \times g$ , 45 min,  $4,0 \text{ }^\circ\text{C}$ ), as concentrações de açúcares foram estimadas pelo teste de Somogyi-Nélson. Utilizou-se espectrofotometria (540 nm) e os resultados obtidos foram comparados a curvas-padrão elaborada com glicose ( $n=3$ ,  $r^2=0,99$ ).

#### 2.3.5.1. A unidade utilizada

A unidade de atividade enzimática utilizada neste trabalho foi o katal ( $1 \text{ kat} = 1 \text{ mol}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Esta unidade de atividade enzimática foi recomendada pela Comissão de Nomenclatura Bioquímica há mais de 30 anos atrás (BAYLEY *et al.*, 1992), mas apenas em 1999 foi reconhecida como unidade do Sistema Internacional na resolução 12 da 21ª Conferência Geral de Pesos e Medidas\* (DYBKAER, 2002). Os valores de kat foram corrigidos pela quantidade, em gramas, de carbono dos detritos presente nas incubações nos dias das determinações. As disponibilidades diárias de carbono nas incubações foram obtidas utilizando-se os modelos cinéticos elaborados para cada planta na temperatura de  $20 \text{ }^\circ\text{C}$ , sendo que os coeficientes de decaimento ( $k_3$  e  $k_4$ ) foram corrigidos para a temperatura de  $25,0 \text{ }^\circ\text{C}$  utilizando-se os valores de  $Q_{10}$  estimados no experimento sobre o efeito da temperatura na decomposição.

---

\* Resolução publicada no *Supplement 2000: addenda e corrigenda to the 7th edition (1998); June 2000*.

### 2.3.6. A variação do pH

Para que fossem determinadas as variações no pH durante a decomposição das macrófitas *C. furcata*, *S. cubensis* e *L. inclinata*, foram montadas 16 incubações em frascos de vidro (315,0 ml). Todas receberam 300,0 ml de água da lagoa do Óleo; no entanto, quatro receberam cerca de 60,0 mgPS de fragmentos de *C. furcata*; quatro receberam fragmentos de *S. cubensis*; quatro de *L. inclinata*; e quatro receberam apenas a alíquota de água (brancos). Dos quatro frascos preparados para cada planta, dois foram mantidos sob condições aeróbias, através de borbulhamentos periódicos com ar comprimido e dois foram mantidos anaeróbios por borbulhamentos com nitrogênio (tempo de borbulhamentos  $\approx 10$  min). As incubações foram mantidas no escuro, sob temperatura controlada ( $20,01 \pm 0,15$  °C) e por 100 dias, os valores de pH foram determinados com potenciômetro (DMPH-2 Digimed).

## 2.4. As determinações das produções de gases

As produções de CO<sub>2</sub> e de CH<sub>4</sub> foram determinadas diariamente através de amostragem dos gases contidos no *head-space* das incubações. Utilizou-se seringa de 1,0 ml, sendo as amostras de gases retiradas de septos de silicone acoplados às tampas dos frascos. As amostras foram quantificadas em cromatógrafo a gás (CG Construmaq, mod. 370) com coluna do tipo recheada analítica, Porapaq (N), sendo os valores obtidos comparados às curvas-padrão previamente elaboradas com CO<sub>2</sub> ( $r^2=0,99$ ) e CH<sub>4</sub> ( $r^2=0,98$ ). Após as determinações, os gases produzidos foram expurgados das incubações por borbulhamento com nitrogênio ( $\approx 5$  min).

Ao final dos experimentos, foram calculados fatores de correção (FC) para que as formas inorgânicas de carbono dissolvido (CO<sub>3</sub><sup>-2</sup>, HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> e H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub><sup>-</sup>) fossem incorporadas às taxas diárias de produções (Eq. 5).

$$FC = \frac{(COT_i - COT_f) - (CID_f - CID_i)}{C_{det}} \dots\dots\dots (Equação 5)$$

Em que:

COT<sub>i</sub> – carbono orgânico total inicial

COT<sub>f</sub> – carbono orgânico total final

CID<sub>i</sub> – carbono inorgânico dissolvido inicial

CID<sub>f</sub> – carbono inorgânico dissolvido final

C<sub>det</sub> – carbono determinado por cromatografia

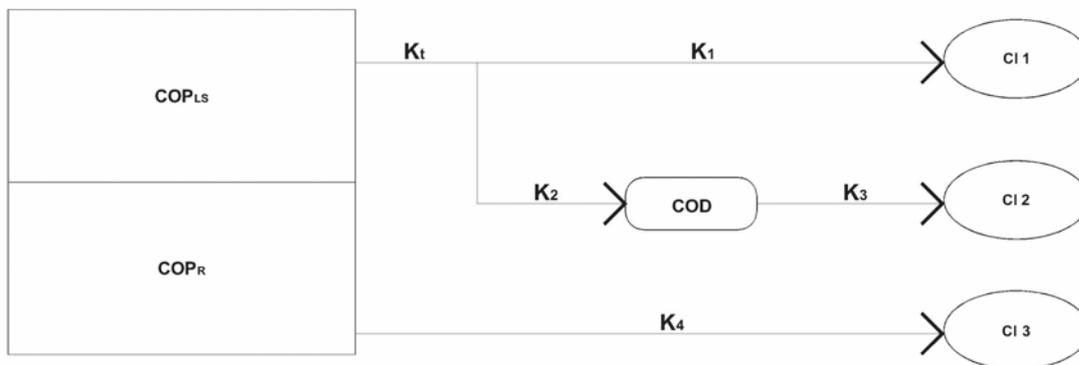
## 2.5. Os fracionamentos das incubações

Nos finais dos experimentos, as incubações (exceto as que continham somente MOD e as controle) foram fracionadas, primeiramente por pré-filtração em rede de náilon (malha 0,4 mm) e em seguida por centrifugação (978,25g, 40 min), sendo o centrifugado e o material particulado retido na filtração, secos em estufa (50 °C, 48 h) e pesados. Determinaram-se as concentrações de COD e CID nos sobrenadantes (*TOC Analyzer Shimadzu*). Após tais determinações, alíquotas das soluções foram filtradas em membranas de acetato de celulose (0,22 µm) e novamente as concentrações finais de COD e CID foram determinadas. A partir das diferenças nas concentrações de carbono antes e depois das filtrações, estimaram-se os conteúdos de carbono de partículas menores que 0,4 mm e maiores que 0,22 µm, sendo esses valores somados aos remanescentes particulados (COP<sub>f</sub>).

## 2.6. O ajuste do modelo cinético

### 2.6.1. O processo anaeróbio

Modelos cinéticos de primeira ordem têm sido utilizados na descrição do decaimento de componentes específicos dos detritos (CUNHA-SANTINO *et al.*, 2002). Porém, devido ao fato de os tecidos vegetais serem formados por uma variedade de compostos, o somatório de funções exponenciais tem sido mais adequado para a descrição da decomposição do detrito como um todo (LOUSIER & PARKINSON, 1976). O modelo cinético adotado considerou a heterogeneidade dos recursos, admitindo a ocorrência de duas frações nos detritos (lábil/solúvel e refratária), bem como a existência de três rotas de decomposição (BIANCHINI JR., 1997; 1999) (Fig. 1):



**Figura 1** – Modelo conceitual de decomposição de detritos oriundos de tecidos vegetais. Contempla a heterogeneidade do substrato, a formação de carbono orgânico dissolvido (COD), a mineralização dos compostos lábeis ( $CI_1$ ), do COD ( $CI_2$ ) e das frações refratárias ( $CI_3$ ).

Assumiu-se o valor de  $k_t$  como sendo  $1,5 \text{ dia}^{-1}$ , a partir de revisão feita por BIANCHINI JR. (2003). Os valores de  $k_1$  e  $k_2$  foram determinados por meio das equações 6 e 7.

$$k_1 = \frac{COP_L}{COP_{LS}} \times k_t \dots\dots\dots \text{(Equação 6)}$$

$$k_2 = \frac{COP_S}{COP_{LS}} \times k_t \dots\dots\dots \text{(Equação 7)}$$

As cinéticas do modelo podem ser descritas pelas seguintes equações:

i) oxidação da fração lábil dos detritos (Eq. 8);

$$\frac{dCI_1}{dt} = k_t \times \left( \frac{k_1}{k_t} \times COP_{LS} \right) \dots\dots\dots \text{(Equação 8)}$$

ii) formação de COD através da lixiviação, seguida pela oxidação do solubilizado (Eq 9);

$$\frac{dCOD}{dt} = k_t \times \left( \frac{k_2}{k_t} \times COP_{LS} \right) - (k_3 \times COD) \dots\dots\dots \text{(Equação 9)}$$

iii) mineralização do COD (Eq. 10)

$$\frac{dCI_2}{dt} = k_3 \times COD \dots\dots\dots \text{(Equação 10)}$$

iv) mineralização da fração refratária (Eq. 11).

$$\frac{dCI_3}{dt} = k_4 \times COP_R \dots\dots\dots \text{(Equação 11)}$$

Em que:

- CI<sub>1</sub> – carbono mineralizado da fração lábil (%);
- CI<sub>2</sub> – carbono mineralizado da fração solúvel (%);
- CI<sub>3</sub> – carbono mineralizado da fração particulada refratária (%);
- COP<sub>LS</sub> – carbono orgânico particulado lábil/solúvel dos detritos (%);
- COP<sub>R</sub> – carbono orgânico particulado refratário dos detritos (%);
- COD – carbono orgânico dissolvido (%);
- K<sub>t</sub> – coeficiente global de decaimento do COP<sub>LS</sub> (dia<sup>-1</sup>);
- k<sub>1</sub> – coeficiente de mineralização de compostos lábeis (dia<sup>-1</sup>);
- k<sub>2</sub> – coeficiente de lixiviação de compostos solúveis (dia<sup>-1</sup>);
- k<sub>3</sub> – coeficiente de mineralização de compostos dissolvidos (dia<sup>-1</sup>);
- k<sub>4</sub> – coeficiente de mineralização de compostos particulados refratários (dia<sup>-1</sup>).

As curvas de mineralização total (CI<sub>total</sub>) foram obtidas pelo somatório (Eq. 12) das curvas de mineralização das três vias (Eq. 8, 10 e 11). Subtraíram-se dessas as produções de gases estimadas por cromatografia (Eq. 13), sendo assim possível a separação dos gases contidos nos *head-spaces* e nas soluções (Eq. 14).

$$CI_{total} = \sum_{i=1}^3 CI \dots\dots\dots \text{(Equação 12)}$$

$$CI_{gases} = (C - CO_2) + (C - CH_4) \dots\dots\dots \text{(Equação 13)}$$

$$CID = CI_{total} - CI_{gases} \dots\dots\dots \text{(Equação 14)}$$

Em que:

- CI<sub>total</sub> – carbono mineralizado total (%);
- CI<sub>gases</sub> – carbono mineralizado determinado por cromatografia (%);
- C-CO<sub>2</sub> – carbono mineralizado via CO<sub>2</sub> (%);
- C-CH<sub>4</sub> – carbono mineralizado via CH<sub>4</sub> (%).

Para verificar os efeitos da temperatura nas produções de gases e nas rotas do modelo cinético, estimaram-se os valores de  $Q_{10}$  por regressão não-linear (algoritmo iterativo de Levenberg-Marquardt; PRESS *et al.*, 1992). As curvas de mineralização das diferentes rotas do modelo cinético foram submetidas ao teste de análise de variâncias de *Kruskal-Wallis* (ANOVA não-paramétrico).

### 2.6.1. O processo aeróbio (consumo de oxigênio)

Considerou-se que o oxigênio consumido nas incubações esteve diretamente relacionado aos processos de oxidação da matéria orgânica. A partir disso, este consumo foi ajustado em modelo cinético de primeira ordem (Eq. 15), assim como o utilizado por CUNHA-SANTINO (2003):

$$OC = OC_{MAX}(1 - e^{-k_d \cdot t}) \dots\dots\dots \text{(Equação 15)}$$

Em que:

- OC – oxigênio consumido ( $\text{mg} \cdot \text{gPS}^{-1}$ );
- $OC_{MAX}$  – oxigênio consumido durante todo o processo ( $\text{mg} \cdot \text{gPS}^{-1}$ );
- $k_d$  – coeficiente de desoxigenação ( $\text{dia}^{-1}$ );
- t – tempo (dias)

Os valores de  $Q_{10}$  foram obtidos através da relação exponencial entre a temperatura e as quantidades totais de oxigênio consumidos ( $OC_{MAX}$ ) e entre a temperatura e os coeficientes de desoxigenação ( $k_d$ ).

## 3. Resultados

### 3.1. Características dos recursos

As três plantas apresentaram distintos teores de cinzas (T. C.), sendo o mais baixo verificado nos fragmentos de *L. inclinata* (9,9%) e o mais elevado nos de *C. furcata* (25,6%) (Tab. 1). Os T. C. variaram também para as diferentes estruturas de *S. cubensis*, uma vez que as raízes tiveram 29,7% e os rizomas 8,6%, valor próximo ao verificado para as folhas (8,9%). Não se constatou diferença entre os T. C. dos fragmentos de *C. furcata* e de sua MOP (fragmentos previamente lixiviados). A razão C:N foi diversa entre as plantas, variando de 10,5 para *C. furcata* a 39,4 para *S. cubensis*. Para esta planta, a maior razão foi observada para as raízes (85,1) e a menor para os rizomas (20,6), para *C. furcata* houve pequena diferença entre as razões de fragmentos integrais e MOP, sendo de 9,7 para a última.

Os testes estatísticos aplicados aos rendimentos do experimento de lixiviação com *L. inclinata* nas diferentes temperaturas, indicaram variâncias homogêneas ( $p = 0,8714$ ) e distribuição normal ( $p = 0,2544$ ), não sendo verificadas diferenças significativas entre as médias dos tratamentos ( $p = 0,2818$ ). Dessa forma, verificou-se que, independentemente da temperatura, os detritos de *L. inclinata* possuem cerca de 22,5% de carbono lábil/solúvel ( $COP_{LS}$ ), sendo 9,8% solúvel ( $COP_S$ ) e 12,7% lábil ( $COP_L$ ), ou seja, oxidado quimicamente nas primeiras 24 horas de decomposição. A fração dos detritos que correspondeu aos compostos particulados refratários ( $COP_R$ ) foi 77,5% (Tab. 2).

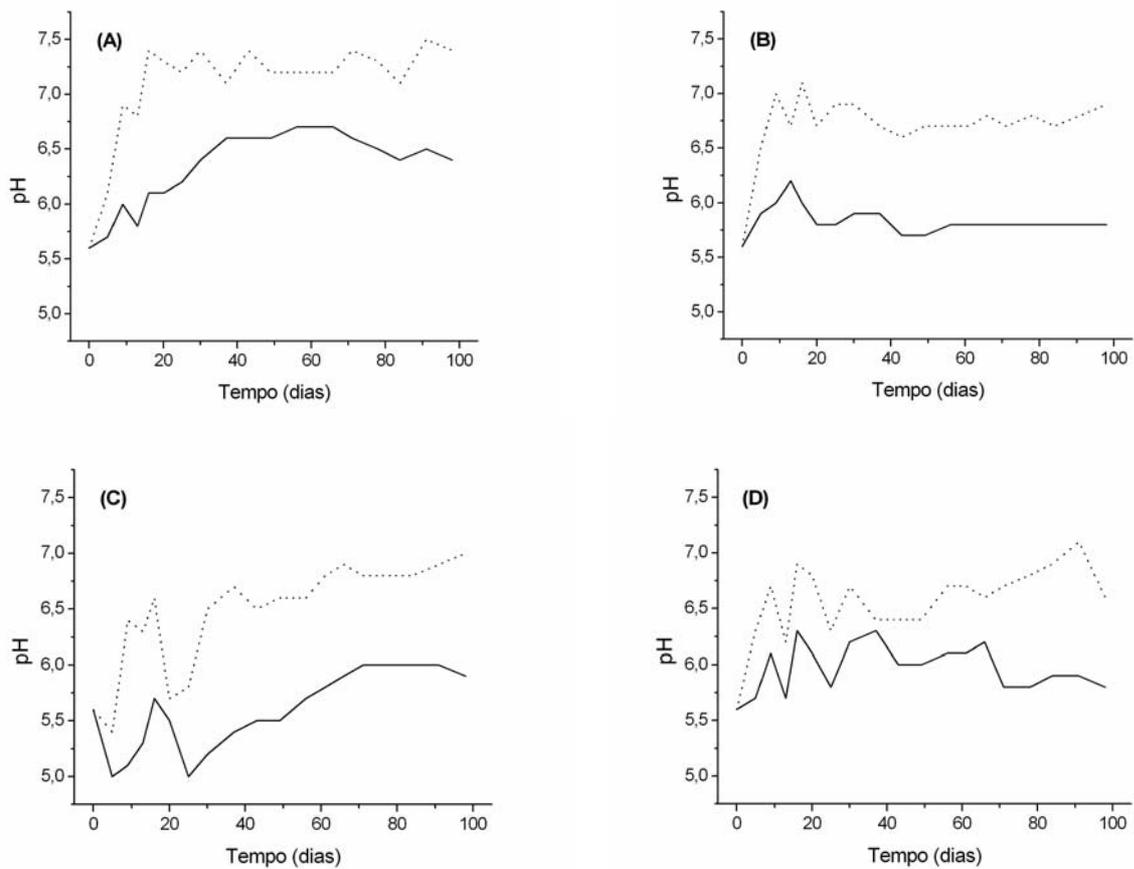
Os detritos de *C. furcata* tiveram a menor fração lábil (6,3%), enquanto *L. inclinata* apresentou a maior (12,7%). Essa fração variou pouco entre as diferentes estruturas de *S. cubensis* (média de 7,5%). Para esta mesma planta verificou-se a menor lixiviação de compostos orgânicos (5,2%), destacando-se a baixa lixiviação dos detritos das raízes (1,8%). Lixiviação mais intensa foi registrada para *C. furcata*, cerca de 18,0%. Esta planta apresentou o menor valor de  $COP_R$  (75,7%), ao passo que *S. cubensis* teve o mais elevado (87,1%).

**Tabela 2** – Características dos detritos de *Ludwigia inclinata*, *Scirpus cubensis* (integral, raízes, rizomas e folhas + ramos férteis) e de *Cabomba furcata* (integral e MOP), dados em porcentagem (PSLC). T. C. (Teor de Cinzas); C (Teor de Carbono); N (Teor de Nitrogênio); C:N (Razão Carbono/Nitrogênio); COP<sub>L</sub> (Carbono Orgânico Particulado Lábil); COP<sub>S</sub> (Carbono Orgânico Particulado Solúvel) e COP<sub>R</sub> (Carbono Orgânico Particulado Refratário).

	<i>L. inclinata</i>	<i>S. cubensis</i>				<i>C. furcata</i>	
		integral	raízes	rizomas	folhas	integral	MOP
<b>T. C.</b>	9,9	15,1	29,7	8,6	8,9	25,6	25,6
<b>C</b>	43,9	47,3	59,6	37,2	46,3	31,5	36,7
<b>N</b>	1,4	1,2	0,7	1,8	1,1	3,0	3,8
<b>C:N</b>	31,4	39,4	85,1	20,6	42,1	10,5	9,7
<b>COP<sub>L</sub></b>	12,7	7,7	7,2	7,4	7,8	6,3	-
<b>COP<sub>S</sub></b>	9,8	5,2	1,8	5,9	6,0	18,0	-
<b>COP<sub>R</sub></b>	77,5	87,1	91,0	86,7	86,2	75,7	-

### 3.2. A variação de pH

Independentemente do tipo de detrito, nas incubações anaeróbias verificaram-se os mais baixos valores de pH, tendo variado entre 5,0 e 6,0 para as incubações com detritos de *L. inclinata* e entre 5,6 e 6,7 para as com detritos de *C. furcata*. Nas incubações com *L. inclinata*, os cinco primeiros dias foram marcados pela acidificação do meio, sendo que apenas no 16º dia o pH destas incubações retornou ao valor do dia zero (5,6); a seguir o pH voltou a cair, chegando a 5,0 (o menor valor registrado no período experimental). A partir do 30º dia, seguiu-se uma tênue e progressiva elevação do pH, chegando a 6,0 no 96º dia (Fig. 2c). Nas demais incubações não houve tantas quedas de pH, apresentando pouca oscilação nas incubações com *S. cubensis* (Fig. 2b). Nas com *C. furcata*, no período entre o 10º e o 16º dia houve uma leve queda no pH, chegando a 5,8, seguida por elevação que culminou em 6,7 no 56º dia (Fig. 2a). Nas incubações aeróbias os valores mais baixos também foram verificados para as incubações com detritos de *L. inclinata*, tendo variado entre 5,4 e 7,0 (Fig. 2c). Nestas incubações registrou-se uma leve acidificação nos primeiros nove dias, seguida pela elevação do pH até o 16º dia, após verificou-se nova queda nos valores até o 30º dia; a partir de então, os valores apresentaram pouca oscilação. Naquelas que continham detritos de *C. furcata*, o pH teve progressiva elevação, tendo chegado a 7,4 no 16º dia, em seguida apresentaram pouca oscilação até o final (Fig. 2a).



**Figura 2** – Variações de pH durante a decomposição aeróbia (linhas pontilhadas) e anaeróbia (linhas contínuas) das macrófitas *Cabomba furcata* (A), *Scirpus cubensis* (B) e *Ludwigia inclinata* (C). Brancos (D).

### 3.3. Efeito da temperatura na decomposição

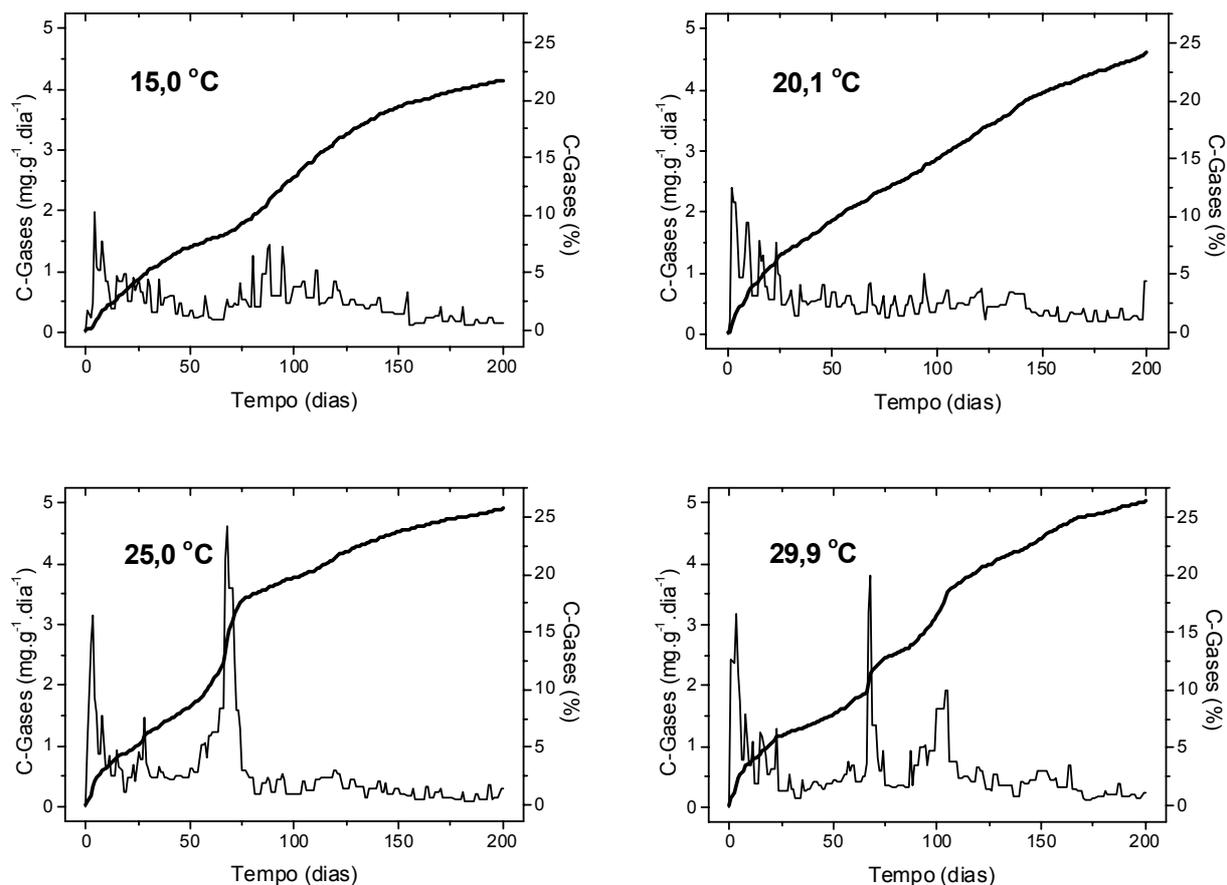
#### 3.3.1. A decomposição e a produção de gases

Após 200 dias, 77,3% do COP<sub>i</sub> das incubações a 15,0 °C ainda restavam na forma orgânica, sendo que 75,2% permaneciam na forma de COP<sub>f</sub> e 2,1% como COD<sub>f</sub>. Nas incubações a 29,9 °C não foram decompostos 72,9% dos detritos, permanecendo 70,9% na forma de COP<sub>f</sub> e 1,9% como COD<sub>f</sub> (Tab. 3).

**Tabela 3** - Balanços de carbono na decomposição anaeróbia de detritos de *Ludwigia inclinata*, incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C). COT<sub>i</sub> (Carbono Orgânico Particulado inicial); COP<sub>f</sub> (Carbono Orgânico Particulado final); COD<sub>f</sub> (Carbono Orgânico Dissolvido final); CM (Carbono Mineralizado); CID<sub>f</sub> (Carbono Inorgânico final); C<sub>gases</sub> (Carbono mineralizado na forma de gases); C-CO<sub>2</sub> (Carbono liberado na forma de CO<sub>2</sub>); Tx. max. CO<sub>2</sub> (Taxa máxima de produção de CO<sub>2</sub>); C-CH<sub>4</sub> (Carbono liberado na forma de CH<sub>4</sub>); Tx. max. CH<sub>4</sub> (Taxa máxima de produção de CH<sub>4</sub>).

	15,0 °C	20,1 °C	25,0 °C	29,9 °C
COP <sub>i</sub> (mg)	2796,4	2796,4	2796,4	2796,4
COP <sub>f</sub> (mg)	2104,0	2009,7	2001,1	1984,0
COP <sub>f</sub> (%)	75,24	71,87	71,56	70,95
COD <sub>f</sub> (%)	2,1	3,0	1,7	1,9
CM (%)	22,7	25,1	26,8	27,1
CID <sub>f</sub> (%)	1,01	0,89	1,04	0,80
C <sub>gases</sub> (%)	21,7	24,2	25,7	26,3
C-CO <sub>2</sub> (%)	21,2	21,9	16,8	16,5
Tx. max. CO <sub>2</sub> (mg.g <sup>-1</sup> .dia <sup>-1</sup> )	2,0	2,4	3,1	3,2
Tx. max (dia)	4	2	3	3
C-CH <sub>4</sub> (%)	0,44	2,29	8,90	9,82
CH <sub>4</sub> início (dia)	99	39	20	15
Tx. max. CH <sub>4</sub> (mg.g <sup>-1</sup> .dia <sup>-1</sup> )	0,12	0,33	3,63	2,20
Tx. max (dia)	99	121	67	68

A decomposição foi mais intensa nas incubações a 29,9 °C, nas quais foram, em média, foram consumidos 27,1% dos detritos, sendo que 26,3% foram convertidos em gases (Tab. 3 e Fig. 3) e 0,8% restaram na forma de CID<sub>f</sub>. O menor consumo ocorreu na temperatura de 15,0 °C, uma vez que apenas 22,7% dos detritos foram decompostos, sendo que 21,7% foram convertidos em gases e 1,0% em CID<sub>f</sub>.

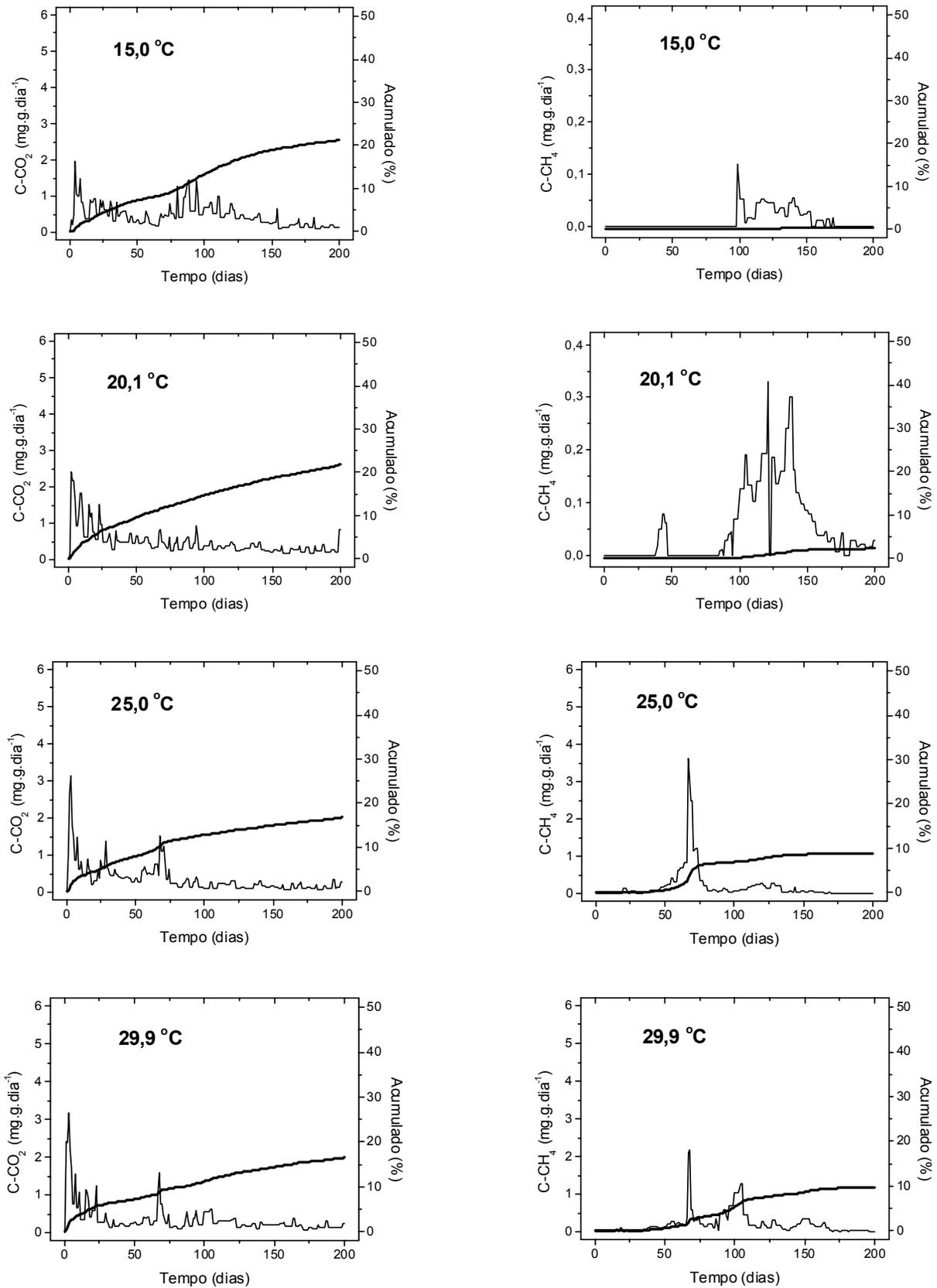


**Figura 3** – Taxas diárias (linhas finas), em miligrama por grama de detrito (PSLC) por dia, e rendimentos totais (linhas grossas) de formação de gases ( $\text{CO}_2 + \text{CH}_4$ ), em porcentagem do carbono orgânico total inicial, na decomposição anaeróbia de detritos de *Ludwigia inclinata*, incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C).

Em todas as temperaturas a formação de  $\text{CO}_2$  foi verificada desde o primeiro dia; sua produção foi maior na temperatura de 20,1 °C, sendo a via de mineralização de 21,9% dos detritos; e a menor produção de  $\text{CO}_2$  ocorreu a 29,9 °C, tendo representado a mineralização de 16,5% dos detritos (Tab. 3). O teste de análise de variâncias indicou que não houve diferenças significativas entre as produções de  $\text{CO}_2$  ( $p \geq 0,163$ ). O valor de  $Q_{10}$  não foi determinado para a formação de  $\text{CO}_2$  uma vez que os rendimentos totais acumulados decresceram com o aumento da temperatura.

De maneira geral, a produção de CO<sub>2</sub> pode ser separada em duas fases: a primeira (primeiros 20 dias de decomposição) foi caracterizada por elevadas taxas, tendo-se registrado picos que variaram de 2,0 a 3,2 mg.g<sup>-1</sup>.dia<sup>-1</sup>, para 15,0 e 29,9 °C, respectivamente (Tab. 3); na segunda fase observou-se uma atenuação do processo, sendo que essas menores taxas perduraram até o fim do experimento (Fig. 4).

Ressalta-se que a produção de CO<sub>2</sub> a 15,0 °C não apresentou o mesmo comportamento que as demais na segunda fase, tendo-se registrado nova elevação das taxas a partir do 60º dia. Após cerca de 65 dias com taxas relativamente altas houve atenuação nas produções.

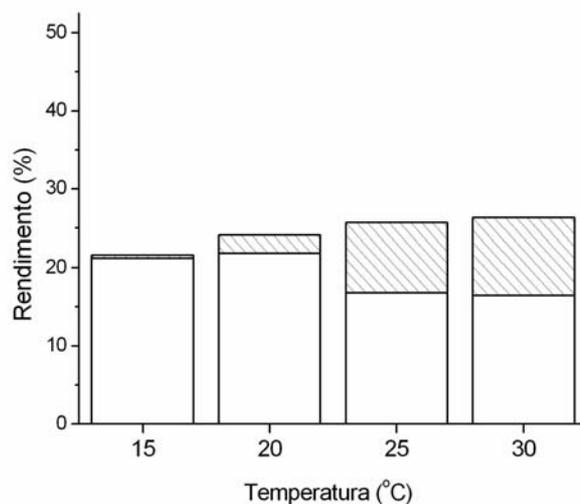


**Figura 4** - Produções de gases ( $\text{CO}_2 + \text{CH}_4$ ), em porcentagem do carbono orgânico particulado inicial (linhas grossas), e taxas diárias de produções (linhas finas), em miligrama por grama de detrito (PSLC) por dia, na decomposição anaeróbica de detritos de *Ludwigia inclinata*, incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C).

A metanogênese ocorreu em todas as temperaturas, variando, porém seu dia de início: a partir do 15º dia nas incubações a 29,9 °C e do 99º dia a 15,0 °C (Tab. 3 e Fig. 4). O rendimento da metanogênese também variou com a temperatura: a 15,0 °C representou o destino de 0,44% dos detritos e de 9,82% a 29,9 °C (Tab. 3 e Figs. 4 e 5).

O teste de análise de variâncias indicou que a produção de CH<sub>4</sub> foi significativamente diferente para todas as temperaturas, exceto entre as temperaturas 25,0 e 29,9 °C (p = 0,908), sendo 3,17 o Q<sub>10</sub> para o rendimento da metanogênese.

De maneira geral, foram identificadas três fases para este processo: a primeira compreendeu o período em que não foi detectada a produção do CH<sub>4</sub>; na segunda o CH<sub>4</sub> começou a ser produzido e alcançou as taxas mais elevadas verificadas (0,12 e 3,63 mg.g<sup>-1</sup>.dia<sup>-1</sup>, a 15,0 e 25,0 °C, respectivamente); a terceira fase caracterizou-se pela diminuição das taxas e atenuação do processo.



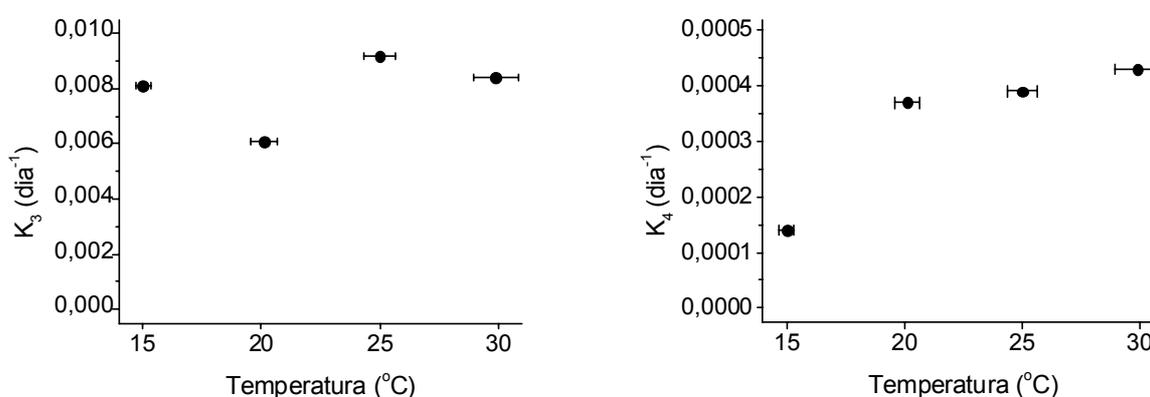
**Figura 5** – Produção total de CO<sub>2</sub> (sem preenchimento) e CH<sub>4</sub> (linhas diagonais) na decomposição anaeróbia de detritos de *Ludwigia inclinata*, incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C).

### 3.3.2. Ajuste do modelo cinético

A rota que envolveu a mineralização do COD ( $CI_2$ ) foi a via de decomposição de 6,8% dos detritos a 20,1 °C e 8,2% destes a 25,0 °C. O teste estatístico indicou que as formações de  $CI_2$  foram iguais entre as temperaturas, com exceção das incubações a 20,1 °C. Os valores de  $k_3$  variaram de 0,006 (20,1 °C) a 0,009  $\text{dia}^{-1}$  (25,0 °C) (Fig. 6), sendo 114,5 e 75,7 dias os respectivos tempos de meia-vida (Tab. 4).

**Tabela 4** – Rendimentos das rotas do modelo cinético ( $CI_1$ ,  $CI_2$  e  $CI_3$ ), em porcentagem (PSLC); valores dos coeficientes de mineralização  $k_i$ ,  $k_1$ ,  $k_2$ ,  $k_3$  e  $k_4$  ( $\text{dia}^{-1}$ ); tempos de meia-vida ( $t_{1/2}$ ) para o substrato de cada via (dias) e razão  $k_3:k_4$  na decomposição anaeróbica de detritos de *Ludwigia inclinata*, incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C).

Parâmetro	15,0 °C	20,1 °C	25,0 °C	29,9 °C
$CI_1$	12,7	12,7	12,7	12,7
$k_t$	1,5	1,5	1,5	1,5
$k_1$	0,85	0,85	0,85	0,85
$k_2$	0,65	0,65	0,65	0,65
$CI_2$	7,8	6,8	8,2	7,7
$k_3$	0,008	0,006	0,009	0,008
$t_{1/2}$	86,0	114,5	75,7	82,4
$CI_3$	2,1	2,1	5,5	6,4
$k_4$	0,00014	0,00037	0,00039	0,00043
$t_{1/2}$	4995,6	1882,2	1778,0	1602,3
$k_3/k_4$	58,11	16,44	23,48	19,44

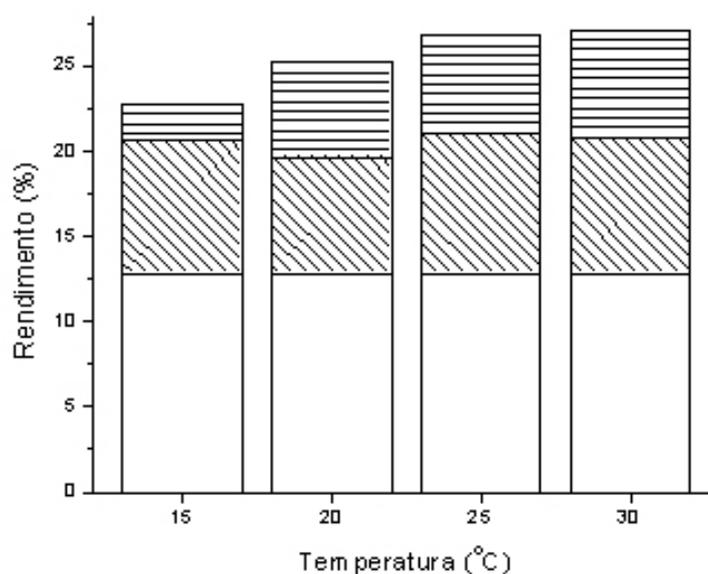


**Figura 6** – Variação dos coeficientes de mineralização das frações dissolvidas ( $k_3$ ) e particulada refratária ( $k_4$ ) na decomposição anaeróbica de detritos de *Ludwigia inclinata*, incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C).

A mineralização do COP<sub>R</sub> (rota CI<sub>3</sub>) foi menor a 15,0 °C (2,1%) e mais intensa a 29,9 °C (6,4%) (Tab. 4). Com exceção das incubações a 15,0 °C, as curvas de mineralização por essa via foram consideradas estatisticamente iguais entre as demais temperaturas ( $p \geq 0,054$ ). Os valores dos coeficientes de mineralização de COP<sub>R</sub> ( $k_4$ ) oscilaram entre 1,4 e 4,3 x 10<sup>-4</sup> dia<sup>-1</sup>, a 15,0 e 29,9 °C, respectivamente (Fig. 6), sendo que os tempos de meia-vida foram de 4995,6 e 1602,3 dias para as citadas temperaturas. Os valores de Q<sub>10</sub> calculados para os rendimentos da rota CI<sub>3</sub> e para os valores de  $k_4$  indicaram que esta via foi mais sensível a temperatura do que decomposição do COP<sub>S</sub> (Tab. 5 e Figs. 6 e 7).

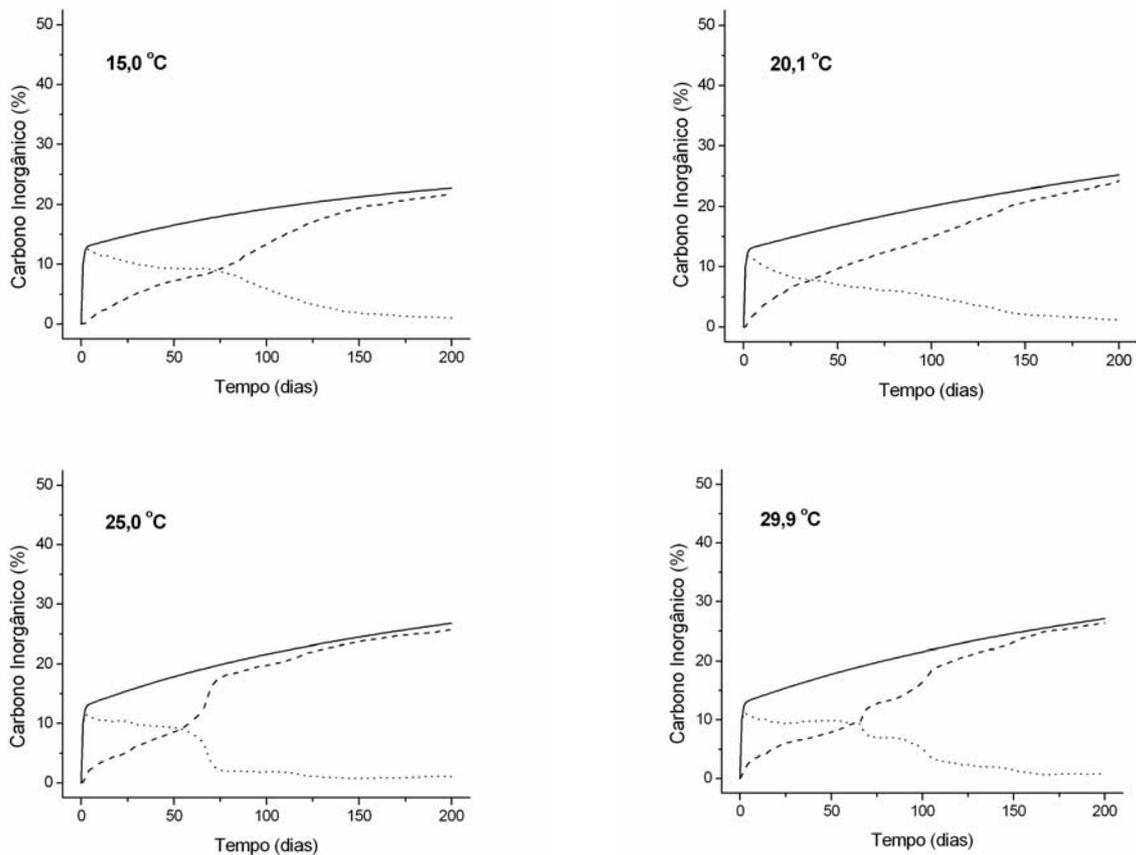
**Tabela 5** – Variações nos valores de Q<sub>10</sub> para os coeficientes de mineralização ( $k_3$  e  $k_4$ ); rendimentos de CO<sub>2</sub> e CH<sub>4</sub> e rendimentos das rotas do modelo cinético (CI<sub>2</sub>, CI<sub>3</sub> e CI<sub>total</sub>) na decomposição anaeróbia de detritos de *Ludwigia inclinata*, incubados (200 dias) em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C).

Variável	Q <sub>10</sub>	r <sup>2</sup>
$k_3$	1,11	0,153
$k_4$	1,63	0,695
CO <sub>2</sub>	ND	ND
CH <sub>4</sub>	3,17	0,814
CI <sub>2</sub>	1,04	0,139
CI <sub>3</sub>	1,61	0,691
CI <sub>total</sub>	1,12	0,892



**Figura 7** – Rendimentos das rotas de mineralização CI<sub>1</sub> (sem preenchimento); CI<sub>2</sub> (linhas diagonais) e CI<sub>3</sub> (linhas horizontais) na decomposição anaeróbia de detritos de *Ludwigia inclinata*, incubados (200 dias) em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C).

A partir dos rendimentos totais ( $CI_{total}$ ) calculados para cada tratamento, estimou-se a dissolução de carbono inorgânico nas incubações conforme o descrito na Eq. 12 (seção 2.6). Verificou-se que foram necessários de 66 a 95 dias para que o  $CO_2$  produzido nas primeiras 24 horas de decomposição (12,7%) fosse difundido para o *head-space* das incubações, nos tratamentos 15,0 e 25,0 °C, respectivamente (Fig. 8).



**Figura 8** - Produções de carbono inorgânico total (linha contínua), carbono inorgânico dissolvido (linha pontilhada) e gases difundidos para o *head-space* (linha tracejada) na decomposição anaeróbia de detritos de *Ludwigia inclinata*, incubados em diferentes temperaturas (15,0; 20,1; 25,0 e 29,9 °C).

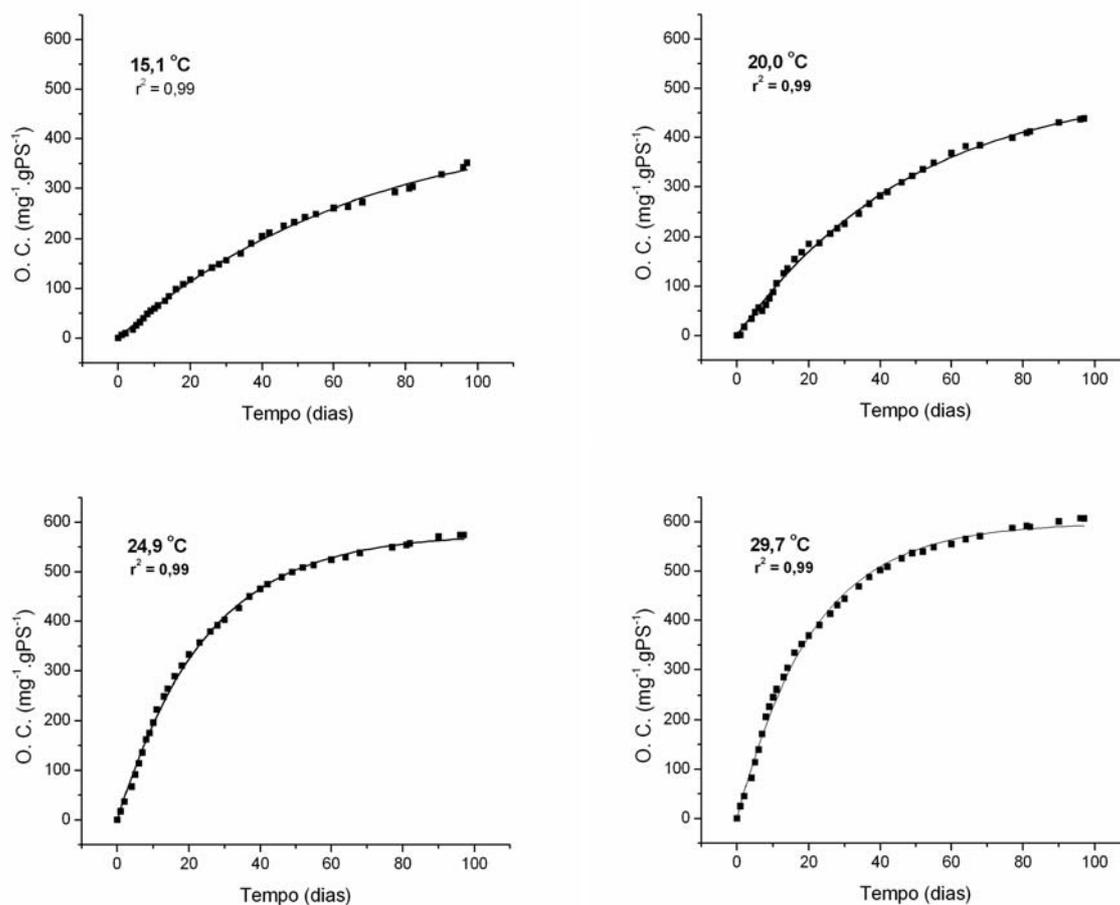
### 3.3.3. O consumo de oxigênio

De maneira geral, as incubações nas diferentes temperaturas tiveram nos primeiros dias o período de maior consumo de oxigênio. A temperatura teve influência tanto nas velocidades quanto no montante de oxigênio consumido. Nas incubações a 15,01 °C o coeficiente de desoxigenação ( $k_d$ ) foi 0,015 dia<sup>-1</sup> e em 100 dias foram consumidos cerca de 440,71 mg de oxigênio ( $OC_{MAX}$ ) por grama de detrito (mg.gPS<sup>-1</sup>). Nas incubações a 29,7 °C o  $k_d$  foi igual a 0,048 dia<sup>-1</sup> e foram consumidos 598,16 mg.gPS<sup>-1</sup> (Tab. 6 e Fig. 9).

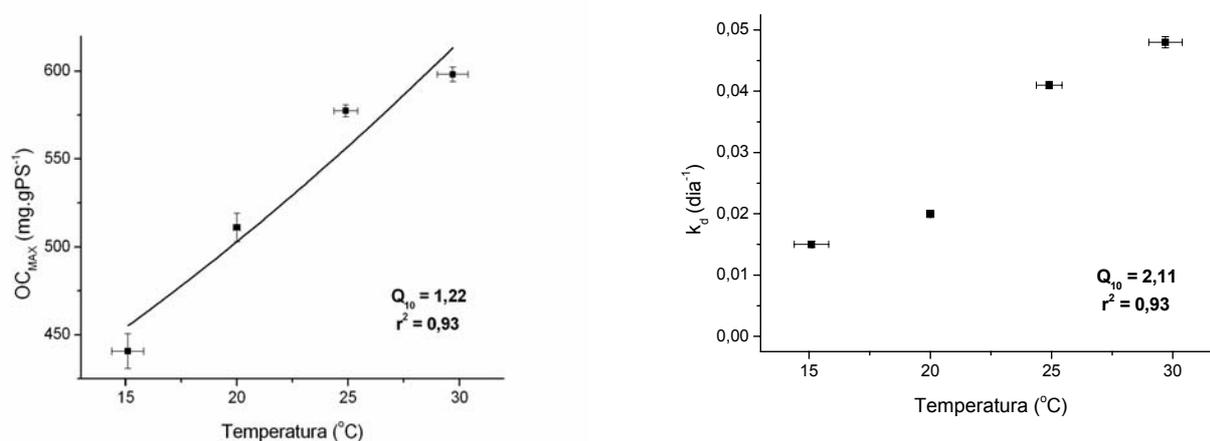
**Tabela 6** – Oxigênio total consumido ( $OC_{MAX}$ ) e coeficiente de desoxigenação ( $k_d$ ) para as incubações com detritos de *Ludwigia inclinata*, incubados em diferentes temperaturas (15,1; 20,0; 24,9 e 29,7 °C).

Temperaturas (°C)	$OC_{MAX}$ (mg.gPS <sup>-1</sup> )	erro (mg)	$k_d$ (dia <sup>-1</sup> )	erro (dia <sup>-1</sup> )
15,1	440,71	9,91	0,015	0,5 x 10 <sup>-3</sup>
20,0	511,16	7,98	0,020	0,6 x 10 <sup>-3</sup>
24,9	577,37	3,35	0,041	0,6 x 10 <sup>-3</sup>
29,7	598,16	4,11	0,048	0,9 x 10 <sup>-3</sup>

Embora a temperatura tenha sido positivamente correlacionada tanto com as velocidades quanto com os consumos totais do oxigênio, teve maior influência sobre os coeficientes de desoxigenação ( $k_d$ ), uma vez que estes geraram valor de  $Q_{10}$  igual a 2,11, enquanto que o do  $OC_{MAX}$  foi 1,22 (Fig. 10).



**Figura 9** – Oxigênio consumido (O. C.) na decomposição de detritos de *Ludwigia inclinata*, incubados em diferentes temperaturas (15,1; 20,0; 24,9 e 29,7 °C).



**Figura 10** – Influência da temperatura nos consumos totais de oxigênio ( $OC_{MAX}$ ) e nos coeficientes de desoxigenação ( $k_d$ ) durante a decomposição de *Ludwigia inclinata*.

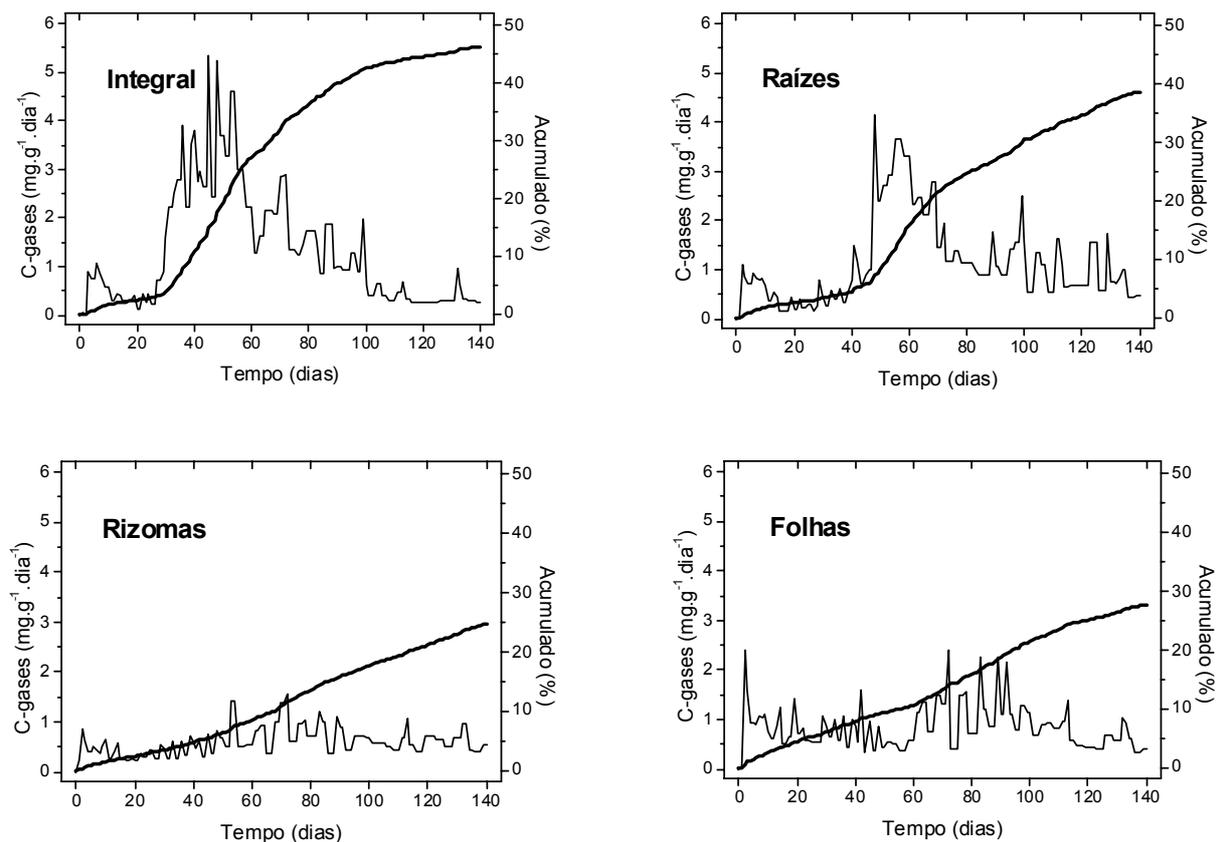
### 3.4. A decomposição de diferentes partes da planta

#### 3.4.1. A decomposição e a produção de gases

Os rizomas de *S. cubensis* constituíram-se nos recursos os mais refratários à decomposição, sendo que 72,4% permaneceram na forma particulada e 1,8% como COD<sub>f</sub> após 140 dias (Tab. 7). O maior consumo foi verificado para os fragmentos da planta inteira, tendo 51,1% restado como COP<sub>f</sub> e 1,9% como COD<sub>f</sub>. Observou-se que a formação de gases (CO<sub>2</sub> + CH<sub>4</sub>) para esses rizomas e integrais chegou 24,7 e 46,1%, respectivamente (Fig. 11).

**Tabela 7** - Balanços de carbono na decomposição anaeróbia dos fragmentos de *Scirpus cubensis* e de sua raízes, rizomas e folhas. COT<sub>i</sub> (Carbono Orgânico Particulado inicial); COP<sub>f</sub> (Carbono Orgânico Particulado final); COD<sub>f</sub> (Carbono Orgânico Dissolvido final); CM (Carbono Mineralizado); CID<sub>f</sub> (Carbono Inorgânico final); C-gases (Carbono mineralizado na forma de gases); C-CO<sub>2</sub> (Carbono liberado na forma de CO<sub>2</sub>); Tx. max. CO<sub>2</sub> (Taxa máxima de produção de CO<sub>2</sub>); C-CH<sub>4</sub> (Carbono liberado na forma de CH<sub>4</sub>); Tx. max. CH<sub>4</sub> (Taxa máxima de produção de CH<sub>4</sub>).

	<b>Integral</b>	<b>Raízes</b>	<b>Rizomas</b>	<b>Folhas</b>
<b>COP<sub>i</sub></b> (mg)	2801,3	2939,1	2428,0	2962,7
<b>COP<sub>f</sub></b> (mg)	1432,4	1702,0	1757,6	2028,4
<b>COP<sub>f</sub></b> (%)	51,1	57,9	72,4	68,5
<b>COD<sub>f</sub></b> (%)	1,9	2,5	1,8	3,3
<b>CM</b> (%)	47,0	39,6	25,8	28,2
<b>CID<sub>f</sub></b> (%)	0,9	0,9	1,1	0,5
<b>C<sub>gases</sub></b> (%)	46,1	38,7	24,7	27,7
<b>C-CO<sub>2</sub></b> (%)	19,0	17,0	17,6	24,7
<b>Tx. max. CO<sub>2</sub></b> (mg.g <sup>-1</sup> .dia)	1,9	1,3	0,3	2,4
<b>Tx. max</b> (dia)	71	48	89	2
<b>C-CH<sub>4</sub></b> (%)	27,1	21,7	7,1	3,0
<b>CH<sub>4</sub> início</b> (dia)	24	28	41	44
<b>Tx. max. CH<sub>4</sub></b> (mg.g <sup>-1</sup> .dia)	4,2	2,3	0,9	0,7
<b>Tx. max</b> (dia)	45	56	54	83

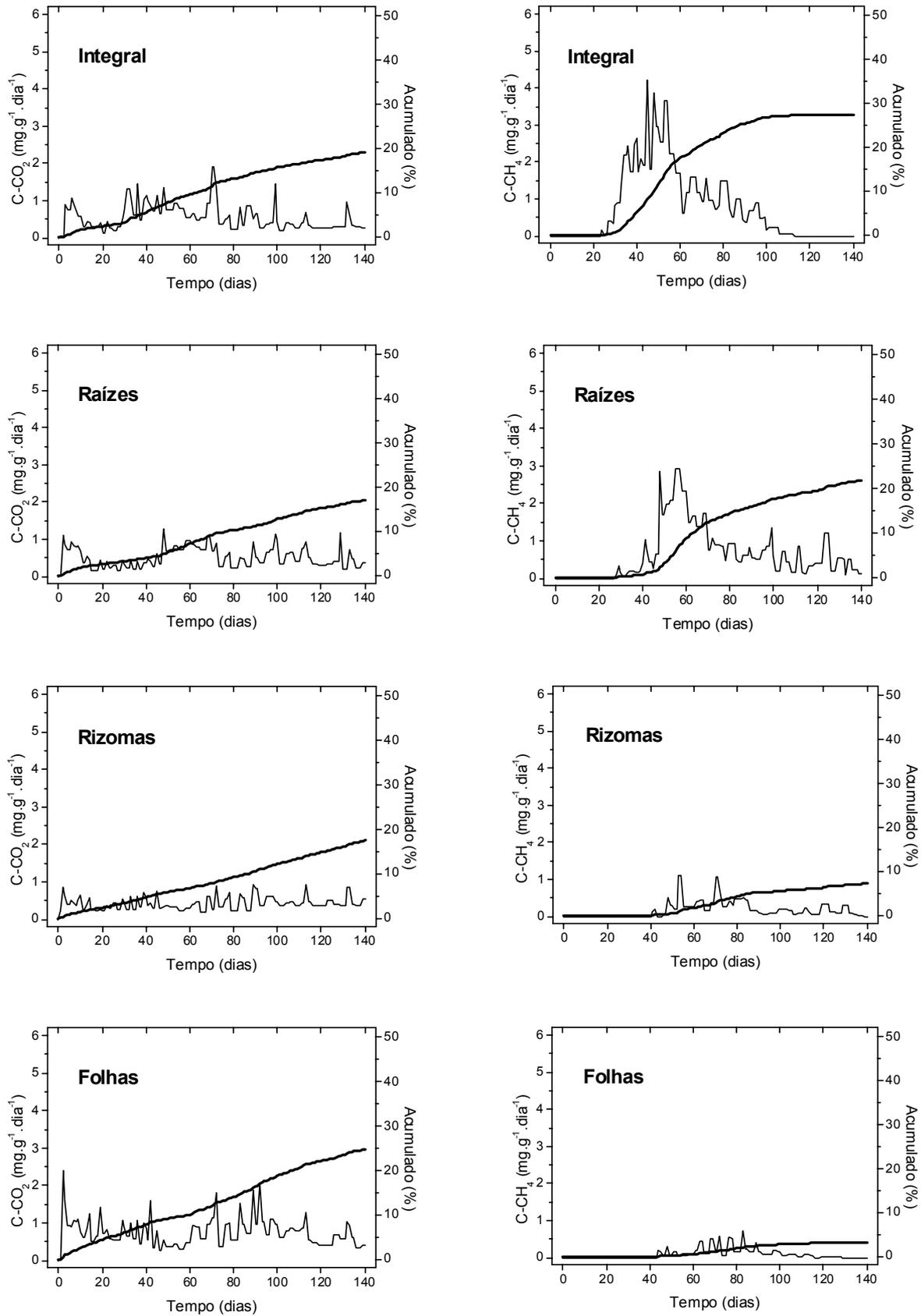


**Figura 11** – Formações de gases (CO<sub>2</sub> + CH<sub>4</sub>) na decomposição anaeróbia de *S. cubensis* (integral, raízes, rizomas e folhas). Rendimentos (linhas grossas), em porcentagem do COP inicial, e taxas diárias de produções (linhas finas), em miligrama por grama de detrito (PSLC) por dia.

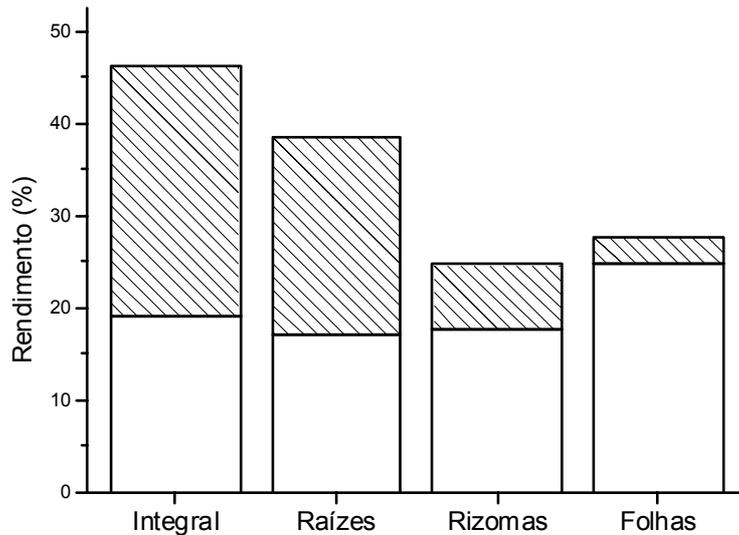
A produção de CO<sub>2</sub> foi maior na decomposição das folhas (24,7%) e menor na das raízes (17,0%) (Tab. 7 e Fig. 12). Para todos os recursos, a produção de CO<sub>2</sub> foi detectada do primeiro ao último dia de experimento, sendo produzido a uma taxa média que variou de 0,5 a 0,8 mg.g<sup>-1</sup>.dia<sup>-1</sup>, para rizomas e folhas, respectivamente. O teste estatístico aplicado indicou que as produções de CO<sub>2</sub> foram significativamente diferentes entre os recursos ( $p \leq 0,0335$ ), podendo apenas ser consideradas iguais nas incubações com rizomas e raízes ( $p = 0,8780$ ).

De modo geral, a produção de CO<sub>2</sub> apresentou duas fases. Na primeira se observaram elevadas taxas de produção (nos dez primeiros dias), seguida por progressiva atenuação do processo até o 20º dia. As taxas médias de produção neste período variaram de 0,4 (rizomas) a 0,9 mg.g<sup>-1</sup>.dia<sup>-1</sup> (folhas). Para a decomposição das folhas, verificou-se a maior taxa de produção de CO<sub>2</sub> na primeira fase, 2,4 mg.g<sup>-1</sup>.dia<sup>-1</sup> (dia 2). Na segunda fase houve novo incremento do processo, tendo alcançado as maiores taxas (exceto para folhas), tendo as taxas máximas variado de 0,3 a 1,9 mg.g<sup>-1</sup>.dia<sup>-1</sup>, para rizomas e integral, respectivamente (dias 89 e 71). As taxas médias de produção nessa fase variaram de 0,4 a 0,7 mg.g<sup>-1</sup>.dia<sup>-1</sup> (rizomas e folhas, respectivamente).

A produção de CH<sub>4</sub> foi detectada em todas as incubações (Fig. 12), variando, porém seu dia de início e rendimento. A metanogênese teve início a partir do 24º dia para as incubações com fragmentos da planta integral e foi a via de mineralização de 27,1% dos seus detritos. Na decomposição das folhas, a produção de CH<sub>4</sub> somente teve início a partir do 44º dia, constituindo-se no destino de apenas 3,0% dos detritos (Tab. 6 e Figs. 12 e 13). O teste estatístico indicou que as produções de CH<sub>4</sub> foram significativamente diferentes entre as incubações ( $p \leq 0,0034$ ). Porém, a metanogênese teve comportamento similar nas diferentes incubações, podendo ser descritas três fases ao longo do período estudado: a primeira compreendeu o período em que o CH<sub>4</sub> não foi detectado; na segunda fase a produção de CH<sub>4</sub> teve início e alcançou as taxas mais elevadas. Estas variaram de 0,7 (83º dia) a 4,2 mg.g<sup>-1</sup>.dia<sup>-1</sup> (45º dia) para folhas e integral, respectivamente; a terceira fase foi caracterizada pelo decréscimo das taxas até o término das produções, que se deram poucos dias antes do final do experimento.



**Figura 12** – CO<sub>2</sub> e CH<sub>4</sub> produzidos na decomposição anaeróbica de *S. cubensis*, de suas raízes, rizomas e folhas; Rendimentos (linhas grossas), em porcentagem do COP inicial, e taxas diárias de produções (linhas finas), em miligrama por grama de detrito (PSLC) por dia.



**Figura 13** – Produção total de CO<sub>2</sub> (sem preenchimento) e CH<sub>4</sub> (linhas diagonais) na decomposição anaeróbia de *S. cubensis* (integral, raízes, rizomas e folhas).

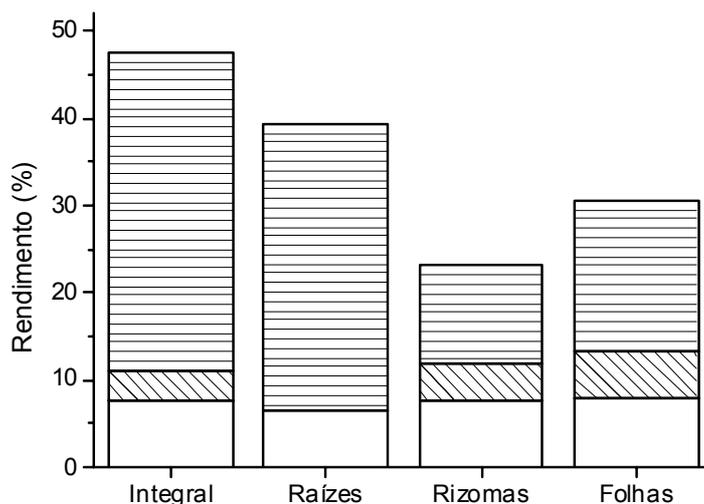
### 3.4.2. Ajuste do modelo cinético

A mineralização do COD (rota CI<sub>2</sub>) foi estatisticamente diferente entre as incubações ( $p \leq 0,001$ ). Esta foi a via de decomposição de 3,3% dos detritos da planta inteira (integral) e 5,5% das folhas (Tab. 8 e Fig. 14). Destaca-se que as raízes tiveram baixos teores de COP<sub>s</sub> (1,8%), sendo este o mesmo valor obtido ao final do experimento, inferindo-se, portanto, que esta fração do detrito não foi mineralizada. Os coeficientes de mineralização para as frações solúveis foram de 0,01 dia<sup>-1</sup> para os integrais e rizomas e de 0,02 dia<sup>-1</sup> para as folhas, enquanto os tempos de meia-vida de mineralização destas frações variaram de 39,1 a 98,3 dias, para folhas e integrais, respectivamente.

**Tabela 8** – Decomposição anaeróbia de *Scirpus cubensis* (integral, raízes, rizomas e folhas). Rendimentos das rotas do modelo cinético (CI<sub>1</sub>, CI<sub>2</sub> e CI<sub>3</sub>), em porcentagem (PSLC); valores de k<sub>t</sub>, k<sub>1</sub>, k<sub>2</sub>, k<sub>3</sub> e k<sub>4</sub> (dia<sup>-1</sup>); tempos de meia-vida (t<sub>1/2</sub>) para o substrato de cada via (dias) e razão entre k<sub>3</sub> e k<sub>4</sub>.

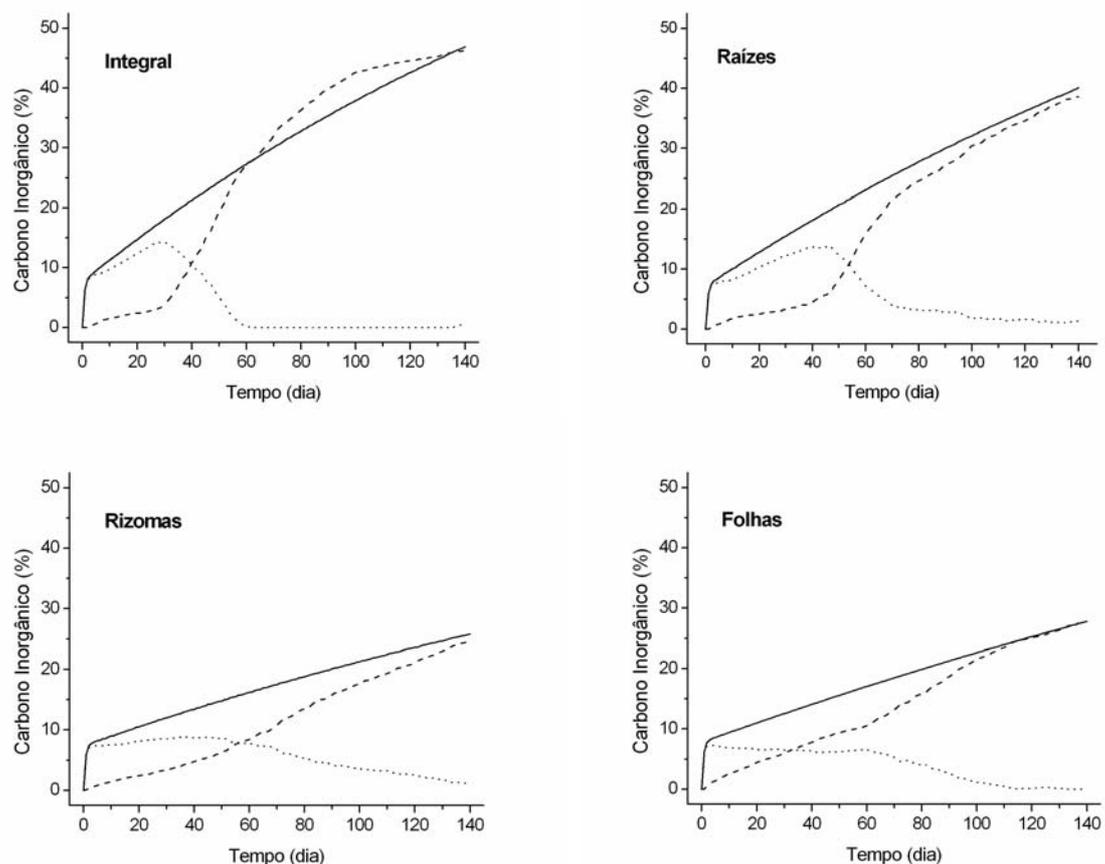
Parâmetro	Integral	Raízes	Rizomas	Folhas
CI <sub>1</sub>	7,7	7,2	7,4	7,8
k <sub>t</sub>	1,50	1,50	1,50	1,50
k <sub>1</sub>	0,58	1,20	0,83	0,85
K <sub>2</sub>	0,92	0,30	0,67	0,65
CI <sub>2</sub>	3,3	0	4,8	5,5
k <sub>3</sub>	0,01	0	0,01	0,02
t <sub>1/2</sub>	98,3	-	57,8	39,1
CI <sub>3</sub>	36,6	32,9	11,3	17,3
k <sub>4</sub>	0,4 x 10 <sup>-2</sup>	0,3 x 10 <sup>-2</sup>	0,1 x 10 <sup>-2</sup>	0,2 x 10 <sup>-2</sup>
t <sub>1/2</sub>	182,0	214,6	694,9	422,2
k <sub>3</sub> /k <sub>4</sub>	1,9	0	12,0	10,8

A mineralização do COP<sub>R</sub> (rota CI<sub>3</sub>) variou de 11,3 a 36,6%, para rizomas e integrais, respectivamente (Tab. 8 e Fig. 14). Para esses mesmos recursos, os coeficientes de mineralização dessa fração do detrito foram de 1,0 e 4,0 x 10<sup>-3</sup> dia<sup>-1</sup>. Os tempos de meia-vida foram de 182,0 (integrais) à 694,9 dias (rizomas). A menor razão k<sub>3</sub>:k<sub>4</sub> foi para o recurso integral (1,9) e a maior para os rizomas (12,0). O teste de análise de variâncias indicou que podem ser consideradas iguais as rotas CI<sub>3</sub> das incubações com integral e raízes (p = 0,3585) e rizomas e folhas (p = 0,3239).



**Figura 14** – Rendimentos das rotas de mineralização CI<sub>1</sub> (sem preenchimento); CI<sub>2</sub> (linhas diagonais) e CI<sub>3</sub> (linhas horizontais) na decomposição anaeróbia de *Scirpus cubensis* (integral, raízes, rizomas e folhas).

Os rendimentos das mineralizações ( $CI_{total}$ ) foram estatisticamente diferentes entre as incubações ( $p \leq 0,0006$ ), sendo consideradas iguais apenas as incubações com rizomas e folhas ( $p = 0,3145$ ). A partir das curvas  $CI_{total}$  foram estimados os CID das incubações conforme descrito na Eq. 12 (seção 2.6). Para os detritos integrais, foram necessários 32 dias de experimento para que os 7,7% de carbono mineralizado nas primeiras 24 horas ( $MOP_L$ ) fossem completamente difundidos para o *head-space*. Para os rizomas, foram necessários 57 dias para a completa difusão dos 7,8% correspondentes a  $MOP_L$  (Fig. 15).



**Figura 15** – Produções de carbono inorgânico total (linha contínua), carbono inorgânico dissolvido (linha pontilhada) e gases difundidos para o *head-space* (linha tracejada) na decomposição anaeróbia de *Scirpus cubensis* (integral, raízes, rizomas e folhas).

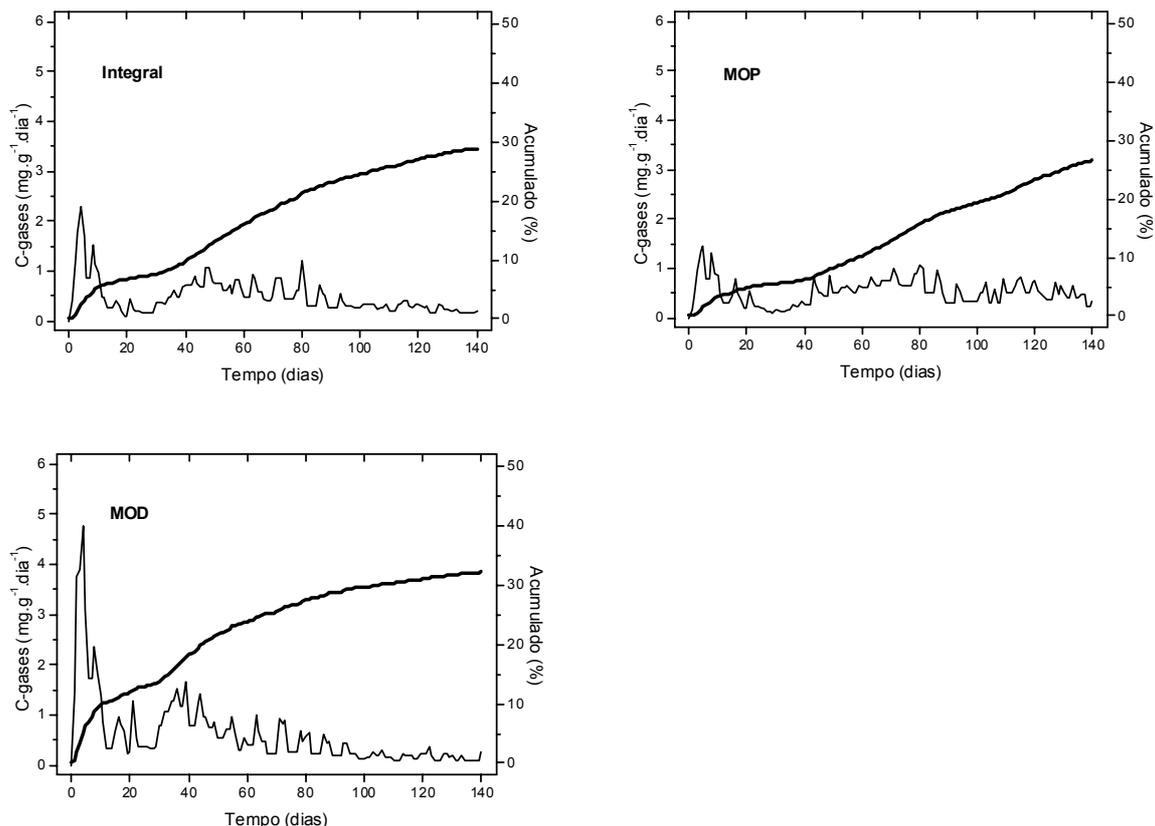
### 3.5. A decomposição de frações dos tecidos vegetais

#### 3.5.1. A decomposição e a produção de gases

A fração particulada (MOP) dos fragmentos de *C. furcata* foi a mais refratária à decomposição, uma vez que 67,8% de seus detritos permaneceram na forma particulada (COP<sub>f</sub>) e 3,6% como COD<sub>f</sub>, ao final de 140 dias (Tab. 9). O maior consumo dos detritos foi verificado nas incubações que continham a fração solúvel dos fragmentos, sendo que 10,1% restaram na forma de COD<sub>f</sub> e 47,3% na forma de COP<sub>f</sub>. As formações de gases (CO<sub>2</sub> + CH<sub>4</sub>) a partir desses mesmos recursos foram, respectivamente, 26,5 e 32,1% (Fig. 16).

**Tabela 9** - Balanços de carbono na decomposição anaeróbia dos fragmentos de *Cabomba furcata* (Integral, MOP e MOD). COP<sub>i</sub> (Carbono Orgânico Particulado inicial); COP<sub>f</sub> (Carbono Orgânico Particulado final); COD<sub>f</sub> (Carbono Orgânico Dissolvido final); CM (Carbono Mineralizado); CID<sub>f</sub> (Carbono Inorgânico final); C-gases (Carbono mineralizado na forma de gases); C-CO<sub>2</sub> (Carbono liberado na forma de CO<sub>2</sub>); Tx. max. CO<sub>2</sub> (Taxa máxima de produção de CO<sub>2</sub>); C-CH<sub>4</sub> (Carbono liberado na forma de CH<sub>4</sub>); Tx. max. CH<sub>4</sub> (Taxa máxima de produção de CH<sub>4</sub>).

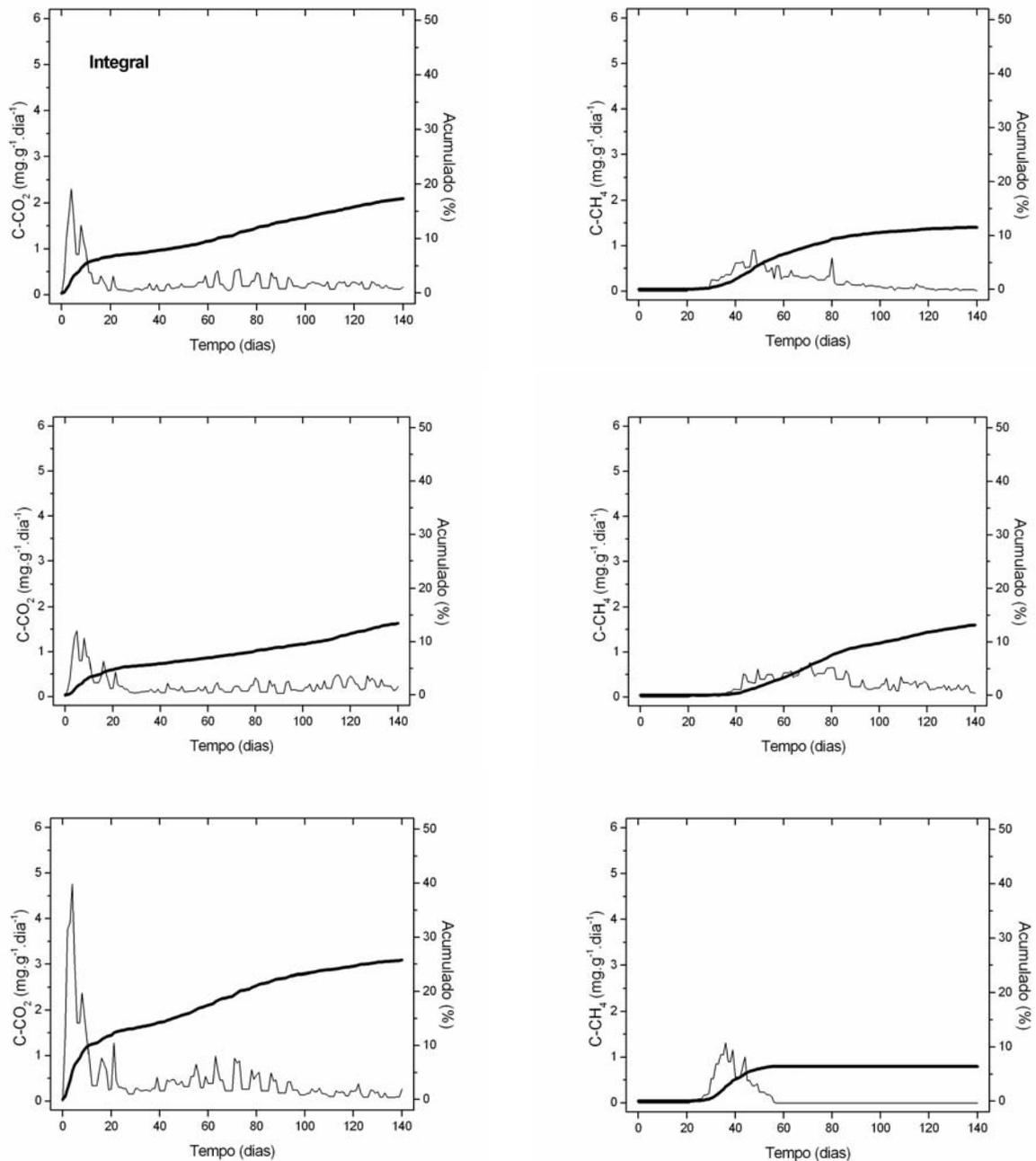
	<b>Integral</b>	<b>MOP</b>	<b>MOD</b>
<b>COP<sub>i</sub></b> (mg)	1875,8*	2190,8*	333,9
<b>COP<sub>f</sub></b> (mg)	1191,6*	1478,2*	157,8
<b>COP<sub>f</sub></b> (%)	63,5	67,8	47,3
<b>COD<sub>f</sub></b> (%)	4,4	3,6	10,1
<b>CM</b> (%)	32,1	28,6	42,6
<b>CID<sub>f</sub></b> (%)	3,2	2,1	10,5
<b>C gases</b> (%)	28,9	26,5	32,1
<b>C-CO<sub>2</sub></b> (%)	17,4	13,5	25,8
<b>Tx. max. CO<sub>2</sub></b> (mg.g <sup>-1</sup> .dia <sup>-1</sup> )	2,3	1,5	4,8
<b>Tx. max</b> (dia)	4	5	4
<b>C-CH<sub>4</sub></b> (%)	11,5	13,0	6,3
<b>CH<sub>4</sub> início</b> (dia)	21	21	28
<b>Tx. max. CH<sub>4</sub></b> (mg.g <sup>-1</sup> .dia <sup>-1</sup> )	0,9	0,8	0,6
<b>Tx. max</b> (dia)	48	71	41



**Figura 16** – Taxas diárias (linhas finas), em miligrama por grama de detrito (PSLC) por dia, e rendimentos totais (linhas grossas) de formação de gases ( $\text{CO}_2 + \text{CH}_4$ ), em porcentagem do carbono orgânico total inicial, na decomposição anaeróbica de *Cabomba furcata* (Integral, MOD e MOP).

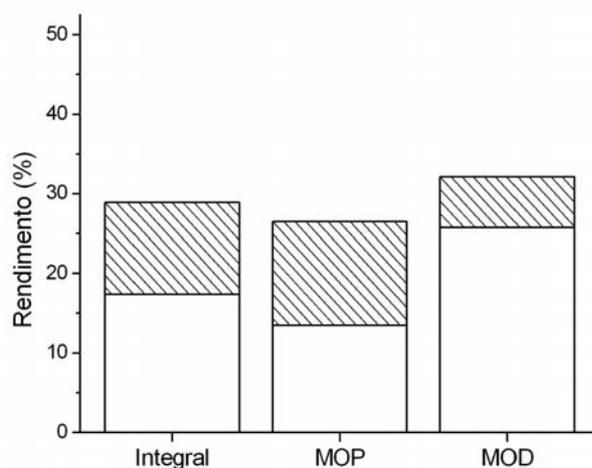
A maior produção de  $\text{CO}_2$  foi verificada na decomposição da MOD (25,8%) e a menor na da MOP (13,5%) (Tab. 9 e Figs. 17 e 18), sendo todas consideradas estatisticamente diferentes. A produção de  $\text{CO}_2$  foi detectada do primeiro ao último dia de experimento para todas as incubações, sendo produzido a uma taxa média que variou de 0,3 a 0,5  $\text{mg.g}^{-1}.\text{dia}^{-1}$ , para MOP e MOD, respectivamente. Da mesma maneira que o observado no experimento com *S. cubensis*, a produção de  $\text{CO}_2$  a partir de *C. furcata* e de suas frações, pôde ser distinta em duas fases. Na primeira fase (aproximados vinte primeiros dias) se observaram taxas mais elevadas de produção, que variaram de 0,3 (MOP) a 0,5  $\text{mg.g}^{-1}.\text{dia}^{-1}$  (MOD). Os picos de produção foram 1,5 (5º dia) e 4,8  $\text{mg.g}^{-1}.\text{dia}^{-1}$  (9º dia), registrados para MOP e MOD, respectivamente. Na segunda fase houve um período de baixas produções, e novo incremento

das taxas, verificado principalmente para as incubações com MOD e Integral. Cabe ressaltar, no entanto, que nessa segunda fase, diferentemente do registrado para *S. cubensis*, as taxas foram muito inferiores às verificadas na primeira fase. As taxas médias de produção nessa fase variaram de 0,6 a 1,6  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$  (MOP e MOD, respectivamente).



**Figura 17** – Taxas diárias e produções totais de  $\text{CO}_2$  e de  $\text{CH}_4$  na decomposição anaeróbica de *Cabomba furcata* (Integral, MOD e MOP).

A produção de CH<sub>4</sub> foi detectada em todas as incubações, variando, porém, seu dia de início e rendimento. Para as incubações que continham MOP e Integral, a metanogênese teve início a partir do 21º dia e representou a mineralização de 13,0 e 11,5 % dos detritos (Tab. 9 e Figs. 17 e 18). Para a decomposição da MOD, a produção de CH<sub>4</sub> teve início a partir do 28º dia e foi a via de decomposição de 6,3% dos detritos. A metanogênese foi considerada estatisticamente igual entre as incubações com MOP e Integral, sendo aquelas com MOD diferentes das demais. A fase metanogênica (segunda fase) foi menor nas incubações com MOD, tendo-se verificado que a produção de CH<sub>4</sub> cessara a partir do 57º dia. As taxas mais elevadas de produção foram de 0,6 (dia 48) a 0,9 mg.g<sup>-1</sup>.dia<sup>-1</sup>, verificados para a decomposição da MOD e Integral, respectivamente.



**Figura 18** – Produções de CO<sub>2</sub> (sem preenchimento) e de CH<sub>4</sub> (linhas diagonais) durante a decomposição anaeróbia de *Cabomba furcata* (Integral, MOD e MOP).

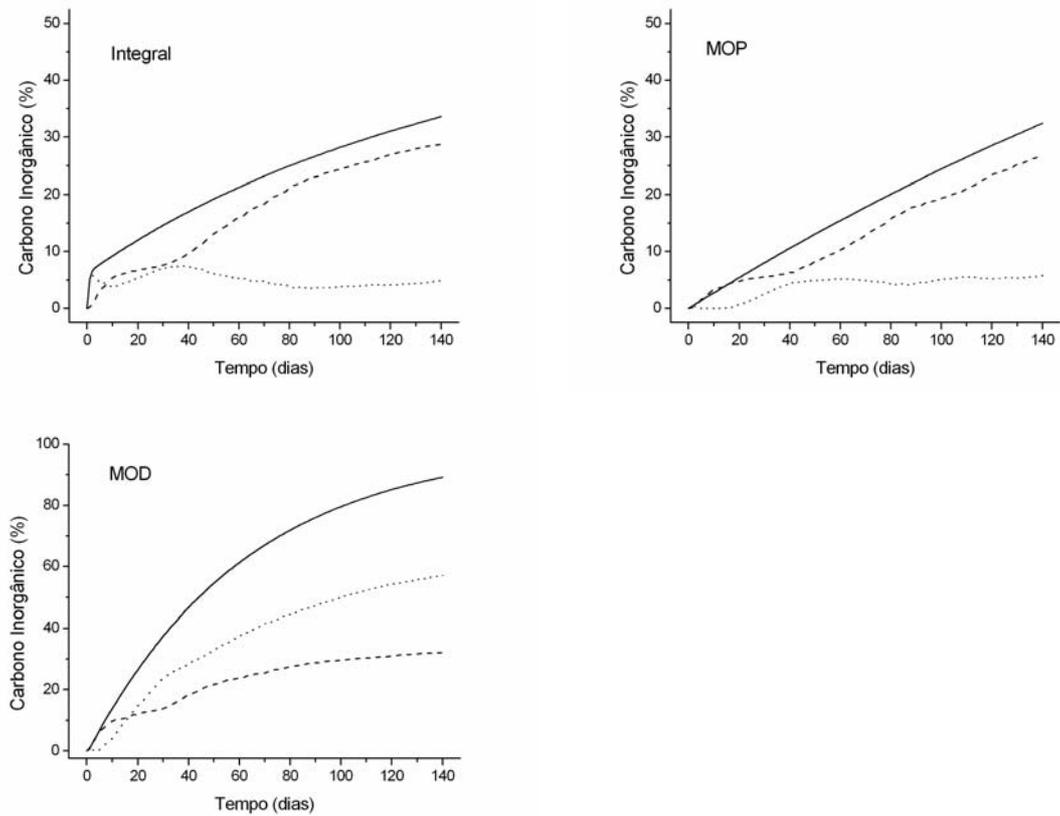
### 3.5.2. Ajuste do modelo cinético

A mineralização do COP<sub>S</sub> (rota CI<sub>2</sub>) foi a via de decomposição de 14,7% dos detritos (Tab. 10). Teve coeficiente de decaimento de 0,01 dia<sup>-1</sup> (k<sub>3</sub>) e meia-vida de 68,9 dias; já a mineralização do COP<sub>R</sub> foi a via de decomposição de 12,6% dos detritos (rota CI<sub>3</sub>). Seu coeficiente de decaimento foi 1,0 x 10<sup>-3</sup> (k<sub>4</sub>), ou seja, cerca de 10 vezes menor que k<sub>3</sub>, tendo meia-vida de 552,2 dias. O coeficiente de decaimento (k<sub>4</sub>) da MOP incubada em separado (equivalente ao k<sub>4</sub> do modelo cinético) foi 0,0028 dia<sup>-1</sup> e seu tempo de meia-vida de 246,6 dias. Já o coeficiente de decaimento da MOD (k<sub>3</sub>) foi 0,016 dia<sup>-1</sup> e sua meia-vida de 42,3 dias (Tab. 10).

**Tabela 10** – Rendimentos das rotas do modelo cinético (CI<sub>1</sub>, CI<sub>2</sub> e CI<sub>3</sub>), em porcentagem (PSLC); valores dos coeficientes de mineralização k<sub>t</sub>, k<sub>1</sub>, k<sub>2</sub>, k<sub>3</sub> e k<sub>4</sub> (dia<sup>-1</sup>); tempos de meia-vida (t<sub>1/2</sub>) para o substrato de cada via (dias) e razão entre k<sub>3</sub> e k<sub>4</sub> na decomposição anaeróbia de *Cabomba furcata* (integral, MOP e MOD).

Parâmetro	Integral	MOP	MOD
CI <sub>1</sub>	6,3	-	-
k <sub>t</sub>	1,5	-	-
k <sub>1</sub>	0,39	-	-
k <sub>2</sub>	1,11	-	-
CI <sub>2</sub>	14,7	-	42,6
k <sub>3</sub>	0,01	-	0,016
t <sub>1/2</sub>	68,9	-	42,3
CI <sub>3</sub>	12,6	28,6	-
k <sub>4</sub>	0,001	0,0028	-
t <sub>1/2</sub>	552,2	246,6	-
k <sub>3</sub> /k <sub>4</sub>	10	-	-

A partir das curvas  $CI_{total}$  estimou-se (por meio da Eq. 12) que foram necessários 16 dias de para que os 6,3% de carbono mineralizado nas primeiras 24 horas ( $MOP_L$ ) de decomposição fossem completamente difundidos para o *head-space* (Fig. 19).

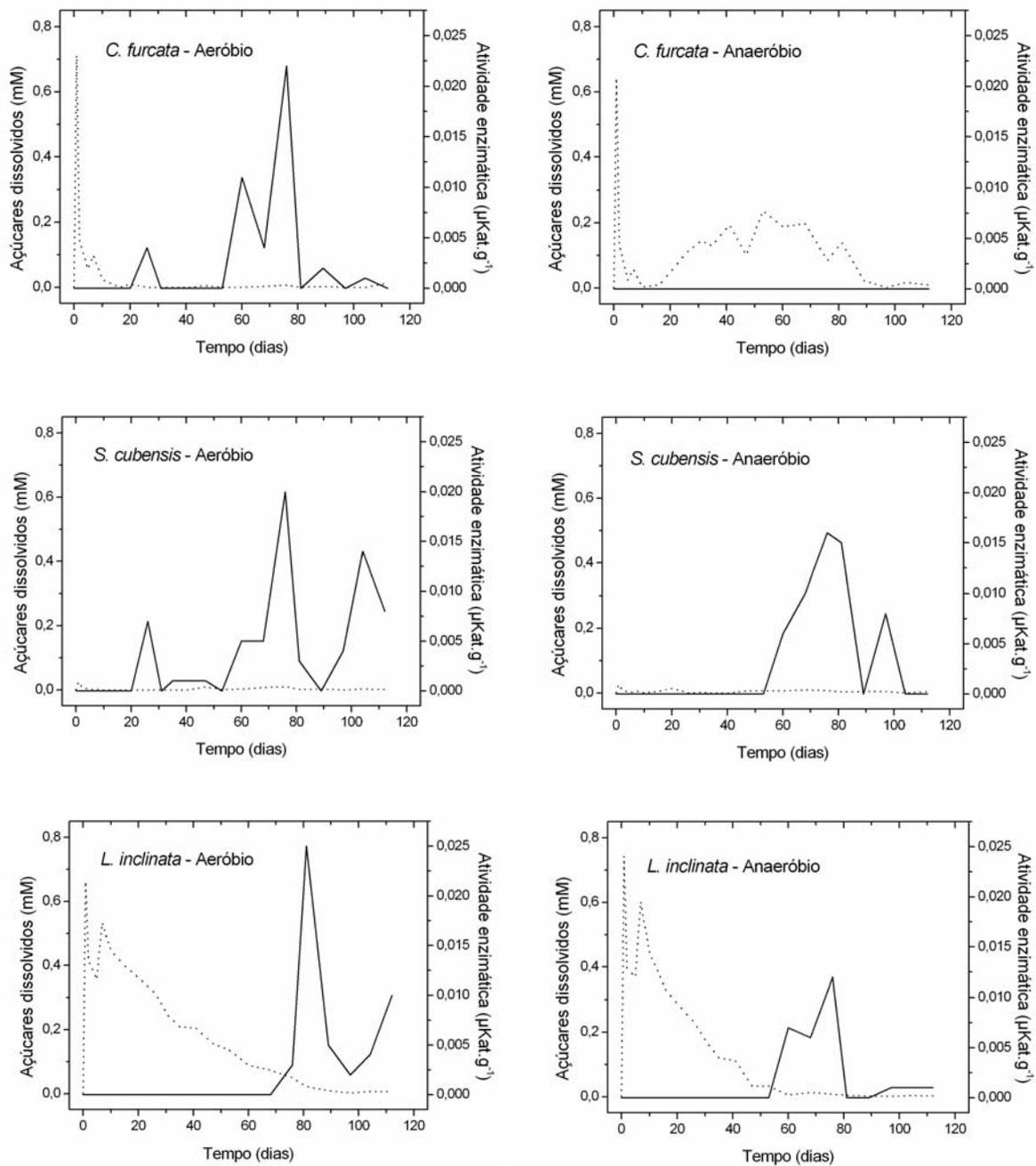


**Figura 19** – Produções de carbono inorgânico total (linha contínua), carbono inorgânico dissolvido (linha pontilhada) e gases difundidos para o *head-space* (linha tracejada) na decomposição anaeróbia de *Cabomba furcata* (Integral, MOP e MOD).

### 3.6. A atividade da xilanase

Nos primeiros dias de decomposição foram verificadas intensas liberações de açúcares redutores nas incubações, conseqüência do processo de lixiviação dos detritos. As quantidades solubilizadas relacionaram-se com a natureza dos detritos, ou seja, com a planta utilizada, não tendo variado nos diferentes tratamentos (aeróbio e anaeróbio). Os detritos de *L. inclinata* foram os que apresentaram, em média, as maiores quantidades de açúcares lixiviados (0,703 mM), valor próximo aos verificados para *C. furcata* (0,677 mM), sendo os de *S. cubensis* os que apresentaram menores dissoluções (0,026 mM). As concentrações de açúcares dissolvidos permaneceram similares entre os tratamentos que continham detritos da mesma planta até aproximadamente o 16º dia para as incubações com *C. furcata*, quando as concentrações permaneceram baixas nas aeróbias e se elevaram nas anaeróbias. As concentrações permaneceram desta maneira até aproximadamente o 89º dia, quando as incubações anaeróbias passaram a ter baixas concentrações de açúcares dissolvidos, semelhante às aeróbias. Para as incubações com *L. inclinata* as concentrações de açúcares começaram a divergir entre os tratamentos a partir do 10º dia, a partir de quando se verificaram maiores quantidades dissolvidas nas incubações aeróbias. Porém, em ambos os tratamentos observou-se a tendência de queda das concentrações que chegaram a 0,002 mM no dia 97 (Fig. 20).

A atividade da xilanase passou a ser detectada a partir do 26º dia nas incubações aeróbias com *C. furcata* e *S. cubensis* (0,004 e 0,007  $\mu\text{kat.g}^{-1}$ ). Nas anaeróbias só foi verificada atividade xilanolítica a partir do 60º dia (Fig. 20), nas incubações com *S. cubensis* e *L. inclinata*, não sendo registrado seu aparecimento em nenhum momento nas incubações com *C. furcata*. A maior atividade foi registrada no 81º dia, nas incubações aeróbias com *L. inclinata* (0,025  $\mu\text{kat.g}^{-1}$ ).



**Figura 20** – Concentrações de açúcares dissolvidos (linhas interrompidas) e atividade da enzima xilanase (linhas contínuas) durante as decomposições aeróbias e anaeróbias de *Cabomba furcata*, *Scirpus cubensis* e *Ludwigia inclinata*.

## 4. Discussão

### 4.1. Efeito da temperatura na decomposição

A comparação das curvas de decomposição indicou diferença significativa entre os tratamentos, sendo verificadas maiores mineralizações nas temperaturas mais elevadas e 1,12 o valor determinado de  $Q_{10}$ . Na fase inicial da decomposição, os processos de lixiviação e de oxidações químicas não foram influenciados pela temperatura. As frações  $COP_{LS}$  de *L. inclinata*, independentemente da temperatura da incubação, corresponderam a 22,3% dos detritos, valor próximo aos cerca de 20,0% verificado por BROCK (1984) para os detritos de *Nymphoides peltata*; semelhante aos 19,5% verificados por FEDERLE & VESTAL (1980) para detritos de *Carex*; e superior aos 13,0% verificados por POLUNIN (1982) para as folhas de *Phragmites*. A independência da lixiviação em relação à temperatura foi também verificada nos trabalhos de PETERSEN & CUMMINS (1974) e CARPENTER (1980). Cabe ressaltar que estudo de lixiviação, realizado por PARK & CHO (2003), nas temperaturas de 7, 20, 30 e 40 °C, verificou incrementos nas velocidades e nos rendimentos da lixiviação dos detritos de *Zizania latifolia* com o aumento da temperatura. BROCK (1984) destacou que a participação de microrganismos nesses processos é pouco efetiva, tendo observado intensa lixiviação de detritos em incubações contendo agentes antibióticos e antifúngicos. Possivelmente o processo de produção de COD esteja mais diretamente relacionado às características intrínsecas dos detritos como: o estágio fenológico das plantas (MANN & WETZEL, 1995), o grau de dessecação do tecido (GESSNER, 1991), o tamanho das partículas (BIANCHINI JR. & ANTONIO, 2003) e seus teores de fibras e de compostos hidrossolúveis (BROCK, 1984).

A temperatura também teve pouca influência no processo de decomposição do COD, uma vez que os valores de  $k_3$  e os rendimentos dessa via ( $CI_2$ ) foram considerados estatisticamente iguais (exceto para 20,1 °C, que foi menor que as demais). Outro indicativo da baixa influência da temperatura nesse processo é o valor de  $Q_{10}$  dos coeficientes de decaimento dessa fração ( $k_3$ ) que foi 1,11. Para o rendimento desta via ( $CI_2$ ), o  $Q_{10}$  foi ainda menor, cerca de 1,04, o que indica que a temperatura teve mais influência na velocidade de consumo do carbono orgânico lixiviado do que no total deste que foi mineralizado. GODSHALK & WETZEL (1978a) destacaram a presença do oxigênio como fator mais efetivo na mineralização dos lixiviados de macrófitas do que a temperatura, tendo verificado maiores consumos destes em incubações aeróbias.

Os experimentos aeróbios com *L. inclinata* apresentaram sensibilidade à temperatura, uma vez que a elevação desta acarretou em incremento nos coeficiente de desoxigenação ( $k_d$ ) e nos montantes de oxigênio consumidos ( $OC_{MAX}$ ). Cabe destacar que as maiores influências se deram nas velocidades do processo, uma vez que o  $Q_{10}$  para os coeficientes de desoxigenação ( $k_d$ ) foi de 2,11, ao passo que para os  $OC_{MAX}$  o  $Q_{10}$  foi de 1,22. Diferentemente do verificado no presente experimento, em experimento realizado com a macrófita *Utricularia breviscapa* não se observou aumento nas velocidades de consumo com a elevação da temperatura, sendo estes inversamente relacionados (CUNHA-SANTINO, 2003). A autora verificou a relação direta apenas entre a temperatura e o oxigênio consumido total, sendo o  $Q_{10}$  igual a 1,89.

Revisão feita por BIANCHINI JR. (2003), à cerca dos valores médios dos coeficientes de decaimento para a fração lixiviada de macrófitas ( $k_3$ ), sob condições anaeróbias, verificou:  $0,187 \pm 0,370 \text{ dia}^{-1}$  para a MOD como um todo;  $0,057 \pm 0,0710 \text{ dia}^{-1}$  para carboidratos solúveis e  $0,069 \pm 0,017 \text{ dia}^{-1}$  para polifenóis lixiviados. Já o presente estudo determinou  $0,009 \text{ dia}^{-1}$  como o maior coeficiente de decaimento da COD de *L. inclinata* (incubações a

25,0 °C). A elevada refratabilidade do lixiviado desta espécie pode estar relacionada principalmente à predominância de compostos de natureza fenólica. Estas substâncias caracterizam-se por terem difícil decomposição, e comumente sofrem condensações químicas, resultando na formação de compostos húmicos (BIANCHINI JR., 1985; CUNHA-SANTINO & BIANCHINI JR., 2003). Neste contexto, estudo de CUNHA-SANTINO & BIANCHINI JR. (2002), à cerca da decomposição anaeróbia de compostos húmicos oriundos de frações lixiviadas de macrófitas aquáticas (21,0 °C por 120 dias), determinou coeficientes de mineralização que foram cerca de 2,5 maiores que os calculados neste estudo. Contudo, deve-se ressaltar que no estudo citado os compostos húmicos representavam o único substrato disponível para a microbiota decompositora, ao passo que no presente experimento a degradação de compostos húmicos foi concorrente ao consumo do COP<sub>R</sub>. Embora esta fração do detrito seja de decomposição lenta, populações microbianas especializadas são capazes de hidrolisá-las enzimaticamente. Possivelmente as fibras de lignocelulose forneceram matrizes mais energeticamente favoráveis, agindo assim, independentemente da temperatura da incubação, de maneira a inibir a utilização dos compostos dissolvidos refratários (húmicos).

A comparação estatística dos parâmetros cinéticos de mineralização do COP<sub>R</sub> (CI<sub>3</sub>) indicou similaridade entre as incubações a 20,1; 25,0 e 29,9 °C. Porém, cabe ressaltar que a comparação desta rota nas incubações a 20,1 e 29,9 °C teve *p* igual a 0,054, valor muito próximo do valor de decisão ( $\alpha = 0,05$ ). A interpretação dos testes estatísticos aplicados à mineralização do COP<sub>R</sub>, permite inferir que a temperatura foi importante nesta via, sendo que o incremento da temperatura influenciou na velocidade da mineralização ( $Q_{10} = 1,63$ ) e no rendimento total do processo ( $Q_{10} = 1,61$ ).

A relação entre a temperatura e a decomposição da MOP foi também verificada em experimento anaeróbio realizado por CUNHA-SANTINO (2003) com *U. breviscapa*. Neste estudo, após 138 dias, as incubações a 30,3 °C tiveram 59,3% de seus detritos mineralizados, valor cerca de duas vezes maior do que o verificado para as incubações a 15,3 °C, influenciando também os valores de  $k_4$  ( $Q_{10} = 1,65$ ). A proximidade entre os valores de  $Q_{10}$  verificados no presente estudo e no de CUNHA-SANTINO (2003) relaciona-se ao fato de este parâmetro ser um indicativo da atividade microbiana decompositora, independentemente de características intrínsecas aos detritos degradados. A partir disso, infere-se que as atividades microbianas anaeróbias na lagoa do Óleo, particularmente as atividades enzimáticas sobre as fibras de lignocelulose, sejam incrementadas com a elevação da temperatura na ordem de 1,6 vezes para cada dez graus Celsius.

LYND *et al.* (2002) destacaram a temperatura como o fator ambiental mais importante na utilização da celulose, tendo verificado que populações microbianas adaptadas à temperaturas mais elevadas têm maior atividade sobre essas fibras, especialmente sobre suas regiões cristalinas. Desse modo, o incremento do consumo dos detritos com a elevação da temperatura pode estar relacionado à aproximação da temperatura ótima para a microbiota decompositora, ou mesmo à mudanças na comunidade microbiana, com a substituição por populações adaptadas a temperaturas mais elevadas. Neste contexto, destaca-se que no estudo de VERMA *et al.* (2003) observou-se uma correlação direta entre a temperatura e o desenvolvimento de populações de fungos, de forma que, segundo os autores, a temperatura seria uma variável chave nas mudanças sazonais de produção e biomassa de fungos.

As produções de CO<sub>2</sub> nas diferentes temperaturas tiveram cinéticas semelhantes, com uma primeira fase de alta produção, seguida por sensível atenuação das taxas. Da mesma forma, YAO & CONRAD (2000) verificaram duas fases na produção de CO<sub>2</sub> em incubações com solos de rizicultura. Os autores destacam a importância dos microrganismos redutores do

Fe (III) na primeira fase, na qual as taxas foram mais elevadas. A segunda fase teria taxas menores em virtude do esgotamento de substratos facilmente degradáveis, bem como do esgotamento dos aceptores de elétrons. Apesar das elevadas taxas verificadas na primeira fase, a maior fração do CO<sub>2</sub> produzido encontrava-se dissolvida nas soluções, sendo verificados de 32 a 95 dias (20,1 e 15,0 °C) para que o CO<sub>2</sub> produzido pela oxidação do COP<sub>L</sub> se difundisse para o *head-space* dos frascos, estando este balanço relacionado à saturação das soluções e ao pH do meio (WETZEL, 1975). As produções de CO<sub>2</sub> foram afetadas negativamente pelo incremento da temperatura, de maneira que as incubações a 20,0 °C geraram cerca de 5% mais CO<sub>2</sub> do que aquelas a 29,9 °C. Este fato pode estar associado à metanogênese, na medida em que o CO<sub>2</sub> é utilizado, juntamente com o H<sup>+</sup>, como um dos principais substratos para a produção de CH<sub>4</sub> (FEY & CONRAD, 2000). Cabe destacar que o decréscimo nas taxas de produção de CO<sub>2</sub> na segunda fase do processo deva estar igualmente relacionado à utilização deste gás pelas arqueas. As taxas mais elevadas de CO<sub>2</sub> verificadas nas incubações a 15,0 °C durante essa segunda fase podem decorrer da insignificante metanogênese nesta temperatura, de tal forma que o CO<sub>2</sub> produzido neste período, ao contrário das demais temperaturas, não foi utilizado na formação de CH<sub>4</sub>.

Da mesma maneira que o verificado por YAO *et al.* (1999), a metanogênese na decomposição de *L. inclinata* também teve três fases. Segundo o modelo conceitual proposto por esses autores, a metanogênese poderia ser separada em: fase de redução (ou fase lag), que compreende o período da adaptação das arqueas, no qual o CH<sub>4</sub> não é produzido; fase metanogênica, onde as condições ambientais são as mais favoráveis e o CH<sub>4</sub> é produzido com taxas elevadas; e fase de *steady-state*, período no qual a metanogênese é atenuada, principalmente devido ao rareamento de substratos e nutrientes. A temperatura foi notadamente importante nas duas primeiras fases. Com o aumento da temperatura em cerca de 15 °C verificou-se uma diminuição da fase lag em até 84 dias; na fase metanogênica

verificou-se que na temperatura mais elevada (29,9 °C) as taxas de produção chegaram a ser até 20 vezes maiores que as obtidas na temperatura mais baixa (15,0 °C).

A produção de metano foi notadamente o processo mais influenciado pela temperatura, uma vez que este processo teve  $Q_{10}$  de 3,17; valor pouco maior foi determinado por CUNHA-SANTINO (2003), em estudo com *Utricularia breviscapa*, que obteve  $Q_{10}$  de 3,66; valor muito inferior aos 1,58 estimados por BITAR (2003) para esse mesmo processo. A metanogênese é freqüentemente apontada como mais sensível à temperatura do que outros processos biológicos. Uma compilação de respostas à temperatura feita por SEGERS (1998) a cerca da produção de  $CH_4$  a partir de solos alagados, indicou que os valores de  $Q_{10}$  determinados foram, em média, de 4,1, ao passo que para a oxidação do  $CH_4$  o  $Q_{10}$  foi 1,9. Segundo estudo de FEY & CONRAD (2000) a temperatura é um dos principais fatores controladores das rotas metabólicas utilizadas na metanogênese, de tal maneira que nas mais baixas (entre 15,0 e 20,0 °C) o acetato é o substrato principal das arqueas; com o aumento da temperatura diminui a formação de  $CH_4$  pela ação das acetoclásticas e cresce a importância do  $CO_2/H_2$  como substrato para as arqueas hidrogenotróficas; ocorre ainda uma maior utilização do propionato como substrato na metanogênese (WU *et al.*, 2001). As temperaturas mais elevadas incrementam a produção de  $CH_4$  na medida em que também favorecem as arqueas na competição por hidrogênio com as bactérias redutoras do sulfato. Cabe destacar ainda que no estudo de CHIN *et al.* (1999), com solos de rizicultura, verificou-se a influência da temperatura na própria estrutura da comunidade de arqueas, tendo os autores observado diferentes populações em incubações a 15 e a 30 °C. De maneira semelhante, no presente estudo, considera-se que a temperatura possa ter agido na seleção das populações arqueas, sendo o incremento da metanogênese verificado a 25 e 29,9 °C devido à presença de populações mais produtivas. Considera-se ainda que a elevação da temperatura possa ter

favorecido as populações existentes pela aproximação da condição ótima para os processos metabólicos envolvidos na metanogênese.

Com base nos resultados obtidos sob condições controladas, infere-se que, na lagoa do Óleo, a temperatura seja um importante fator controlador da metanogênese. Cabe destacar que o CH<sub>4</sub> é liberado para a atmosfera via três rotas: difusão, ebulição e passagem através do aerênquima das macrófitas (CHANTON *et al.*, 1992). Estudo de VAN DET NAT & MIDDELBURG (1998) destaca o papel das macrófitas emergentes na condução do CH<sub>4</sub> na interface entre coluna d'água e atmosfera, tendo verificado o predomínio do fluxo de bolhas apenas em sistemas cujas superfícies não são vegetadas; quando as plantas estão presentes, os transportes via aerênquimas tendem a ser predominantes sobre as demais vias difusivas. Neste contexto, a metanogênese nos sedimentos de lagoas com abundâncias de macrófitas, como as do conjunto da EEJ, possivelmente representa uma importante via de exportação de carbono para a atmosfera. Embora a produção de CO<sub>2</sub> tenha sido maior que a de CH<sub>4</sub> nas quatro temperaturas selecionadas, ressalta-se que esse gás apresenta elevada dissolução na coluna d'água, onde integra o chamado “sistema de carbonatos” (ácido carbônico, carbonatos e bicarbonatos). Aliado a isto, a fotossíntese (fitoplanctônica e de macrófitas aquáticas submersas) representa uma substancial fonte de consumo de CO<sub>2</sub>. Desta maneira, infere-se que mesmo que o CO<sub>2</sub> seja produzido em maior quantidade, parte apreciável do carbono mineralizado por essa via possivelmente mantenha-se no sistema, tanto nas formas dissolvidas quanto na biomassa dos produtores. Cabe destacar que em estudo de BALLESTER & SANTOS (2001) estimou-se que a produção de gases na lagoa do Infernão pode representar a exportação de 2.016 g C.m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup> para a atmosfera, dos quais 1,8% via metanogênese e 98,2% via processos respiratórios. No entanto, ressalta-se que o método utilizado pelos autores na determinação das produções de gases não contemplou a via difusiva do CH<sub>4</sub>

através das macrófitas emergentes, que, de acordo com VAN DET NAT & MIDDELBURG (1998) seria a via principal de exportação desse gás nessas lagoas.

No contexto da produção e exportação de CH<sub>4</sub>, deve-se considerar o processo de oxidação do desse gás, que é realizado pelas bactérias metanotróficas, sob condições aeróbias. Além de o fluxo difusivo através das plantas representar uma via que torna o CH<sub>4</sub> inacessível aos metanotróficos, SEGERS (1998) destacou a temperatura como sendo mais importante na produção (Q<sub>10</sub> = 4,1) do que no consumo do CH<sub>4</sub> (Q<sub>10</sub> = 1,9). Dessa maneira, possivelmente as perdas de carbono para a atmosfera desde os sedimentos da lagoa do Óleo sejam intensificadas nos períodos de temperaturas mais elevadas (> 25 °C) especialmente pela atividade metanogênica.

## 4.2. A decomposição de diferentes partes da planta

A alta produtividade de *S. cubensis* foi atestada em estudo de NOGUEIRA (1989) na lagoa do Infernã, que também faz parte do conjunto de lagoas da EEJ. Nesta lagoa, a biomassa de *S. cubensis* variou de 367 a 1202 gPS m<sup>-2</sup>, sendo o valor máximo registrado em setembro (estação seca). Neste mesmo mês, verificou-se a mais alta produção de detritos dessa macrófita (833,3 gPS m<sup>-2</sup>). Estudo de MOSCHINI-CARLOS (1991) nessa mesma lagoa, registrou valores de biomassa para essa planta ainda maiores, 2467 gPS m<sup>-2</sup> na estação chuvosa. A discrepância entre os valores máximos de biomassa verificados pelos estudos, segundo a própria autora, indica o aumento da população de *S. cubensis* na lagoa entre os períodos de estudo\*. A autora destaca ainda a importância das estruturas submersas de *S. cubensis* no acúmulo de biomassa na estação chuvosa, que chegou a 1691 gPS m<sup>-2</sup>.

---

\* Atualmente a lagoa do Infernã encontra-se completamente coberta por *Scirpus cubensis*.

NEWELL (1993) enfatiza que nos estudos de decomposição de macrófitas deve-se buscar uma aproximação da realidade deste processo na natureza. O autor argumenta que comumente nos estudos se desconsideram os estádios fenológico das plantas, bem como o fato de muitas vezes as estruturas das plantas serem substituídas em épocas distintas. Neste contexto, são escassos os estudos a cerca do período de morte das estruturas de *S. cubensis*, destaca-se o de NOGUEIRA (1989) que observou a morte dos ramos férteis no período após a floração (setembro). Estudo de HEJNY (1960) *apud* MOSCHINI-CARLOS (1991), com a macrófita *Scirpus lacustris*, indicou diferença no tempo de substituição de rizomas e raízes, sendo que os primeiros podem persistir por três anos e as últimas seriam substituídas anualmente.

Quanto à qualidade dos detritos, as principais diferenças verificadas foram nas razões C:N, nos teores de cinza e de compostos hidrossolúveis. As razões C:N variaram de 20,6 (rizomas) até 85,1 (raízes) enquanto que os teores de cinzas, para estas mesmas estruturas, foram 8,6 e 29,7%, respectivamente. Estudo de NOGUEIRA (1989), com essa espécie, verificou que durante o ano os teores de fosfato variaram de 0,07 a 0,15% para as folhas, de 0,08 a 0,18% para as raízes e de 0,07 a 0,2% para rizomas e ramos férteis.

A razão C:N inicial dos tecidos tem sido freqüentemente apontada como uma variável importante para a perda de massa dos detritos, especialmente no período inicial de decomposição (MELILLO *et al.*, 1982; ESTEVES & BARBIERI, 1983), de tal forma que detritos com baixas razões, geralmente, apresentam elevada decomposição. A relação deste fator com a dinâmica da decomposição baseia-se no fato de o nitrogênio ser um importante elemento na constituição protéica dos organismos, estando, dessa forma, o crescimento das populações microbianas condicionado a presença deste nutriente. Porém, nem sempre a razão C:N dos detritos oferece explicação a cerca de seus consumos, de tal maneira que detritos

com maiores razões podem freqüentemente apresentar maiores consumos, como o verificado por GODSHALK & WETZEL (1978c).

Alguns estudos como o de GESSNER & CHAUVET (1994) e o de ROYER & MINSHALL (2001) dedicados à decomposição de folhas de árvores, verificaram que os conteúdos de lignina dos tecidos foram intimamente correlacionados com as taxas de decaimento dos detritos. Os autores de ambos os trabalhos sugerem que a decomposição de folhas não seja limitada pelos nutrientes, de tal forma que parâmetros à cerca dos teores de lignina sejam melhores indicativos da qualidade dos detritos do que medidas baseadas nos seus conteúdos de nitrogênio. Ressalta-se que os teores de nitrogênio das folhas, em ambos os estudos, foram muito próximos aos das estruturas de *S. cubensis*, chegando ainda, para a maioria das espécies, a ser metade dos aqui verificados. Contudo, cabe ressaltar que esses estudos foram realizados *in situ*, com o uso de sacos de decomposição (*litter bags*), sendo que os ambientes possuíam concentrações de nitrato que foram de duas a seis vezes mais elevadas que as registradas na lagoa do Óleo por WISNIEWSKI *et al.* (2000) e, possivelmente, muito mais elevadas que as das incubações preparadas no presente estudo.

As decomposições da celulose e da hemicelulose podem ser limitadas pela presença de lignina, na medida em que essas são revestidas por este polímero, o que dificulta o acesso dos microrganismos produtores de celulases e hemicelulases às fibras (BARIK *et al.*, 2000). Assim, as degradações da celulose e da hemicelulose são dependentes também da hidrólise da lignina, o que faz com que os teores de lignina constituam-se em importante fator controlador do consumo dos detritos (PRESCOTT *et al.*, 2004). O trabalho de GODSHALK & WETZEL (1978c) também destacou a importância de outras características dos detritos, além da razão C:N, como condicionantes das velocidades e rendimentos do processo de decomposição, atribuindo ao arranjo ultraestrutural dos tecidos a resistência dos detritos. Por esta hipótese, as plantas expostas à condições ambientais mais severas (*e. g.* correnteza, ventos, abrasão física)

teriam tecidos mais resistentes, como uma adaptação aos ambientes aos quais estariam submetidas, sendo, dessa forma, seus detritos mais refratários à decomposição. Destaca-se que *S. cubensis* é uma espécie que emerge a partir lâmina d'água, tendo suas raízes, na maioria das vezes, livres ou associadas a substrato composto essencialmente por detritos de macrófitas. A decomposição mais intensa das raízes pode estar associada ao fato destas não terem função de suporte e fixação do vegetal no sedimento ou na zona litorânea, sendo importantes primariamente na absorção de água e nutrientes. De maneira contrária, as folhas são estruturas emergentes, e que não possuem o suporte mecânico oferecido pela água às espécies submersas, estando ainda susceptíveis à ação dos ventos. O fato de não terem função de suporte, permite inferir que as paredes celulares das raízes possuam menores incrustações de lignina se comparadas às folhas e rizomas, sendo esta uma possível causa do maior consumo das raízes em relação às demais estruturas. Esta hipótese é corroborada pelos resultados obtidos a partir do ajuste do modelo cinético, pelo qual verificou-se que as raízes, embora tenham sido as mais degradadas, tiveram apenas uma das rotas com rendimento maior do que as demais: a mineralização do COP<sub>R</sub>. Neste contexto, destaca-se que teve rendimento aproximadamente duas vezes maior para as raízes do que para as folhas e cerca de três vezes maior se comparado com o dos rizomas.

A menor decomposição de estruturas com função de suporte foi igualmente verificada em estudos de ESTEVES & BARBIERI (1983) com pecíolos e folhas de *Nymphoides indica*, DARWICH (1995) com folhas e caules de *Echinocoa polistachya* e GESSNER (2000) com caules e folhas de *Phramites australis*. Estes estudos determinaram coeficientes de decaimento que foram, no mínimo, duas vezes maiores para as folhas em relação à outra estrutura estudada. Utilizando também *P. australis*, estudo de DINKA *et al.* (2004) observaram o consumo de 82 a 90% das folhas enquanto os caules tiveram de 39 a 43% de

consumo, em 33 meses, sendo a degradação das fibras mais intensa na decomposição das folhas.

A diferença no consumo das estruturas de *S. cubensis* pode também estar relacionada aos diferentes conteúdos minerais apresentados por essas estruturas. Neste contexto, destaca-se que o teor de cinzas das raízes foi mais de três vezes maior do que o dos rizomas; este fato, aliado à baixa lixiviação de carbono orgânico dos detritos das raízes (7,2%), permite inferir que os conteúdos protoplasmáticos das células destas estruturas sejam ricos em elementos minerais. Estudo de SCHOENLEIN-CRUSIUS *et al.* (1999) com folhas de *Ficus microcarpa*, *Quercus robur* e *Alchornea triplinervia* observou que a colonização destas por fungos aquáticos foi correlacionada aos conteúdos de íons dos detritos (*e. g.*  $\text{Ca}^{+2}$ ,  $\text{Mg}^{+2}$ ,  $\text{Fe}^{+3}$ ,  $\text{Al}^{+3}$ ,  $\text{Mn}^{+2}$ ,  $\text{Zn}^{+2}$  e  $\text{Na}^{+2}$ ), de modo que os mais ricos nestes elementos apresentaram maiores colonizações, especialmente por Hyphomycetes. Conforme discutido na seção anterior (4.1), os fungos são organismos de grande importância na decomposição das fibras de lignocelulose. A partir disso, pode-se inferir que a maior disponibilidade de minerais tenha sido um fator que corroborou para o maior consumo das raízes, em especial de sua fração particulada refratária.

A presença de micronutrientes tem sido relacionada também à produção de  $\text{CH}_4$ . Estudos de BANIK *et al.* (1996) e BASILIKO & YAVITT (2001) destacaram que a metanogênese foi estimulada pela adição de micronutrientes como níquel, boro, vanádio, ferro, zinco e cobalto. No entanto, a presença de micronutrientes não teve influência sobre as fermentações e respirações anaeróbias, sugerindo que a metanogênese seja o processo mais limitado por elementos-traço. KAESLER & SCHÖNHEIT (1989) destacaram ainda que as arqueas necessitam de no mínimo 1,0 mM de  $\text{Na}^+$  para a formação de ATP a partir da bomba de  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ . Diante do exposto, supõe-se que a maior produção de  $\text{CH}_4$  nas incubações com

detritos provenientes das raízes de *S. cubensis* possa estar relacionada aos maiores conteúdos de minerais nessas estruturas do que nas demais partes da planta.

### 4.3. A decomposição de frações dos tecidos vegetais

As incubações que continham a MOD dos fragmentos de *C. furcata* apresentaram o maior consumo, tendo-se verificado em 140 dias a mineralização de 42,6% do COD<sub>i</sub>, sendo que 10,5% restaram na forma de CID e 32,1 % formaram gases (CO<sub>2</sub> + CH<sub>4</sub>). Porém, a mineralização desta fração pode ser considerada baixa se comparada aos 75,9% decompostos da MOD (125 dias de experimento) da macrófita emergente *Cyperus giganteus* da Lagoa do Óleo (ROMEIRO & BIANCHINI JR., submetido), sendo que cerca de 4,82% restavam como CID e 71,08% foram transformados em CO<sub>2</sub> (não houve produção de CH<sub>4</sub>). Mineralização ainda maior foi verificada em experimento anaeróbio de CUNHA-SANTINO (2003) com o lixiviado da macrófita *Utricularia breviscapa* (flutuante livre), sendo consumidos 84,34% da MOD em 138 dias.

Estudo de McARTHUR & RICHARDSON (2002) com lixiviação de folhas de diferentes espécies de árvores, encontrou grande variação tanto na qualidade da MOD quanto na ação de bactérias decompositoras sobre este substrato. A decomposição do lixiviado de macrófitas aquáticas é dependente da espécie que originou os detritos e também do estágio fenológico dos indivíduos, de maneira que se verificam menores consumos em lixiviados de plantas senescentes, em comparação com as fotossinteticamente ativas (MANN & WETZEL, 1996). Neste contexto, cabe destacar que a macrófita *C. giganteus* possui caule e raízes finos e as folhas são ausentes, sendo o caule a estrutura fotossinteticamente ativa (RODRIGUES & ESTELITA, 2002). A partir disso, a maior mineralização da MOD de *C. giganteus* pode estar relacionada à maior quantidade de moléculas orgânicas facilmente degradáveis (e. g. açúcares) no interior das células do caule. CUNHA-SANTINO & BIANCHINI JR. (2003)

verificaram que as substâncias que em geral compõem os lixiviados de macrófitas possuem diferentes rotas de mineralizações, destacando-se os polifenóis como os componentes mais refratários. Neste contexto, estudo de CAMPOS JR. (1998) com *C. furcata* da lagoa do Infernã detectou elevado conteúdo de polifenóis no lixiviado desta espécie (cerca de 64,8 mg.gPS<sup>-1</sup>), que foi aproximadamente duas vezes maior que o verificado para *S. cubensis* e mais de três vezes o conteúdo de *Salvinia auriculata*. Desta forma, o baixo consumo do lixiviado de *C. furcata* possivelmente relaciona-se ao elevado teor de polifenóis desta espécie.

As diferenças na decomposição dos fragmentos de *C. furcata* (integral) e de suas frações particulada (MOP) e solúvel (MOD) foram evidenciadas já nos primeiros dias de experimento. A estrutura polimérica das fibras de lignocelulose possivelmente contribuiu para que a decomposição de detritos integrais e MOP fosse menor do que a da MOD. As incubações com este último recurso foram marcadas pela elevada produção de CO<sub>2</sub>, sendo a taxa mais elevada de produção deste gás cerca de três vezes maior nessas incubações do que naquelas que continham fibras. Embora a MOD de *C. furcata* tenha apresentado maior mineralização do que os demais recursos, ressalta-se que as incubações com a MOP produziram cerca de duas vezes mais CH<sub>4</sub> do que as com a MOD. Destaca-se ainda que no estudo com *C. giganteus* (ROMEIRO & BIANCHINI JR., submetido) não foi detectada a produção desse gás nas incubações que continham exclusivamente a fração lixiviada dos detritos. À cerca disso, cabe destacar que, a presença de matriz particulada tem sido descrita como importante para a ocorrência da metanogênese (GLISSMANN & CONRAD, 2002; BITAR, 2003; CUNHA-SANTINO, 2003), o que é corroborado pelo presente estudo, uma vez que se verificaram maiores formações de CH<sub>4</sub> nas incubações que continham apenas MOP, sendo a produção ainda maior do que aquelas que possuíam detritos integrais. O que sugere que, além de a MOP ser uma importante fonte de CH<sub>4</sub>, a presença da MOD inibiu a metanogênese.

Nas incubações com MOD, ao final do experimento, verificou-se a formação de agregados, sendo que estes representaram cerca de 47,3% do COD inicial. É importante destacar que o valor do coeficiente de decaimento da MOD ( $k=0,016 \text{ dia}^{-1}$ ) apresentado nos resultados (seção 3.5.2) referiu-se unicamente ao desaparecimento de substrato nas incubações, de maneira que não considerou a formação dos agregados. Dessa forma, considerando-se unicamente a mineralização da MOD (excluindo-se a formação de agregados), os valores do coeficiente de decaimento e tempo de meia-vida desse substrato foram, respectivamente,  $0,006 \text{ dia}^{-1}$  e 174,6 dias. (Tab. 11).

O modelo cinético adotado para a descrição da mineralização dos detritos integrais não contemplou a formação de agregados orgânicos a partir da fração lixiviada, relacionando o desaparecimento de substrato unicamente ao processo de mineralização (formação de carbono inorgânico). A partir disso, pode-se inferir que a mineralização da fração lixiviada dos detritos integrais (rota  $CI_2$ ) foi superestimada, e para que fosse corrigida, foi necessária a subtração da possível porcentagem dessa fração que sofreu agregação: considerando que segundo o modelo cinético, cerca de 75,5% do COD lixiviado dos detritos foi consumido durante o experimento, e inferindo-se que destes, cerca de 47,3% formaram agregados, concluiu-se que a mineralização dessa fração foi de 28,2% (ou 6,2% do conteúdo total de carbono dos detritos). Dessa forma, o valor do  $k_3$  para a mineralização passou a ser  $0,003 \text{ dia}^{-1}$  e o  $t_{1/2}$  220,9 dias (Tab. 11). Como mencionado anteriormente, a mineralização da MOD incubada em separado foi de 42,6% e seu  $k$  foi igual a  $0,006 \text{ dia}^{-1}$ , por estas estimativas concluiu-se que a mineralização da MOD foi mais intensa nas incubações que receberam unicamente este recurso, sendo a sua decomposição inibida pela presença da fração particulada dos detritos.

**Tabela 11** – Correções nos valores de formação de carbono inorgânico (CI), coeficientes de mineralização (k) e nos tempos de meia-vida ( $t_{1/2}$ ).

	<b>Detritos íntegros</b>			
	<b>COD</b>	<b>COP<sub>R</sub></b>	<b>MOD</b>	<b>MOP</b>
<b>CI (%)</b>	28,2	27,3	42,3	28,6
<b>k (dia<sup>-1</sup>)</b>	0,003	0,0023	0,006	0,0028
<b>t<sub>1/2</sub> (dias)</b>	220,9	303,8	113,8	246,7

Estudo de MANN & WETZEL (1996) com lixiviados de diferentes macrófitas, verificou a importância desta fração dos detritos (especialmente de macrófitas submersas) no subsídio ao crescimento e acúmulo de biomassa de microrganismos. Estudos como o de GUPTA *et al.* (1996) e MUN *et al.* (2001) destacam que esta fração do detrito é rica em nutrientes (*e. g.* amônia, fósforo, potássio e cálcio) e em fatores acessórios de crescimento (*e. g.* vitaminas e cofatores), além de possuir compostos orgânicos de baixo peso molecular. À cerca disto, o estudo de KIRCHMAN & RICH (1997) destacou a importância destes compostos para a microbiota, tendo verificado que a adição de amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) acompanhada de glicose ou aminoácidos teve maior eficiência no incremento da produtividade microbiana do que a adição unicamente de  $\text{NH}_4^+$ . No entanto, o verificado no presente experimento não está de acordo com estes autores, possivelmente por este se tratar de experimento de longa duração, no qual os substratos (particulado e dissolvido) permaneceram em contato por 140 dias. A possível inibição de decomposição da fração lixiviada pela presença de matriz particulada também foi indicada no experimento com *L. inclinata* (seção 4.1.). Considera-se que a MOD procedente de macrófitas seja constituída de substrato heterogêneo, que inclui compostos facilmente degradáveis e recalcitrantes, que são indicados como precursores de substâncias húmicas. Possivelmente a presença das fibras inibiu a mineralização dos compostos recalcitrantes, na medida em que estes são substratos que exigem a presença de microrganismos especializados, ao mesmo tempo em que oferece baixo rendimento energético. A MOP, ao contrário, embora possua deposições de lignina, é formada por fibras

de celulose e hemicelulose, que talvez se constituam em substratos mais degradáveis e ricos em energia do que os polifenóis lixiviados. Já nas incubações que receberam apenas lixiviado, a ausência das fibras possivelmente conduziu à seleção da microbiota especializada na decomposição de compostos fenólicos, estando esta livre de competição com demais microrganismos por nutrientes e aceptores de elétrons (*e. g.* nitrato, sulfato).

Aplicando os mesmos cálculos para a fração particulada do detrito, ou seja, descontando-se a porcentagem de carbono que sofreu agregação dos valores de COP<sub>f</sub>, verificou-se o consumo de 27,3% da fração particulada, sendo os valores de *k* e *t*<sub>1/2</sub>, respectivamente, 0,0023 dia<sup>-1</sup> e 303,8 dias. A MOP incubada em separado teve 28,6% de consumo, *k* igual a 0,0028 dia<sup>-1</sup> (*t*<sub>1/2</sub> = 246,7 dias); por esta estimativa supõe-se que a decomposição da fração particulada do detrito também foi depreciada pela presença da MOD nas incubações, porém menos intensamente do que a inibição que causou no consumo da MOD. Estudo de SALA & GÜDE (1999) à cerca da atividade microbiana na decomposição de *Potamogeton pectinatus* identificou que, nos períodos iniciais, a decomposição foi decorrente da atividade de microrganismos livres sobre carboidratos lixiviados; sendo que a partir do desaparecimento destes, iniciou-se a colonização das fibras pelos microrganismos e a utilização dessas como principal fonte energética. No experimento sobre a atividade da xilanase na decomposição das diferentes macrófitas, verificou-se que, independentemente da espécie ou da presença do oxigênio, a detecção de atividade somente ocorreu quando do decréscimo dos açúcares dissolvidos nas incubações, provenientes da lixiviação. Neste contexto, o maior consumo da MOP nas incubações em que esteve isolada da MOD possivelmente relacionou-se à ausência de compostos orgânicos simples lixiviados, que são facilmente assimiláveis pela microbiota.

Provavelmente, as decomposições de MOP e MOD exibiram ainda outras diferenças no que se refere à colonização por microrganismos. De acordo com GROSSARD *et al.* (1998), na formação dos agregados anaeróbios, o tamanho e a qualidade do detrito colonizado são fatores de grande relevância para a atividade decompositora, uma vez que as condições redutoras no interior do agregado são mantidas pela contínua degradação da matéria orgânica, da área superficial disponível para a colonização e o conteúdo de nutrientes do substrato. A agregação microbiana foi descrita também como dependente da qualidade da MOD, sendo que quando da disponibilidade de compostos orgânicos de fácil degradação ocorrem poucas agregações. Porém, quando se acumulam substratos refratários, aumenta a importância dos agregados na mineralização dos detritos (AZÚA *et al.*, 2003). É importante destacar que nos períodos iniciais de decomposição, comumente se verificam baixos valores de pH, decorrentes em grande parte da utilização dos substratos nos processos de fermentação ácida; neste contexto, a atividade metanogênica é inibida uma vez que as arqueas em sua maioria são descritas como neutrófilas. Dessa forma, infere-se que a metanogênese nas incubações com lixiviado teve início somente quando do esgotamento dos substratos facilmente degradáveis; dependendo da formação de agregados entre bactérias e detritos recalcitrantes, para a proteção da acidez do meio. Dessa maneira, a formação de CH<sub>4</sub> foi prejudicada pela refratabilidade dos substratos presentes nos agregados.

#### 4.4. A decomposição das diferentes macrófitas

Pela comparação da decomposição das três espécies de macrófitas, incubadas a 20 °C, verificou-se que a espécie *S. cubensis* foi a mais decomposta, tendo 47,0% de seus detritos consumidos, enquanto *C. furcata* teve 32,1% de consumo. Experimentos de 120 dias com estas mesmas espécies de macrófitas relataram valores de decomposição maiores para *S. cubensis*, cerca de 37% (CAMPOS JR., 1998; CUNHA & BIANCHINI JR., 1999) e menores para *C. furcata*, cerca de 44% (CAMPOS JR., 1998). Dentre as espécies estudadas, *L. inclinata* apresentou a menor decomposição (22,3%). Ainda que o experimento com esta planta tenha durado 200 dias, o valor de mineralização aqui citado foi calculado com base no modelo cinético, a fim de que fosse colocado na mesma base de dias dos demais experimentos (140 dias).

Dentre os experimentos de decomposição anaeróbia de macrófitas aquáticas da lagoa do Óleo, citam-se os realizados por CUNHA-SANTINO (2003) com a espécie submersa *Utricularia breviscapa* (20,8 °C por 138 dias), tendo verificado o consumo de 46,4% dos detritos; BITAR (2003) que verificou decomposição ainda mais intensa para a espécie *Egeria najas* (submersa enraizada), que teve 56,9% de seus detritos consumidos; o mesmo autor, em estudo com a macrófita *Eichhornia azurea*, espécie flutuante enraizada assim como *L. inclinata*, relatou o consumo de 23,4% dos detritos ao final de 140 dias; e ROMEIRO & BIANCHINI JR. (submetido), em estudo com a espécie emergente *Cyperus giganteus*, observaram a perda 20,5% da biomassa dos detritos em 125 dias de incubação a 20 °C.

**Tabela 12** – Comparação entre dados obtidos em estudos de decomposição anaeróbia de macrófitas aquáticas da lagoa do Óleo. Carbono mineralizado (CM), carbono mineralizado na forma de CO<sub>2</sub> (C-CO<sub>2</sub>), carbono mineralizado na forma de CH<sub>4</sub> (C-CH<sub>4</sub>), coeficiente de decaimento do COD (k<sub>3</sub>), mineralização do COD (CI<sub>2</sub>), coeficiente de mineralização do COP<sub>R</sub> (k<sub>4</sub>), mineralização do COP<sub>R</sub> (CI<sub>3</sub>).

	Tipo	CM (%)	C-CO <sub>2</sub> (%)	C-CH <sub>4</sub> (%)	k <sub>3</sub> (dia <sup>-1</sup> )	CI <sub>2</sub> (%)	k <sub>4</sub> (dia <sup>-1</sup> )	CI <sub>3</sub> (%)	Referência
<i>Cabomba furcata</i>	Submersa enraizada	32,1	17,4	11,5	0,01	14,7	0,10 x 10 <sup>-2</sup>	12,6	ESTE ESTUDO
<i>Scirpus cubensis</i>	Emergente livre	47,0	19,0	27,1	0,01	3,3	0,40 x 10 <sup>-2</sup>	36,6	ESTE ESTUDO
<i>Ludwigia inclinata</i>	Flutuante enraizada	25,1	21,9	2,3	0,008	7,8	0,037 x 10 <sup>-2</sup>	2,1	ESTE ESTUDO
<i>Utricularia breviscapa</i>	Flutuante livre	46,4	40,5	0,4	0,0099	14,7	0,28 x 10 <sup>-2</sup>	24,8	CUNHA-SANTINO (2003)
<i>Eichornia azurea</i>	Flutuante enraizada	23,4	2,5	16,6	0,0014	2,4	0,09 x 10 <sup>-2</sup>	9,0	BITAR (2003)
<i>Egeria najas</i>	Submersa Enraizada	56,9	14,5	25,0	0,0025	4,5	0,6 x 10 <sup>-2</sup>	42,1	BITAR (2003)
<i>Cyperus giganteus</i>	Emergente enraizada	20,5	16,5	4,0	-	-	-	-	ROMEIRO & BIANCHINI JR. (submetido)

Os detritos de *L. inclinata*, embora tenham apresentado menor decomposição, tiveram maior conteúdo de compostos orgânicos lábeis do que as outras plantas (COP<sub>L</sub> = 12,7%). Já a fração solúvel foi maior para os detritos *C. furcata* (18%) e menor para *S. cubensis* (5,2%). Neste contexto, cabe destacar que neste estudo a lixiviação dos detritos foi possivelmente intensificada devido ao pré-tratamento das amostras, que envolveu secagem e trituração das plantas. GESSNER & SCHWOERBEL (1989) verificaram que folhas de *Alnus glutinosa* e *Salix fragilis* perdem mais massa se forem previamente secas (aproximadamente 20% no primeiro dia), sendo que a lixiviação de folhas frescas foi praticamente insignificante. Os autores atribuem esse fato principalmente ao rompimento das camadas de revestimento dos vegetais, especialmente a cutícula, bem como o comprometimento da integridade das paredes celulares primárias e secundárias. Os coeficientes de mineralização da fração solúvel dos detritos (k<sub>3</sub>) variaram pouco para os diferentes recursos, sendo de 0,008 dia<sup>-1</sup> para *L. inclinata* e 0,010 dia<sup>-1</sup> para as demais plantas. Valores que podem ser considerados altos se comparados aos obtidos para outras espécies, como 0,001 dia<sup>-1</sup> para *U. breviscapa* (CUNHA-SANTINO,

2003), 0,0014 dia<sup>-1</sup> para *E. azurea* e 0,0025 dia<sup>-1</sup> para *E. najas* (BITAR, 2003). O  $k_3$  para *S. cubensis* foi muito próximo ao determinado por CAMPOS JR. (1998) para o decaimento de carboidratos lixiviados em detritos dessa mesma espécie em meio redutor ( $k_3 = 0,011$  dia<sup>-1</sup>), porém, em incubações com meio neutro, o  $k_3$  foi quase o dobro (0,020 dia<sup>-1</sup>), valor igual ao estimado por CUNHA & BIANCHINI JR. (1998) para carboidratos lixiviados dessa macrófita. Estudo destes mesmos autores, com carboidratos lixiviado de *C. furcata* determinou valor de  $k_3$  de 0,030 dia<sup>-1</sup>.

Os baixos consumos dos detritos de *L. inclinata* possivelmente relacionam-se à sua fração particulada refratária (COP<sub>R</sub>), uma vez que o valor de  $k_4$  obtido para esta espécie foi três vezes menor que o determinado para *C. furcata*, mais de dez vezes menor que o determinado para *S. cubensis*, e até 16 vezes menor que o  $k_4$  de *E. najas* (BITAR, 2003). Em experimento de GODSHALK & WETZEL (1978b) com a MOP de cinco espécies de macrófitas (anaeróbico a 25,0 °C), determinaram-se constantes de decaimento que foram no mínimo 12 vezes maiores que o  $k_4$  calculado para *L. inclinata*, nessa mesma temperatura.

Segundo WETZEL (1979), as macrófitas aquáticas com folhas flutuantes geralmente apresentam decomposição mais rápida do que espécies submersas e flutuantes, sendo as plantas emergentes as mais refratárias, visto que normalmente possuem alto teor de fibras e baixo de nitrogênio. Neste contexto, é preciso ressaltar que, embora a *L. inclinata* seja flutuante, muitas plantas desse gênero são emergentes (*e. g. L. octovalvis, L. leptocarpa, L. sericea, L. uruguayensis, L. peploides*). A partir disso, possivelmente os tecidos de *L. inclinata* possuem comparativamente maiores impregnações de lignina do que outras plantas flutuantes e submersas, o que explicaria a baixa degradabilidade de seus detritos, sendo até menor do que *S. cubensis* que é uma espécie emergente.

## 4. Conclusões

Com base nos procedimentos metodológicos adotados, no presente estudo conclui-se que:

*i)* a temperatura teve influência sobre o rendimento e as taxas de mineralização dos detritos, sendo primariamente mais importante no consumo das fibras de lignocelulose do que na formação e consumo do COD;

*ii)* a elevação da temperatura intensificou a metanogênese, agindo ainda de maneira a abreviar seu início;

*iii)* nos processos aeróbios a temperatura teve influência na velocidade e no consumo total de oxigênio, tendo, porém mais influência nas velocidades de consumo. A comparação entre esse processo e o anaeróbio indica que a metanogênese foi o processo mais influenciado pela temperatura;

*iv)* as partes de *S. cubensis* exibiram diferentes consumos, sendo as raízes as mais facilmente degradáveis. Embora estas não tenham apresentado o maior conteúdo de nitrogênio, o teor de minerais dos detritos possivelmente forneceu o desenvolvimento microbiano e a produção de CH<sub>4</sub>. Aliado a isso, a função de suporte dos tecidos de folhas, ramos férteis e rizomas permite a inferência de possuam maior teor de compostos estruturais, que foram os responsáveis pela menor decomposição dos mesmos;

*v)* a lixiviação dos detritos mostrou-se um importante processo na dinâmica da decomposição, uma vez que os consumos das frações solúvel e particulada tiveram maiores rendimentos quando incubadas em separado. Este comportamento provavelmente relaciona-se com a inibição da utilização das fibras pela presença de materiais orgânicos simples, aliada à

competição entre microrganismos que degradam o material lixiviado refratário e os produtores de enzimas que agem sobre as fibras.

vi) a produção de CH<sub>4</sub> mostrou-se relacionada primariamente à hidrólise das fibras, o que pode indicar que a metanogênese seja diretamente regulada por populações microbianas produtoras de enzimas hidrolíticas; o COD formado na lixiviação forneceu pouco subsídio para a produção de CH<sub>4</sub>, sugerindo que a alta refratabilidade de compostos presentes nos lixiviados agiu como limitante da metanogênese;

vii) as incubações anaeróbias apresentaram pH menor do que as aeróbias, especialmente nos primeiros dias de decomposição, o que pode estar relacionado aos processos fermentativos que possivelmente predominam nesse período;

viii) dentre as plantas estudadas a mais refratária à decomposição foi a espécie flutuante *L. inclinata*, seguida pela submersa *C. furcata*, sendo *S. cubensis* a mais degradada. Neste contexto, esta última espécie pode ser considerada de grande importância como fonte de carbono orgânico para a lagoa do Óleo, pois além de terem maior decomposição, apresentam elevadas taxas de produção primária.

ix) O CO<sub>2</sub> foi o principal produto formado na decomposição de *C. furcata* e *L. inclinata*, ao passo que o CH<sub>4</sub> representou o principal produto na decomposição de *S. cubensis*, tendo sido ainda a espécie que mais produziu este gás dentre todas as macrófitas da lagoa do Óleo já estudadas;

x) as atividades xilanolíticas foram maiores nas incubações aeróbias do que nas anaeróbias, e em ambas, a presença de açúcares redutores liberados pelo processo de lixiviação aparentemente agiu como inibidora da atividade. As produções de CH<sub>4</sub> coincidiram com os períodos de atividade xilanolítica, o que sugere o acoplamento destes dois processos;

xi) a ausência de atividade xilanolítica nas incubações *C. furcata*, associada à presença de açúcares redutores dissolvidos, sugere que a celulose foi o principal substrato utilizado pela microbiota nessas incubações.

## 6. Perspectivas

A partir dos resultados obtidos e das discussões colocadas, considera-se que alguns aspectos abordados ainda carecem de investigação, dentre eles citam-se:

*i)* a relação entre o teor de minerais e o rendimento da decomposição dos detritos, de maneira que se investigue se a disponibilidade destes elementos incrementa o consumo das fibras, mesmo daquelas com elevados teores de lignina;

*ii)* as interações entre a MOP e os açúcares e polifenóis lixiviados dos detritos, a fim de que se estabeleçam as relações de inibições, ou possíveis estímulos, dos consumos desses substratos;

*iii)* a relação entre a utilização das fibras e a metanogênese, de maneira que se conheçam os componentes dos detritos utilizados pelos consórcios microbianos e assim se estabeleçam as etapas que atuam como reguladoras da produção de CH<sub>4</sub>;

## 7. Referências bibliográficas

- AZÚA, I.; UNANUE, M.; AYO, B.; ARTOLOZAGA, I.; ARRIETA, J. M. & IRIBERRI, J. Influence of organic matter quality in the cleavage of polymers by marine bacterial communities. *Journal of Plankton Research*, 25(12) : 1451-1460. 2003.
- BAILEY, M. J.; BIELY, P. & POUTANEN, K. Interlaboratory testing of methods for assay of xylanase activity. *J. Biotechnol.* 23 : 257-270. 1992.
- BALCH, W. E.; FOX, G. E.; MAGRUM, L. T.; WOESE, C. R. & WOLFE, R. S. Methanogenesis: reevaluation of a unique biological group. *Microbial reviews*, 43(2) : 26-296. 1979.
- BALLESTER, M. V. R. & SANTOS, J. E. Biogenic gases (CH<sub>4</sub>, CO<sub>2</sub> e O<sub>2</sub>) distribution in a riverine wetland system. *Oecol. Brasil.* p. 21-32. 2001.
- BANIK S.; SEN M. & SEN S. P. Effects of inorganic fertilizers and micronutrients on methane production from wetland rice (*Oryza sativa* L.). *Biol. Fertility Soils*, 21 : 319–322. 1996.
- BARIK, S. K.; MISHRA, S. & AYYAPPAN, S. Decomposition patterns of unprocessed and processed lignocellulosics in a freshwater fish pond, *Aquatic Ecology*, 34(2) : 185-204. 2000.
- BASILIKO, N. & YAVITT, J. B. Influence of Ni, Co, Fe, and Na additions on methane production in Sphagnum-dominated northern American peatlands. *Biogeochemistry*, 52 : 133–153. 2001.
- BHAT, M. K. & BHAT, S. Cellulose degrading enzymes and their potential industrial applications. *Biotechnol. Adv.* 15 : 583-620. 1997.

BHAT, M. K., & HAZLEWOOD, G. P. Enzymology and other characteristics of cellulases and xylanases. In: BEDFORD, M & PARTRIDGE, G. (Eds.). *Enzymes in Farm Animal Nutrition*. CABI Publishing, Oxon, 2001.

BIANCHINI JR., I. Estudo da humificação de *Nymphoides indica* (L.) O. Kuntze. Tese de Doutorado, Depto. Ciências Biológicas, UFSCar, São Carlos. 1985.

BIANCHINI JR., I. Aspectos do processo de decomposição nos ecossistemas aquáticos continentais. In: POMPÊO, M. L. M. (Ed.). *Perspectivas da Limnologia no Brasil*. Gráfica e Editora União, São Luís, cap. 2, p. 21-43. 1999.

BIANCHINI JR., I. Modelos de crescimento e decomposição de macrófitas aquáticas. In: THOMAZ, S. M. & BINI, L. M. (Eds.). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: Eduem, cap. 4, p 85-126. 2003.

BIANCHINI JR., I. & ANTONIO, R. M. Effect of particle size on the leaching of *Scirpus cubensis* Poepp & Kunth. *Brazilian Journal of Biology*, São Carlos, 63(2) : 195-205. 2003.

BIELY, P. Microbial xylanolytic systems. *Trends in biotechnol.* 3(11) : 286-290. 1985.

BITAR, A. L. Mineralização e formação de gases na degradação de *Eicchornia azurea* Kunth e *Egeria najas* Planch. Tese de Doutorado, PPG-ERN, UFSCar, São Carlos. 2003.

BOETIUS, A.; RAVENSCHLAG, K.; SCHUBERT, C. J.; RICKERT, D.; WIDDEL, F.; GIESEKE, A.; AMANN, R.; JØRGENSEN, B. B.; WITTE, U. & PFANNKUCHE, O. A marine microbial consortium apparently mediating anaerobic oxidation of methane. *Nature*, 407 : 623–626. 2000.

- BROCK, T. C. M. Aspects of the decomposition of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae). *Aquat Bot.* 19: 131-156. 1984.
- CAMARGO, A. F. M. & ESTEVES, F. A. Influence of water level variation on biomass and chemical composition of the aquatic macrophyte *Eichhornia azurea* (Kunth) in an oxbow lake of the Rio Mogi-Guaçu (São Paulo, Brazil). *Archiv Hydrobiol.*, 135, 423-432. 1996.
- CAMPOS JR., J. F. Contribuição ao estudo da decomposição de macrófitas aquáticas da lagoa do Infernã: processo anaeróbio. Dissertação de Mestrado, PPG-ERN, UFSCar. 1998.
- CARPENTER, S. R. Enrichment of Lake Wingra, Wisconsin, by submersed macrophyte decay. *Ecol.*, 61 (5): 1145-1155. 1980.
- CHANTON, J. P.; MARTENS, C. S.; KELLEY, C. A., CRILL, P. M., & SHOWERS, W. J. Methane transport mechanisms and isotopic fractionation in emergent macrophytes of an Alaskan tundra lake. *J. Geophys. Res.* 97(15) : 16681–16688. 1992.
- CHIN, K. J.; LUKOW, T. & CONRAD, R. Effect of temperature on structure and function of the methanogenic archaeal community in an anoxic rice field soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 65 (6), 2341-2349, 1999.
- COSGROVE, D. J. Assembly and enlargement of the primary cell wall in plants. *Annu Rev Cell Dev Biol* 13: 171-201. 1997.
- CUNHA-SANTINO, M. B. & BIANCHINI JR., I. Decomposição aeróbia e anaeróbia de *Salvinia auriculata* da lagoa do Infernã. In: SANTOS, J. E. & PIRES, J. S. R. (Eds.). Estudos integrados em ecossistemas – Estação Ecológica de Jataí. *São Carlos : Rima.*, vol. 2, p. 631-643. 2000

CUNHA-SANTINO, M. B. & BIANCHINI JR., I. Humic substance mineralization in a tropical oxbow lake (São Paulo, Brazil). *Hydrobiol.* 468 : 3-43. 2002.

CUNHA-SANTINO, M. B.; BIANCHINI JR., I. & SERRANO, L. E. F. Aerobic and anaerobic degradation of tannic acid on water samples from Monjolinho reservoir (São Paulo, SP, Brazil). *Braz. J. Biol.*, 62(4) : 585-590. 2002.

CUNHA-SANTINO, M. B. & BIANCHINI JR., I. Oxygen consumption during mineralization of organic compounds in water samples from a small sub-tropical reservoir (Brazil). *Braz. Arch. Biol Technol.* 46, 723-729. 2003.

CUNHA-SANTINO, M. B. Atividade enzimática, cinética e modelagem matemática da decomposição de *Utricularia breviscapa* da lagoa do Óleo (Estação Ecológica de Jataí – Luís Antônio, SP). Tese de Doutorado, PPG-ERN, UFSCar, São Carlos. 1985

DARVILL, A.; McNEIL, M.; ALBERSHEIM, P. & DELMER, D. P. The primary walls of flowering plants. In: TOLBERT, N. E. (Ed). *The Biochemistry of plants. Academy Press, New York*, p. 91-162. 1980.

DARWICH, A. J. Processo de decomposição da *Echinocoa polistachya* (H. B. K.) Hitchcock (Gramínea, Poacea) capim semi-aquático da várzea Amazônica. Manaus. Tese (doutorado) – INPA, 327 p. 1995.

DAVEY, M. E. & O'TOOLE, G. A. Microbial biofilms: from ecology to molecular genetics. *Microbiology and Molecular Biology Reviews.* 64(4) : 847-867. 2000.

DEKKER, R. F, RICHARDS, G. N. Hemicellulases: their occurrence, purification, properties, and mode of action. *Adv Carbohydr Chem Biochem.* 32 : 277–352. 1976.

DEOBALD L. A & CRAWFORD D. L. Lignocellulose biodegradation. In: HURST, C. J.; KNUDSEN, G. R.; STETZENBACH, L. D. & WALTER, M. V. (Eds) *Manual of Environmental Microbiology*. ASM Press, Washington, p 730-737. 1997.

DINKA, M.; ÁGOSTON-SZABÓ, E. & TÓTH, I. Changes in nutrient and fiber content of decomposing *Phragmites australis* litter. *International Review of Hydrobiology*, 89(5) : 519-535. 2004.

DYBKAER, R. The tortuous road to the adoption of katal for the expression of catalytic activity by the General Conference on Weights and Measures. *Clinical Chemistry* 48(3) : 586-590. 2002

ESTEVEZ, F. A. & BARBIERI, R. Dry weight and chemical changes during decomposition of tropical macrophytes in Lobo reservoir. *Aquat. Bot.*, São Paulo, Brazil. 16: 185-186. 1983.

ESTEVEZ, F. A. & CAMARGO, A. F. M. Sobre o papel das macrófitas aquáticas na estocagem e ciclagem de nutrientes. *Acta Limnol. Brasil*, 1 : 273-298. 1986.

FEDERLE, T.W. & VESTAL, J. R. Lignocellulose mineralization by arctic lake sediments in response to nutrient manipulation. *Applied and Environmental Microbiology*, 40 : 32-39. 1980.

FEY, A. & CONRAD, R. Effect of temperature on carbon and electron flow and the archaeal community in methanogenic rice field soil. *Appl. Environ. Microbiol.* 66 : 4790-4797. 2000.

FLEMMING, H. C. Biofilms and environmental protection. *Water Sci. Technol.* 27 : 1-10. 1993.

FREUDENBERG, K. & NEISH, A. C. Constitution and biosynthesis of lignin. *Springer, Berlin*. 1968.

GESSNER, M. O. Differences in processing dynamics of fresh and air-dried leaf litter in a stream ecosystem. *Freshwat. Biol.* 26 : 387-398. 1991.

GESSNER, M. O. & CHAUVET, E. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology*, 75 : 1807-1817. 1994.

GESSNER, M. O. & SCHWOERBEL, J. Leaching kinetics of fresh leaf-litter with implications for the current concept of leaf-processing in streams. *Archiv für Hydrobiologie* 115 : 81-90. 1989.

GLISSMANN, K. & CONRAD, R. Saccharolytic activity and its role as a limiting step in methane formation during the anaerobic degradation of rice straw in rice paddy soil. *Biology and Fertility of Soils*, 35(1) : 62-67. 2002.

GODSHALK, G. L. & WETZEL, R. G. Decomposition of aquatic angiosperms. (I). Dissolved components. *Aquat. Bot.*, 5, 281–300. 1978a

GODSHALK, G. L. & WETZEL, R. G. Decomposition of aquatic angiosperms. (II). Particulate components. *Aquat. Bot.*, 5, 301–327. 1978b.

GODSHALK, G. L. & WETZEL, R. G. Decomposition of aquatic angiosperms. (III). *Zoostera marina* L. and a conceptual model of decomposition. *Aquat. Bot.*, 5, 329–354. 1978c.

GROSSART, H. P.; BERMAN, T.; SIMON, M. & POHLMANN, K. Occurrence and microbial dynamics of macroscopic organic aggregates (lake snow) in Lake Kinneret, Israel, in fall. *Aquat Microb Ecol* 14 : 59–67. 1998.

GÜNTZEL, A. M.; ROCHA, O.; ESPÍNDOLA, E. L. G. & RIETZLER, A. C. Diversidade do zooplâncton de lagoas marginais do rio Mogi-Guaçu: I. Rotifera. In: SANTOS, J. E. & PIRES, J. S. R. (Eds.). *Estação Ecológica de Jataí. São Carlos : Rima*. p. 537-557. 2000.

GUPTA, M. K.; SHRIVASTAVA, P. & SINGHAL, P. K. Decomposition of Young water hyacinth leaves in lake water. *Hydrobiol.*, 335: 33-41. 1996.

HARTLEY, R. D. & FORD, C. W. Phenolic constituents of plant cell walls and wall biodegradability. In: LEWIS, N. G., PAICE, M. G. (Eds.). *Plant Cell Wall Polymers: Biogenesis and Biodegradation. American Chemical Society, Washington, DC*, pp. 137–145. 1989.

HEJNY (1960) *apud* MOSCHINI-CARLOS, V. Aspectos ecológicos da associação vegetal de *Scirpus cubensis* na Lagoa do Infernã - SP. Dissertação de Mestrado, PPG-ERN, UFSCar. 1991.

HIEBER, M. & GESSNER, M. O. Contribution of stream detritivores, fungi and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology*, 83 : 1026-1038. 2002.

JOLY, A. B. Botânica: Introdução à taxonomia vegetal. *Ed. Nacional. São Paulo*, 777 p. 1975.

JUNK, W. J. & PIEDADE, M. T. F. Biomass and primary production of herbaceous plant communities in the Amazon floodplain. *Hydrobiologia*, 263: 155-162. 1993.

KAESLER, B. & SCHÖNHEIT, P. The sodium cycle in methanogenesis: CO<sub>2</sub> reduction to the formaldehyde level in methanogenic bacteria is driven by a primary electrochemical

potential of Na<sup>+</sup> generated by formaldehyde reduction to CH<sub>4</sub>. *Eur. J. Biochem.* 186 : 309–316. 1989.

KIRCHMAN, D. L. & RICH, J. H. Regulation of bacterial growth rates by dissolved organic carbon and temperature in the equatorial Pacific Ocean. *Microb. Ecol.* 33 : 11-17. 1997.

KUEHN, K. A.; GESSNER, M. O.; WETZEL, R. G. & SUBERKROPP, K. Decomposition and CO<sub>2</sub> evolution from standing litter of the emergent macrophyte *Erianthus giganteus*. *Microb. Ecol.*, 38, 50-57. 1999.

LENS, P. N. L.; DE BEER, D.; CRONENBERG, C. C. H.; HOUWEN, F. P.; OTTENGRAEF, S. P. P. & VERSTRAETE, W. Heterogeneous distribution of microbial activity in methanogenic aggregates: pH and glucose microprofiles. *Appl. Environ. Microbiol.* 59 : 3803-3815. 1993.

LETTINGA, G. Anaerobic digestion and wastewater treatment systems. *Antonie Leeuwenhoek.* 67 : 3-28. 1995.

LOVLEY, R. D. & KLUG, M. J. Intermediary Metabolism of Organic Matter in the Sediments of a Eutrophic Lake. *Appl Environ Microbiol.*; 43(3) : 552-560. 1982.

LOUSIER J. D. & PARKINSON, D. Litter decomposition in a cool temperate deciduous forest. *Can. J. Bot.* 54 : 419-436. 1976.

LYND, L. R.; WEIMER, P. J.; VAN ZYL, W. H. & ISAK, S. Microbial Cellulose Utilization: Fundamentals and Biotechnology. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 66 : 506–577. 2002.

MALHERBE, S. & CLOETE, T. E. Lignocellulose biodegradation: Fundamentals and applications. *Reviews in Environmental Science & Bio/Technology* 1 : 105-114. 2002.

- MACLEOD, F. A.; GUIOT, S. R. & COSTERTON, J. W. Layered structure of bacterial aggregates produced in an upflow anaerobic sludge bed and filter reactor. *Appl. Environ. Microbiol.* 56 : 1598-1607. 1990.
- MANN, C. J. & WETZEL, R. G. Dissolved organic carbon and its utilization in a riverine wetland ecosystem. *Biogeochem.*, 31 : 99-120. 1996.
- MCARTHUR, M. D. & RICHARDSON, J. S. Microbial utilization of dissolved organic carbon leached from riparian litterfall. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59 : 1668-1676. 2002.
- MEGONIGAL, J.P., M.E. HINES, M. E. & VISSCHER, P. T. Anaerobic Metabolism: Linkages to Trace Gases and Aerobic Processes. In: SCHLESINGER, W. H. (Ed.). *Biogeochemistry*. Elsevier-Pergamon, Oxford, UK. p. 317-424. 2004.
- MELILLO, J. M.; ABER, J. & MURATORE, J. F. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63 : 621-626. 1982.
- MOSCHINI-CARLOS, V. Aspectos ecológicos da associação vegetal de *Scirpus cubensis* na Lagoa do Infernã - SP. Dissertação de Mestrado, PPG-ERN, UFSCar. 1991.
- MUELLER-HARVEY, I.; HARTLEY, R. D.; HARRIS, P. J.; CURZON, E. H. Linkage of *p*-coumaryl and feruloyl groups to cell wall polysaccharides of barley straw. *Carbohydr. Res.* 148 : 71-85. 1986
- MUN, H. T.; NAMGUNG, J. & KIM, J. H. Decay rate and changes of nutrients during the decomposition of *Zizania latifolia*. *Korean J. Ecol.* 24 : 81-85. 2001.
- NEIFF, J. J. Aspects of primary productivity in the lower Paraná and Paraguay riverine system. *Acta Limnol. Brasil.*, 3 : 77-113. 1990.

- NELSON, N. A photometric adaptation of Somogyi method for the determination of glucose. *J. Biol. Chem.* 153 : 375-380. 1944.
- NEWELL, S. Y. Decomposition of shoots of a salt-marsh grass. *Adv. Microb. Ecol.* 13 : 301-326. 1993.
- NOGUEIRA, F. M. B. Importância das macrófitas aquáticas *Eichhornia azurea* e *Scirpus cubensis* na ciclagem de nutrientes e nas principais características limnológicas da Lagoa do Infernã (SP). Dissertação de mestrado, PPG-ERN, UFSCar, São Carlos, SP, 147 p. 1989.
- NOGUEIRA, F. M. B. & ESTEVES, F. A. Variação temporal da biomassa de duas espécies de macrófitas aquáticas em uma lagoa marginal do rio Mogi-Guaçu (SP). *Acta Limnol. Brasil.*, 3 : 617-632. 1990.
- NUSSLEIN, B., CHIN, K. J., ECKERT, W. AND CONRAD, R. Evidence for anaerobic syntrophic acetate oxidation during methane production in the profundal sediment of subtropical Lake Kinneret (Israel). *Environ. Microbiol.* 3 : 460-70. 2001.
- PALM, C. A. & ROLAND, A. P. A minimum dataset for characterization of plant quality for decomposition. In: CADISH, G. & GILLER, K. E. (Eds.) Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition. *CAB International, Cambridge.* p 379-392. 1997.
- 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. Bio. Sci.* 7 : 289-294. 2003.
- PENHA, J. M. F., DA SILVA, C. J. & BIANCHINI JÚNIOR, I. Productivity of the aquatic macrophyte *Pontederia lanceolata* Nvtt. (Pontederiaceae) on floodplains of the Pantanal Mato-grossense, Brazil. *Wetl. Ecol. Manag.*, 7(3) : 155-163. 1999.

PETERSEN, R. C. & CUMMINS, K. W. Leaf processing in a woodland stream. *Freshwat. Biol.* 4 : 343–368. 1974.

PHELPS, T. J. & ZEIKUS, J. G. Influence of pH on terminal carbon metabolism in anoxic sediments from a mildly acidic lake. *Appl. Environ. Microbiol.* 48: 1088–1095. 1984.

POLUNIN, N. V. C. Processes contributing to the decay of reed (*Phragmites australis*) litter in fresh water. *Arch Hydrobiol.* 94 : 182–209. 1982.

POMPÊO, M. L. M., HENRY, R. & MOSCHINI-CARLOS, V., Influência do nível da água na biomassa de *Echinochloa polystachya* (Poaceae) no Reservatório de Jurumirim (São Paulo, Brasil). *Rev. Bras. Biol.*, 61(1) : 19-26. 2001.

PRESCOTT, C. E.; VESTERDAL, L.; PRESTON, C. M. & SIMARD, S. W. Influence of initial chemistry on decomposition of foliar litter in contrasting forest types in British Columbia. *Can. J. For. Res.*, 34(8) : 1714-1729. 2004.

PULS, J. Chemistry and biochemistry of hemicellulose structure and enzymes required for hydrolysis. *Macromol. Symp.* 120-183 p. 1997.

RODRIGUES, A. C. & ESTELITA, M. E. M. Primary and secondary development of *Cyperus giganteus* Vahl. rhizome (Cyperaceae). *Rev. Bras. Bot.*, 25 : 251-258. 2002.

ROMEIRO, F. & BIANCHINI JR., I., Cinéticas da mineralização anaeróbia de *Cyperus giganteus* da Lagoa do Óleo. In: SANTOS, J. E. & PIRES, J. S. R. (Eds.). Estação Ecológica de Jataí – Estudos Integrados em Ecossistemas, vol. 3, *RiMa*, São Carlos–SP. (submetido).

RONCERO M. B.; TORRES A. L.; COLOM J. F. & VIDAL, T. Effect of xylanase on ozone bleaching kinetics and properties of Eucalyptus kraft pulp. *J. Chem. Technol. Biotechnol.* 78(10): 1023-1031. 2003.

ROYER, T. V. & MINSHALL, G. W. Effects of nutrient enrichment and leaf quality on the breakdown of leaves in a hardwater stream. *Freshwat. Biol.* 46 (5) : 603-610. 2001.

SALA, M. M. & GUDE, H. Role of protozoans on the microbial ectoenzymatic activity during the degradation of macrophytes. *Aquat. Microb. Ecol.* 20 : 75-82. 1999.

SANTEGOEDS, C. M., DAMGAARD, L. R.; HESSELINK, G.; ZOPFI, J.; LENS, P.; MUYZER, G. & DE BEER, D. Distribution of sulfate-reducing and methanogenic bacteria in anaerobic aggregates determined by microsensor and molecular analysis. *Appl. Environ. Microbiol.* 65 : 4618-4629. 1999.

SCHOENLEIN-CRUSIUS, I. H.; PIRES-ZOTTARELLI, C. L. A. & MILANEZ, A. I. Interaction between the mineral content and the occurrence number of aquatic fungi in leaves submerged in a stream in the Atlantic rainforest, São Paulo, Brazil. *Rev. bras. Bot.*, 22(2) : 133-139. 1999.

SEGERS, R. Methane production and methane consumption: a review of processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochem.*, 41 : 23-51. 1998.

SEKIGUCHI, Y.; KAMAGATA, Y.; NIKAMURA, K.; OHASHI, A. & HARADA, H. Fluorescence in situ hybridization using 16S rRNA-targeted oligonucleotides reveals location of methanogens and selected uncultured bacteria in mesophilic and thermophilic sludge granules. *Appl. Environ. Microbiol.* 65 : 1280-1288. 1999.

SMITH, K. F.; SIMPSON, R. J.; ORAM, R. N.; LOWE, K. F.; KELLY, K. B.; EVANS, P. M. & HUMPHREYS, M. O. Seasonal variation in the herbage yield and nutritive value of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) cultivars with high or normal herbage water-soluble carbohydrate concentrations grown in three contrasting Australian diary environments. *Aust J Exp Agric*, 38 : 821-830. 1998.

STATSOFT, INC., 1995. Statistica for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2300 East 14th Street, Tulsa OK.

STEPHENSON, M. & STICKLAND, L. H. CVII. Hydrogenase. III. The bacterial formation of methane by the reduction of one carbon compounds by molecular hydrogen. *Biochem. J.*, 27 : 1517-1527. 1933.

UFFEN, R. L. Xylan degradation: a glimpse at microbial diversity. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 19: 1-6. 1997.

VAN DER NAT, F.-J. W. A., MIDDELBURG, J. J., VAN METEREN, D., AND WIELEMAKERS, A. Diel methane emission patterns from *Scirpus lacustris* and *Phragmites australis*. *Biogeochem*, 41 :1-22. 1998.

VERMA, B.; ROBARTS, R. D. & HEADLEY, J. V. Seasonal changes in fungal production and biomass on standing dead *Scirpus lacustris* litter in a northern prairie wetland. *Appl. Environ. Microbiol.* 69(2) : 1043–1050. 2003.

VIIKARI, L.; KANTELINEN, A.; SUNDQUISTAND, J. & LINKO, M. Xylanases in bleaching: from an idea to the industry. *FEMS Microbiol.*, 13 : 335-350. 1994.

VOGELS, G. D.; KELTJENS, J. T. & VAN DER DRIFT, C. Biochemistry of methane production. In: ZEHNDER A. J. B. (ed). *Biology of anaerobic microorganisms. John Wiley & Sons*. 1988.

VRBA, J.; CALLIERI, C.; BITTL, T.; ŠIMEK, K.; BERTONI, R.; FILANDR, P.,; HARTMAN, P.; HEJZLAR, J.; MACEK, M. & NEDOMA, J. Are bacteria the major producers of extracellular glycolytic enzymes in aquatic environments? *Internat. Rev. Hydrobiol.* 89(1) : 102 - 117. 2004.

WETZEL, R. G. *Limnology. Saunders Company, Philadelphia*, 1975.

WETZEL, R. G. The role of the littoral zone and detritus in lake metabolism. *Ach. Hydrobiol. Beih. Ergbn. Limnol.* 13 : 145-161. 1979.

WETZEL, R. G. Land-water interfaces: metabolic and limnological regulators. *Verh. Int. Ver. Limno.*, 24 : 6-24. 1990.

WETZEL, R. G. Death, detritus and energy flow in aquatic ecosystems. *Fresh. Biol.* 33 : 83-89. 1995.

WIDDEL, F. Growth of methanogenic bacteria in pure culture with 2-propanol and others alcohols as hydrogen donor. *Appl. Environ. Microbiol.*, 51 : 1056-1062. 1986.

WISNIEWSKI, M. J. S.; ROCHA, O.; RIETZLER, A. C. & ESPÍNDOLA, E. L. G.,  
Diversidade do zooplâncton de lagoas marginais do rio Mogi-Guaçu: II. Cladocera (Crustácea, Brachiopoda). In: SANTOS, J. E. & PIRES, J. S. R. (Eds.). *Estação Ecológica de Jataí. São Carlos : Rima*. p. 559-58. 2000.

WOESE, C. R.; KANDLER, O. & WHEELIS, M. L. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archea, Bacteria e Eucarya. *Proc. Nati. Acad. Sci. USA*. 87 : 4576-4579. 1990.

WOLFE, R. S. An historical overview of methanogenesis. In: FERRY, J. G. (Ed.). *Methanogenesis. Chapman & Hall, London*, p. 1-32. 1993.

WU, W. M.; JAIN, M. K. & ZEIKUS, J. G. Formation of fatty acid degrading, anaerobic granules by defined species. *Appl. Environ. Microbiol.* 62 : 2037-2044. 1996.

WU, X. L.; CHIN, K. J.; STUBNER, A. & CONRAD, R. Functional patterns and temperature response of cellulose-fermenting microbial cultures containing different methanogenic communities. *App. Microbiol. Biotechnol.* 56 : 212-219. 2001.

YAO, H.; CONRAD, R.; WASSMANN, R. & NEUE, H. U. Effect of soil characteristics on sequential reduction in sixteen rice paddy soils from China, the Philippines, and Italy. *Biogeochem.* 47 : 269-295. 1999.

YAO, H. & CONRAD. R. Effect of temperature on reduction of iron and production of carbon dioxide and methane in anoxic wetland rice soils. *Biol. Fertil. Soils.* 32 : 135–141. 2000.