

AS ROTAS DE LIBERAÇÃO DO CARBONO DOS DETRITOS DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS

Irineu Bianchini Jr.^{1, 2*} & Marcela Bianchessi da Cunha-Santino¹

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos. Rodovia Washington Luiz, km 235. Cx. Postal 676. 13565-905. São Carlos, SP, Brasil.

²Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos. Rodovia Washington Luiz, km 235. Cx. Postal 676. 13565-905. São Carlos, SP, Brasil.

* E-mail: pmbc@iris.ufscar.br

RESUMO

Nesse estudo discutem-se eventos relativos à liberação do carbono (*e.x.* CO₂, CH₄, COD) durante a decomposição das macrófitas aquáticas. Foi realizada uma breve compilação para examinar a variação dos teores de carbono dessas plantas. Os processos de mineralização são discutidos em função de fatores controladores dos sistemas aquáticos continentais (*ex.* temperatura, disponibilidade de oxigênio dissolvido). Propõe-se ainda, um modelo cinético que descreve e compara as velocidades dos processos de mineralização dos diferentes componentes dos detritos. Pelo modelo adotado, concluiu-se que a mineralização possui, no geral, três rotas que envolvem diferentes proporções de carbono. A rota predominante (oxidação dos compostos orgânicos refratários particulados; *i.e.* fibras) é a mais lenta (tempo médio de meia vida: 88 dias); as mineralizações dos compostos orgânicos dissolvidos e lábeis envolvem menos carbono (*ca.* 29,7%) e constituem-se em processos de curto prazo.

Palavras-chave: Mineralização, decomposição, modelos matemáticos, COD, COP, detritos.

ABSTRACT

THE RELEASE PATHWAYS OF CARBON FROM DETRITUS OF AQUATIC MACROPHYTES. Herein, processes linked to the release of the carbon (*e.g.* CO₂, CH₄, DOC) from decomposition of aquatic macrophytes are discussed. A brief compilation of other studies was made to verify the variation of carbon contents in the plant tissues, and carbon mineralization processes were discussed in face of the conditioning factors that usually operate at continental aquatic systems (*e.g.* temperature, availability of dissolved oxygen). A kinetic model was proposed to describe and compare the rate of mineralization of released detritus. The mineralization generally follows three different pathways, each one involving different amounts of carbon. The predominant pathway – oxidation of particulate refractory organic compounds, like fibers – is the slowest pathway, with a mean half-time of 88 days. The mineralization of soluble and labile organic compounds seem to involve less carbon (*ca.* 29.7%), and takes place faster.

Keywords: Mineralization, decomposition, mathematical models, DOC, POC, detritus.

INTRODUÇÃO

Em geral, as regiões litorâneas dos sistemas lacustres abrigam diversas espécies de macrófitas aquáticas. Definem-se tais organismos como plantas aquáticas fanerógamas e pertencentes ao grupo das plantas superiores vascularizadas (Cook *et al.* 1974). Contudo, segundo o Programa Internacional de Biologia (IBP), é usual incluírem-se entre as hidrófitas espécies de macroalgas, pteridófitas e briófitas. Os modos pelos quais as espécies de macrófitas aquáticas respondem aos fatores abióticos, em conjunto com os efeitos das relações intra e interespecí-

ficas, determinam as bases da diversidade e abundância das comunidades. A importância desses organismos não se restringe apenas na produtividade (Best *et al.* 2001), no seu papel como barreira física ou em suas interações com a fauna. As macrófitas aquáticas também interferem na oxigenação da água circundante e na ciclagem de compostos orgânicos e inorgânicos; podem se constituir na principal fonte autóctone de detritos das regiões litorâneas (Rooney & Kalff 2000), respondendo por até 50% da adução de matéria orgânica e de nutrientes para o sistema aquático (Wetzel 2001). Nesse contexto, este trabalho discute eventos ligados à liberação do carbono

durante a decomposição das macrófitas, em função de fatores condicionantes que usualmente predominam nos sistemas aquáticos continentais. Propõe-se ainda, um modelo cinético para descrever e comparar as velocidades dos processos de mineralização dos diferentes componentes dos detritos.

A COMPOSIÇÃO QUÍMICA DAS MACRÓFITAS AQUÁTICAS

Devido à ampla capacidade de exploração de ambientes (*i.e.* plantas emersas, submersas, flutuantes e folhas-flutuantes) e por incluírem diversos tipos de vegetais a composição química das macrófitas aquáticas é variada, pois dependendo da estratégia de sobrevivência há a necessidade diferenciada da produção de estruturas de sustentação (p. ex. lignina, celulose), pecíolos, raízes, aerênquimas, etc. De acordo com uma compilação efetuada por Joyce (1993), as plantas aquáticas possuem em média (em base de massa seca) 41% de carbono, 14% de cinzas, 2,26% de nitrogênio e 0,25% de fósforo. Os resultados do levantamento realizado neste estudo (n=45; Tabela I) foram similares aos previamente registrados. Por essa nova compilação, que privilegiou espécies com ocorrência em região Neotropical, verificou-se que em média, as macrófitas aquáticas apresentam 39% de carbono, 1,9% de nitrogênio e 0,26% de fósforo. Notou-se, também, que as amplitudes de variação dos elementos foram elevadas (C: de 26,4 a 50,2%; N: de 0,72 a 3,8%; P: de 0,06 a 1,17%). Nesse contexto, uma comparação direta da composição química das espécies é dificultada pela baixa uniformidade das plantas. Em adição, grande amplitude de variação pode ser verificada na composição química de uma mesma espécie, evidenciando, entre outros, os efeitos das variações ambientais (p. ex. estado trófico) e do estágio fenológico das plantas. Contudo, de acordo com os resultados obtidos (Joyce 1993) (Tabela I), no que concerne às estimativas dos teores de carbono dos tecidos vegetais e dos detritos das macrófitas aquáticas (em base de massa seca), a adoção do valor de 40% é razoável.

AS ROTAS DE MINERALIZAÇÃO DAS MACRÓFITAS AQUÁTICAS

Nos ecossistemas aquáticos, os estoques de matéria orgânica encontram-se distribuídos nas biomassas

dos organismos e dos detritos. Detrito pode ser definido como todo material orgânico não vivo, incluindo tipos distintos de tecidos, estruturas e organismos vegetais (ex. folhas, troncos, raízes, macrófitas aquáticas e algas), tecidos animais em decomposição, microrganismos mortos e excrementos, como também produtos excretados, secretados ou exsudados (p. ex. polímeros extracelulares, néctar, lixiviados de raízes e mucilagem; Moore *et al.* 2004) ou a matéria orgânica aduzida de fontes externas ao ecossistema (Wetzel 1990). O acúmulo de detritos é, normalmente, regulado pela quantidade de material aduzido no sistema e sua taxa de decomposição (Pieczynska 1993). Desse modo, os processos de produção primária das zonas litorâneas podem exercer influências importantes nas características químicas da água, na dinâmica e no metabolismo dos sistemas aquáticos continentais (Shrestha & Janauer 2000).

Com base na predominância do carbono na composição das macrófitas (Tabela I), os seus detritos podem ser basicamente classificados em duas categorias: (i) carbono orgânico dissolvido (COD) e (ii) carbono orgânico particulado (COP). Após a senescência das plantas, com as perdas da integridade dos tecidos, componentes do citoplasma podem ser rapidamente dissolvidos e liberados (Cunha-Santino & Bianchini Jr. 2000). Dessa forma, quantidades apreciáveis de COD são lixiviadas nas primeiras etapas da decomposição. Em paralelo, nessa fase ocorrem, ainda, oxidações (químicas e biológicas) e assimilações biológicas de compostos muito reativos (ex. carboidratos, polifenóis, aminoácidos), denominados “lábeis”; essas substâncias podem tanto compor o COP quanto o COD. O COP constitui-se essencialmente de compostos de difícil ruptura, tais como: lignina, celulose, hemicelulose (*i.e.* fibras). Por apresentarem baixas taxas de decomposição, esses compostos refratários são usualmente acumulados, convertendo-se em possíveis precursores dos compostos húmicos; contudo, nos sistemas aquáticos tropicais, os rendimentos da mineralização (conversão dos recursos orgânicos em inorgânicos; ex. catabolismo) tendem a superar os da humificação (Bianchini Jr. *et al.* 2004). As conversões de partes dos tecidos das plantas aquáticas (*i.e.* lixiviados) em COD são de extrema importância, pois tais compostos interpodem as transferências de carbono orgânico para os microrganismos da coluna d’água e para os aderidos nos

Tabela I. Teores de nitrogênio, fósforo e carbono dos tecidos de macrófitas aquáticas. Os resultados estão apresentados em base de massa seca.
 Table I. Amount of nitrogen, phosphorous and carbon in tissues of aquatic macrophyte. Results are based on dry weight.

Macrófita aquática	N (%)	P (%)	C (%)	Autor
<i>Antinoria agrostidea</i>	1,34	0,16	43,20	Fernández-Alález <i>et al.</i> 1999
<i>Baldellia ranunculoides</i>	2,21	0,15	38,26	Fernández-Alález <i>et al.</i> 1999
<i>Cabomba piauhyensis</i>	-	-	31,53	Peret & Bianchini Jr. 2004
<i>Cabomba furcata</i>	-	-	30,23	não publicado
<i>Castalia odorata</i>	2,78	0,27	41,29	Welch 1935
<i>Ceratophyllum</i> sp	3,30	0,47	43,25	Lancaster <i>et al.</i> 1971
<i>Chara</i> sp	0,72	0,06	27,33	Welch 1935
<i>Cladophora</i> sp	2,91	0,32	34,16	Welch 1935
<i>Cyperus giganteus</i>	-	-	43,91	Peret & Bianchini Jr. 2004
<i>Egeria najas</i>	-	-	35,13	Peret & Bianchini Jr. 2004
<i>Egeria najas</i>	-	-	34,36	não publicado
<i>Eichhornia azurea</i>	-	-	42,77	Peret & Bianchini Jr. 2004
<i>Eichhornia crassipes</i>	1,61	0,31	34,90	Parra & Hortenstine 1974
<i>Eichhornia crassipes</i>	1,20	0,40	38,60	Parra & Hortenstine 1976
<i>Eichhornia crassipes</i>	2,00	0,26	38,55	Henry-Silva 2005
<i>Eleocharis palustris</i>	1,58	0,13	42,49	Fernández-Alález <i>et al.</i> 1999
<i>Elodea</i> sp	2,60	0,43	43,11	Lancaster <i>et al.</i> 1971
<i>Glyceria fluitans</i>	1,14	0,19	43,55	Fernández-Alález <i>et al.</i> 1999
<i>Juncus heterophyllus</i>	1,11	0,09	43,20	Fernández-Alález <i>et al.</i> 1999
<i>Juncus effusus</i>	1,14	0,13	44,57	Boyd 1971, Ho 1979
<i>Justicia americana</i>	2,02	0,12	38,41	Boyd 1968, 1969
<i>Lagarosiphon</i>	2,90	0,35	43,25	Lancaster <i>et al.</i> 1971
<i>Lagarosiphon</i>	3,80	0,74	32,60	Lancaster <i>et al.</i> 1971
<i>Litorella uniflora</i>	1,86	0,12	38,96	Fernández-Alález <i>et al.</i> 1999
<i>Ludwigia inclinata</i>	-	-	40,85	não publicado
<i>Miriophyllum</i>	3,00	1,17	36,87	Welch 1935
<i>Miriophyllum alterniflorum</i>	2,13	0,17	39,32	Fernández-Alález <i>et al.</i> 1999
<i>Najas</i> sp	-	-	35,99	não publicado
<i>Nymphaea elegans</i>	3,36	-	42,30	Ikusima & Gentil 1996
<i>Pistia stratiotes</i>	2,40	0,38	37,69	Henry-Silva 2005
<i>Polygonum amphibium</i>	1,30	0,18	43,20	Fernández-Alález <i>et al.</i> 1999
<i>Potamogeton</i> sp	1,28	0,13	41,19	Welch 1935
<i>Potamogeton natans</i>	1,54	0,11	43,20	Fernández-Alález <i>et al.</i> 1999
<i>Potamogeton trichoides</i>	2,29	0,24	41,44	Fernández-Alález <i>et al.</i> 1999
<i>Phragmites communis</i>	1,50	0,15	39,71	Stewart 1970, NAS 1971
<i>Oxycarium cubense</i>	-	-	38,01	não publicado
<i>Salvinia auriculata</i>	0,84	0,21	26,37	Williams 1956
<i>Salvinia auriculata</i>	-	-	40,08	Peret & Binchini Jr. 2004
<i>Salvinia auriculata</i>	-	-	32,82	Cunha-Santino & Bianchini Jr. 2006b
<i>Scirpus cubensis</i>	-	-	40,15	Peret & Bianchini Jr. 2004
<i>Scirpus cubensis</i>	1,20	-	47,30	Romeiro & Bianchini Jr. 2006
<i>Scirpus fluitans</i>	1,78	0,17	42,14	Fernández-Alález <i>et al.</i> 1999
<i>Scirpus lacustris</i>	0,91	0,11	44,26	Fernández-Alález <i>et al.</i> 1999
<i>Scirpus subterminalis</i>	1,10		30,00	Boon <i>et al.</i> 1982
<i>Ricciocarpus natans</i>	-	-	33,80	não publicado
<i>Typha domingensis</i>	-	-	50,20	Cunha-Santino & Bianchini Jr. 2006c
<i>Typha latifolia</i>	1,37	0,21	45,91	Boyd & Hess 1970
<i>Typha latifolia</i>	1,50	0,18	43,29	Boyd 1968, Stewart 1970
<i>Utricularia breviscapa</i>	-	-	32,58	Peret & Bianchini Jr. 2004
<i>Utricularia breviscapa</i>	-	-	33,36	Cunha-Santino & Bianchini Jr. 2006b
<i>Vallisneria</i> sp	1,89	0,23	34,79	Welch 1935
Média	1,86	0,26	39,01	Presente estudo
Desvio Padrão	0,79	0,22	5,21	
Média	2,26	0,25	41,06	Joyce 1993
Desvio Padrão	0,14	0,02	0,71	

dejetos particulados (Sala & Güde 1999). Por outro lado, as contribuições dos lixiviados das plantas aquáticas para a formação de húmus são relativamente pequenas ou insignificantes (Cunha & Bianchini Jr. 2001). As transformações bioquímicas do COD e COP de origem vegetal, que ocorrem por meio do metabolismo microbiano, são fundamentais para as dinâmicas dos ciclos do carbono e de nutrientes e para o fluxo de energia dos ecossistemas aquáticos (Wetzel 1995). Além de substrato energético, o COD pode ser assimilado por bactérias e convertido em biomassa (COP), nessa forma torna-se disponível para as cadeias alimentares através do *elo microbiano* (Azam *et al.* 1993). A quantidade de energia que flui através do elo microbiano pode ser igual ou mesmo exceder a da tradicional cadeia trófica, subsidiada pelos produtores primários (Wetzel 1995). Assim, os detritos podem alterar a dinâmica e a estrutura trófica das comunidades aquáticas, apresentando potencial para a manutenção de uma grande diversidade de espécies (Moore *et al.* 2004). A análise dos eventos descritos permite notar que, no geral, as perdas de massa dos detritos das macrófitas aquáticas são constituídas por processos (reações químicas e biológicas) rápidos (*i.e.* formação do COD, oxidações dos compostos lábeis) e lentos (*i.e.* oxidações do COP).

Fatores relativos à qualidade dos detritos (ex. composição química e morfologia estrutural, relação C:N:P, tamanho e origem) alteram as taxas de decomposição das macrófitas aquáticas (Bianchini Jr. 2003). Os detritos são metabolizados tanto na presença, quanto na ausência de oxigênio e, normalmente, os processos aeróbios de decomposição são mais rápidos (Davis & Cornwell 1991). A disponibilidade dos aceptores de elétrons determina, por sua vez, as rotas metabólicas pelas quais os compostos serão processados e conseqüentemente, os tipos de produtos finais. Quando disponível, o oxigênio é o principal aceptor de elétrons e os produtos finais do metabolismo aeróbio são principalmente gás carbônico, água e material celular. Durante a mineralização aeróbia ocorrem, portanto, pressões sobre a disponibilidade de oxigênio dissolvido, afetando desta forma, o balanço de oxigênio nos ecossistemas aquáticos. Na ausência ou escassez de oxigênio, as degradações das plantas aquáticas podem ocorrer utilizando outros compostos como aceptores de elétrons (NO_3^- , SO_4^{2-}). Nesse caso, tais processos (definidos como respiração

anaeróbia) geram como produtos finais CO_2 , N_2 e H_2S . Nos processos fermentativos o carbono orgânico é parcialmente metabolizado, acumulando-se na forma de compostos intermediários (p. ex. ácidos orgânicos, metanol) e os aceptores de elétrons são compostos orgânicos (Schlegel 1975). Com relação a fermentação, o CH_4 e o CO_2 são os dois produtos finais predominantes e resultam da ação de vários grupos de microrganismos. Dentre os fatores controladores da metanogênese em ambientes aquáticos citam-se: i) a disponibilidade de aceptores de elétrons; ii) a quantidade e qualidade dos detritos; iii) a temperatura e iv) o pH (Kiene 1991).

Vários métodos têm sido empregados para avaliar o processo de ciclagem do carbono desde a decomposição de macrófitas aquáticas. Dentre os métodos indiretos citam-se o consumo de oxigênio e as evoluções de dióxido de carbono e metano. Em relação aos métodos diretos, o mais freqüente constitui-se na avaliação temporal da perda de massa dos detritos. Para tanto, utilizam-se sacos de decomposição (*litterbags*) para experimentos realizados *in situ* ou câmaras de decomposição, caso o experimento seja realizado *in vitro* (Thomaz *et al.* 2004). Diversos modelos matemáticos têm sido utilizados para descrever os processos de decomposição. De acordo com Cunha-Santino & Bianchini Jr. (2006a) os quatro modelos mais empregados são: (i) o modelo exponencial simples: pressupõe que as taxas de decomposição sejam proporcionais à quantidade de matéria orgânica remanescente e que o detrito seja homogêneo do ponto de vista químico (Wieder & Lang 1982); (ii) o modelo exponencial múltiplo: considera que os detritos sejam recursos heterogêneos, constituídos por vários componentes (ex. celulose, lignina, lipídeos, polifenóis). Cada componente ou conjunto de componentes (ex. fibras, lixiviados) apresenta uma taxa específica de perda de massa e estas são proporcionais às quantidades de recursos remanescentes (pressuposto dos modelos exponenciais) (Gillon *et al.* 1994, Bianchini Jr. *et al.* 2002); (iii) o modelo sigmóide: adota a ocorrência de um tempo de transição durante as primeiras etapas da degradação, até que os organismos decompositores colonizem o detrito (Harmon *et al.* 1986) e as taxas de decomposição sejam proporcionais ao crescimento dos microrganismos e (iv) o modelo linear: pressupõe que a taxa de decomposição de um dado recurso seja constante, independente da

quantidade de detrito (Alvarez & Guerrero 2000). Os coeficientes de decomposição (expressos pela constante k) constituem-se no parâmetro de comparação dos processos realizados em diferentes condições (ex. temperatura, disponibilidade de oxigênio, concentrações de nutrientes, *etc.*). Desde sua proposição (Jenny *et al.* 1949), os modelos exponenciais (simples ou compostos) têm sido intensamente utilizados para as descrições dos processos de decomposição de macrófitas aquáticas (Cunha-Santino & Bianchini Jr. 2006a), sendo o modelo exponencial simples o mais empregado (Suberkropp 2001).

Considerando diversos experimentos de decomposição de macrófitas aquáticas verificou-se que os detritos possuem natureza heterogênea (Bianchini Jr. 2003). Nesse caso, para simplificar o equacionamento do modelo (exponencial múltiplo), é possível admitir que os detritos sejam constituídos por uma fração lábil e/ou solúvel (COPLS) e outra refratária (COPR). A consideração de apenas duas classes de compostos tem sido suficiente para a representação satisfatória das cinéticas de perda de massa de vários tipos de detritos (Lousier & Parkinson 1976, Jenkinson 1977). De acordo com o discutido, a mineralização do carbono dos detritos de macrófitas aquáticas ocorre por três rotas (Figura 1). A primeira considera as oxidações (químicas e biológicas) dos compostos orgânicos lábeis (COL) em paralelo com a lixiviação (formação) das frações solúveis (COD). A segunda rota refere-se à oxidação dos compostos orgânicos lixiviados (COD) e a terceira compreende a oxidação das estruturas refratárias do detrito (COP). Considerando que as cinéticas de mineralização desses detritos sejam de 1ª ordem, as Equações 1 a 5 descrevem esses processos:

1- Perda de massa de COP: formação de COD e oxidações dos compostos (lábeis e refratários) das frações particuladas.

$$\frac{dC_{COP}}{dt} = -k_T C_{COPLS} - k_4 C_{COPR} \quad (1),$$

em que: COP = carbono orgânico particulado (\equiv detrito total em base de carbono); COPLS = carbono orgânico particulado lábil e/ou solúvel dos detritos; COPR = carbono orgânico refratário das frações particuladas (\approx fibras); k_T = coeficiente global de perda de massa de COPLS ($k_T = k_1 + k_2$), dia⁻¹; k_1 =

coeficiente de mineralização dos compostos lábeis, dia⁻¹; k_2 = coeficiente de lixiviação dos compostos solúveis, dia⁻¹; k_4 = coeficiente de mineralização dos compostos refratários, dia⁻¹.

2 - Mineralização do COL e variação temporal de COD.

$$\frac{dC_{IN_1}}{dt} = \frac{k_1}{k_T} \times (k_T C_{COPLS}) \quad (2),$$

$$\frac{dC_{COD}}{dt} = \frac{k_2}{k_T} \times (k_T C_{COPLS} - k_3 C_{COD}) \quad (3),$$

em que: COL = carbono orgânico lábil; IN_1 = matéria orgânica lábil mineralizada (1ª rota); COD = carbono orgânico dissolvido; k_3 = coeficiente de mineralização do COD, dia⁻¹.

3 - Formação de compostos inorgânicos a partir da mineralização do COD.

$$\frac{dC_{IN_2}}{dt} = k_3 \times C_{COD} \quad (4),$$

em que: IN_2 = matéria orgânica dissolvida mineralizada.

4 - Mineralização dos detritos particulados refratários (COPR).

$$\frac{dC_{IN_3}}{dt} = k_4 \times C_{COPR} \quad (5),$$

em que: IN_3 = matéria orgânica particulada e refratária mineralizada.

Com base nos resultados de vários experimentos de decomposição de macrófitas aquáticas ($n = 81$) o modelo representado pelas Equações 1 a 5 foi parametrizado (Bianchini Jr. 2003). Os parâmetros cinéticos foram obtidos por regressões não lineares, com base no algoritmo iterativo de Levenberg-Marquardt (Press *et al.* 1993); esses parâmetros, derivados dos ajustes estão relacionados na Tabela II. Dessa parametrização foi possível identificar e quantificar a natureza heterogênea desses detritos (*i.e.* COPLS e COPR). Foram descritas, em relação aos hábitos das macrófitas aquáticas, as variações de COPLS e COPR e os seus respectivos coeficientes de perda de massa. Observou-se que as frações refratárias predo-

minaram em todos os detritos (de 53,8 a 73,4%). Os coeficientes globais de perda de massa da COPLS foram elevados e variaram pouco (k_T : de 0,70 a 0,85 dia^{-1}); por sua vez, os coeficientes de perda de massa das frações refratárias apresentaram valores baixos

e grande variação (k_4 : de 0,0042 a 0,0178 dia^{-1}). No geral, esses resultados foram próximos aos obtidos em compilação similar realizada com detritos de plantas aquáticas de uma lagoa marginal do rio Mogi Guaçu, no estado de São Paulo (Bianchini Jr. 2000).

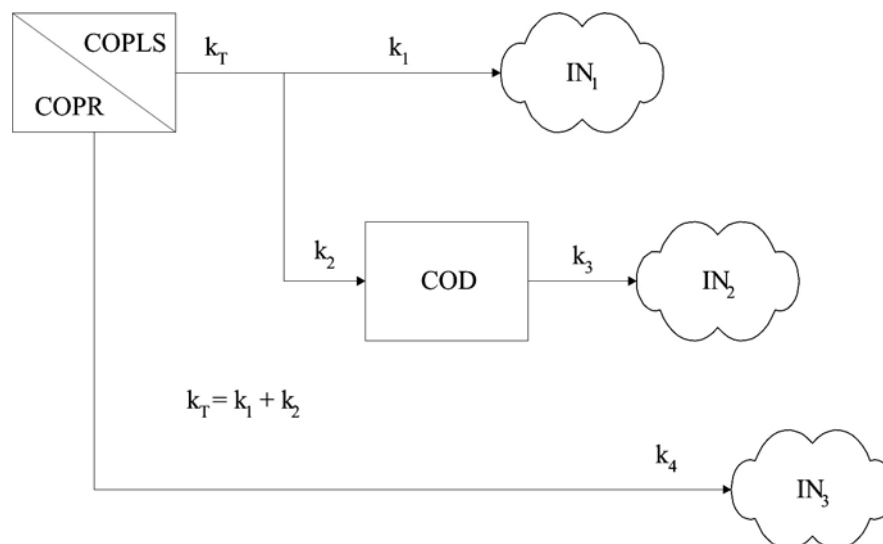


Figura 1. Modelo cinético proposto para descrever as rotas de liberação do carbono (dissolução e mineralização) da decomposição das macrófitas aquáticas; em que: COPLS = carbono orgânico particulado lábil e/ou solúvel dos detritos; COPR = carbono orgânico particulado refratário (\approx fibras); k_T = coeficiente global de perda de massa de COPLS (k_1+k_2); k_1 = coeficiente de mineralização dos compostos lábeis; k_2 = coeficiente de lixiviação dos compostos solúveis; k_3 = coeficiente de mineralização dos compostos refratários; IN_1 = mineralização das frações lábeis (1ª rota); IN_2 = mineralização do COD (2ª rota); IN_3 = mineralização do COPR (3ª rota) (Modificado de Bianchini Jr. & Cunha-Santino 2005).

Figure 1. Kinetic model proposed to describe the pathways – solubilization and mineralization – of carbon release during the decomposition of aquatic macrophyte plants. COPLS = particulate organic carbon that is labile and/or soluble in detritus; COPR = refractory particulate organic carbon (fibres); k_T = global coefficient of COPLS weight loss (k_1+k_2); k_1 = mineralization coefficient of labile compounds; k_2 = leaching coefficient of soluble compounds; k_3 = mineralization coefficient of refractory compounds; IN_1 = mineralization of labile fractions (1st pathway); IN_2 = COD mineralization (2nd pathway); IN_3 = COPR mineralization (3rd pathway) (modified from de Bianchini Jr. & Cunha-Santino 2005).

Tabela II. Médias dos teores das frações lábeis/solúveis (COPLS) e refratárias (COPR) dos detritos e coeficientes de decomposição (k_T e k_4) calculados da degradação de 81 experimentos de macrófitas aquáticas. Em que: n = número de experimentos e $T_{1/2}$ = tempo de meia-vida

Table 2. Mean amounts of the labile/soluble (COPLS) and refractory (COPR) fractions in released detritus and decomposition coefficients (k_T and k_4) calculated from 81 macrophyte plant decomposition experiments; n = number of experiments, $T_{1/2}$ = half-life period.

Macrófita aquática	n	COPLS	COPR	k_T	$T_{1/2}$	k_4	$T_{1/2}$
		(%)	(%)	(dia^{-1})	(dia)	(dia^{-1})	(mês)
Submersas		13					
Média		29,6	70,4	0,85	0,82	0,0042	5,5
Desvio Padrão		15,9	15,9	0,48	1,45	0,0046	5,0
Folhas flutuantes		11					
Média		46,2	53,8	1,27	0,55	0,0178	1,3
Desvio Padrão		12,1	12,1	1,02	0,68	0,0284	0,8
Emersas/flutuantes		57					
Média		26,6	73,4	0,70	0,99	0,0065	3,6
Desvio Padrão		15,9	15,9	0,75	0,93	0,0075	3,1
Total		81					
Média		29,6	70,4	0,81	0,85	0,0078	2,9
Desvio Padrão		16,8	16,8	0,78	0,89	0,0127	1,8

Verificou-se que, em média ($n=81$), os teores das frações refratárias de carbono (COPR=70,4%) foram 2,4 vezes maiores que os das frações lábeis e/ou solúveis. Essa constatação indica que para os detritos de macrófitas aquáticas, os processos lentos de liberação do carbono predominam. Nesse caso, o valor médio do coeficiente de mineralização do COPR ($k_4=0,0078 \text{ dia}^{-1}$) sugere que esse processo possua um tempo (médio) de meia vida de *ca.* três meses (88 dias). Considerando a alternância do potencial redox nas camadas superficiais dos sedimentos (local onde os detritos refratários das macrófitas são usualmente acumulados e decompostos), o CO_2 constitui-se no produto predominante da mineralização do COPR e, conseqüentemente, do detrito como um todo. Contudo, em condições anaeróbias, o aumento da temperatura constitui-se num fator extremamente importante para a geração de CH_4 . A esse respeito, verificou-se na decomposição de *Ludwigia inclinata* (Romeiro & Bianchini Jr. 2008) que a produção de metano correspondeu de 0,4 a 9,8% de perda de massa dos detritos em função do aumento da temperatura (de 15 a 30°C). Os maiores rendimentos de metano em temperaturas mais elevadas também foram observados na decomposição de *Egeria najas* ($\text{CH}_4=13,4\%$ a 18°C; $\text{CH}_4=28,6\%$ a 27°C) (Bitar *et al.* 2006). No geral, foi possível verificar que, embora as mineralizações do COPR sejam as rotas predominantes da degradação das macrófitas aquáticas (devido às baixas taxas de reação) elas geram, normalmente, repercussões de baixa intensidade e de longo prazo (ex. acúmulo de detritos refratários nos sedimentos, demanda bentônica de oxigênio, produção de bolhas de metano, acidez do hipolímnio) nos sistemas aquáticos que abrigam essas plantas. Contudo, as alternâncias nas condições de oxigenação que ocorrem na superfície dos sedimentos podem induzir mudanças nas velocidades dos processos de decomposição e, conseqüentemente, nos coeficientes de consumo de oxigênio (Sciessere *et al.* 2007).

Por sua vez, em média, as frações lábeis e/ou solúveis (COPLS) corresponderam a 29,6%. Considerando o valor (médio) elevado do coeficiente global de perda de massa dessa fração ($k_T=0,81 \text{ dia}^{-1}$), esse resultado indica que aproximadamente 1/3 do carbono dos detritos das macrófitas aquáticas são rapidamente (tempo de meia-vida: 20h) mineralizados ou liberados para o ambiente na forma de COD. De acordo com

a compilação realizada (Bianchini Jr. 2003), verificou-se que o coeficiente (médio; $n=23$) de mineralização do COD ($k_3=0,103 \text{ dia}^{-1}$) foi cerca de 13 vezes mais elevado que os de mineralização do COPR (k_4), caracterizando a mineralização do COD como um processo com velocidades intermediárias (comparando-se os eventos representados por k_T e k_4), com tempo de meia-vida ≈ 7 dias (valor médio). Essas liberações de carbono orgânico (COD) e inorgânico (provenientes da mineralizações de médio (COD) e curto prazo (COL)) geram repercussões de curto prazo nos ambientes aquáticos nos quais ocorrem (ex. consumo de oxigênio dissolvido, formação de compostos húmicos, atenuação da radiação subaquática pelo aparecimento de compostos coloridos, crescimento de fito e bacterioplâncton, alterações no pH). As intensidades de tais repercussões dependem, basicamente, da forma pela quais os detritos são aduzidos (variação temporal das taxas de adução) e da relação entre a biomassa de detritos aduzidos e o volume e tempo de residência do ambiente.

Experimentos que trataram especificamente da decomposição aeróbia de lixiviados de macrófitas aquáticas indicaram que esses compostos são relativamente pobres em COD de 4,2 a 17% (Bianchini Jr. *et al.* 2008). Em média, 75% do carbono lixiviado é processado na primeira semana; 52% são transformados em CO_2 (mineralizados), 24% são convertidos em biomassas de microrganismos e 24% em compostos refratários, que apresentam coeficientes de mineralização bem menores (*ca.* 15 vezes) que o (médio) verificado para os compostos lábeis (Peret & Bianchini Jr. 2004). Mostraram ainda que, apesar das oxidações químicas e fotodegradação serem processos importantes na mineralização de lixiviados de plantas aquáticas, as oxidações mediadas pelos microrganismos constituem-se em processos fundamentais para a ciclagem do COD (Santos *et al.* 2006). Por sua vez, a análise dos consumos de oxigênio da degradação de macrófitas aquáticas mostra que, no curto prazo, a estequiometria média (razão entre oxigênio gasto por carbono oxidado: O/C) é 3,4 e que o coeficiente global de desoxigenação (médio) apresentou valor menor que k_T (26 vezes) e, por outro lado, *ca.* 4 vezes maior que k_4 (coeficiente de mineralização do COPR) e 2,3 vezes maior que o coeficiente de mineralização do COD refratário. Essas diferenças resultam das diferentes proporções com que o carbono orgâ-

nico é oxidado nas 3 rotas de mineralização. Outros fatores que contribuem para que haja diferenças entre os coeficientes de perda de massa das diferentes frações de carbono e os de consumo de oxigênio referem-se à especificidade bioquímica das rotas metabólicas que mineralizam o carbono, o tipo de composto (p. ex. carboidratos, polifenóis) e interferências de outras oxidações que ocorrem em paralelo (p. ex. nitrificação; Nunes *et al.* 2007). No entanto, esses coeficientes auxiliam de maneira inequívoca o entendimento dos processos relacionados com a liberação do carbono da decomposição das macrófitas aquáticas, assim como permitem desenvolver modelos que tratam da ciclagem do carbono em ambientes aquáticos.

Agradecimentos: Os autores agradecem ao CNPq pelas concessões das bolsas de estudo (processos n.º: 300959/2004-4 e 150169/2004-3).

REFERÊNCIAS

- ALVAREZ, S. & GUERRERO, M.C. 2000. Enzymatic activities associated with decomposition of particulate organic matter in two shallow ponds. *Soil Biology and Biochemistry*, 32: 1941-1951.
- AZAM, F.; SMITH, D.C.; STEWARD, G.F. & HAGSTRÖN, A. 1993. Bacteria - Organic matter coupling and its significance for oceanic carbon cycling. *Microbial Ecology*, 28: 167 - 179.
- BEST, E.P.H.; BUZZELLI, C.P.; BARTELL, S.M.; WETZEL, R.L.; BOYD, W.A.; DOYLE, R.D. & CAMPBELL, K.Y.M.R. 2001. Modeling submersed macrophyte growth in relation to underwater light climate: modeling approaches and application potential. *Hydrobiologia*, 444: 43-70.
- BIANCHINI Jr., I. 2000. Decomposição de macrófitas aquáticas da Lagoa do Infernã: o estado da arte. Pp 613-629. In: J.E. Santos & J.S.R. Pires (eds.), Estudos integrados em ecossistemas - Estação Ecológica de Jataí. vol. 2. RiMa, São Carlos. 867p.
- BIANCHINI Jr., I.; PACOBAHYBA, L.D. & CUNHA-SANTINO, M.B. 2002. Aerobic and anaerobic decomposition of *Montrichardia arborescens* (L.) Schott. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 14: 27-34.
- BIANCHINI Jr., I. 2003. Modelos de crescimento e decomposição de macrófitas aquáticas. Pp 85-126. In: S.M. Thomaz & L.M. BINI (eds.), Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas. Eduem. Maringá. 341p.
- BIANCHINI Jr., I.; CUNHA-SANTINO, M.B.; BITAR, A.L. & TOLEDO, A.P.P. 2004. Humification of vascular aquatic plants. Pp 82-84. In: L. Martin-Neto; D.M.B.P. Milori & W.T.L. Silva (eds.), Humic Substances and Soil and Water Environment. Proceedings XII International Meeting of IHSS. Embrapa, São Pedro. 788p.
- BIANCHINI Jr., I.; CUNHA-SANTINO, M.B. & PERET, A.M. 2008. Oxygen demand during mineralization of aquatic macrophytes from an oxbow lagoon. *Brazilian Journal of Biology*, 68: 61-67.
- BITAR, A.L.; BIANCHINI Jr., I. & CUNHA-SANTINO, M.B. 2006. Formação de metano e de dióxido de carbono da decomposição de *Egeria najas* Planchon. Pp 205 - 219. In: J.E. Santos, J.S. Pires & L.E. Moschini (eds.), Estudos Integrados em Ecossistemas - Estação Ecológica de Jataí. vol. 4. EdUFSCar, São Carlos. 417p.
- BOON, J.J.; WETZEL, R.G. & GODSHALK, G.L. 1982. Pyrolysis mass spectrometry of some *Scirpus* species and their decomposition products. *Limnology and Oceanography*, 27: 839-848.
- BOYD, C.E. 1968. Fresh waters plants: a potential source of protein. *Economic Botany*, 22: 359-368.
- BOYD, C.E. 1969. Production, mineral nutrient absorption, and biochemical assimilation by *Justicia americana* and *Alternanthera philoxeroides*. *Archiv fur Hydrobiologie*, 66: 139-160.
- BOYD, C.E. & HESS, L.W. 1970. Factors influencing shoot production and mineral nutrient levels in *Typha latifolia*. *Ecology*, 51:296-300.
- BOYD, C.E. 1971. The dynamics of dry matter and chemical substances in a *Juncus effusus* population. *American Midland Naturalist*, 86: 28-45.
- COOK, C.D.K.; GUT, B.J.; RIX, E.M.; SCHNELLER, J. & SEITZ, M. 1974. *Water plants of the world*. Dr. Junk Publishers, The Hague, 561p.
- CUNHA, M.B. & BIANCHINI Jr., I. 2001. Formação de compostos húmicos a partir da degradação de *Scirpus cubensis* e *Cabomba piauhyensis*. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 13: 35-43.
- CUNHA-SANTINO, M. B. & BIANCHINI Jr., I. 2000. Decomposição aeróbia e anaeróbia de *Salvinia auriculata* da lagoa do Infernã. Pp 631-643. In: J.E. Santos & J.S.R. Pires (eds.), Estudos integrados em ecossistemas - Estação Ecológica de Jataí. vol. 2. RiMa, São Carlos. 867p.
- CUNHA-SANTINO, M.B. & BIANCHINI Jr., I. 2006a. Modelos matemáticos aplicados aos estudos de decomposição de macrófitas aquáticas. *Oecologia Brasiliensis*, 10: 154-164.
- CUNHA-SANTINO, M.B. & BIANCHINI Jr., I. 2006b. Consumo de oxigênio e estequiometria da decomposição aeróbia de *Utricularia breviscapa* Wright ex Griseb e *Salvinia auriculata* Aubl. Pp 189-203. In: J.E. Santos, J.S. Pires & L.E. Moschini

- (eds.), Estudos Integrados em Ecossistemas - Estação Ecológica de Jataí. vol. 4. EdUFSCar, São Carlos. 417p.
- CUNHA-SANTINO, M.B. & BIANCHINI Jr., I. 2006c. The aerobic and anaerobic decomposition of *Typha domingensis* Pers. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 18: 321-334.
- DAVIS, M.L. & CORNWELL, D.A. 1991. *Introduction to environmental engineering*. McGraw-Hill, New York. 822p.
- FERNÁNDEZ-ALÁEZ, M.; FERNÁNDEZ-ALÁEZ, C. & BÉCARES, E. 1999. Nutrient content in macrophytes in Spanish shallow lakes. *Hydrobiologia*, 408/409: 317-326.
- GILLON, D.; JOFFRE, R. & IBRAHIMA, A. 1994. Initial litter properties and decay rate: a microcosm experiment on Mediterranean species. *Canadian Journal of Botany*, 72: 946-954.
- HARMON, M. E.; FRANKLIN, J.F.; SWANSON, F.J.; SOLLINS, P.; GREGORY, S.V.; LATTIN, J.D.; ANDERSON, N.H.; CLINE, S.P.; AUMEN, N.G.; SEDELL, J.R.; LIENKAMPER, G.W.; CROMACK, J.R. & CUMMINS, K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advanced in Ecological Research*, 15: 133-302.
- HENRY-SILVA, G. 2005. Tratamento de efluentes de carcinicultura por macrófitas aquáticas, interações ecológicas e valor nutritivo da biomassa vegetal para tilápia do Nilo. Tese de Doutorado, PPGA - UNESP, Jaboticabal, 132p.
- JENKINSON, D.S. 1977. Studies on the decomposition of plant material in soil. V: The effect of plant cover and soil type on the loss of carbon from ¹⁴C-labelled ryegrass. *Journal of Soil Science*, 19: 25-39.
- IKUSIMA, I. & GENTIL, J.G. 1996. Evaluation of faster initial decomposition of tropical floating leaves of *Nymphaea elegans* Hook. *Ecological Research*, 11: 201-206.
- JENNY, H.; GESSEL, S.P. & BINGHAM, F.T. 1949. Comparative study of decomposition of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science*, 68: 419-432.
- JOYCE, J.C. 1993. Practical uses of aquatic weeds. Pp 274-291. In: A.H. Pieterse & K.J. Murphy (eds.), Aquatic weeds. The ecology and management of nuisance aquatic vegetation. Oxford University Press, Oxford. 593p.
- KIENE, R.P. 1991. Production and consumption of methane in aquatic systems. Pp 111-146. In: J.E. Rogers & W.B. Whitman (eds.), Microbial production and consumption of greenhouse gases: methane, nitrogen oxides, and halomethanes. Washington, DC: American Society for Microbiology. cap. 7, 308p.
- LANCASTER, R.J.; COUP, M.R. & HUGHES, J.W. 1971. Toxicity of arsenic present in lakeweed. *New Zealand Veterinary Journal*, 19: 141-145.
- LOUSIER, J.D. & PARKINSON, D. 1976. Litter decomposition in a cool temperate deciduous forest. *Canadian Journal of Botany*, 54: 419-436.
- MOORE, J.C.; BERLOW, E.L.; COLEMAN, D.C.; RUITER, P.C.; DONG, Q.; HASTINGS, A.; JOHNSON, N.C.; MCCANN, K.S.; MELVILLE, K.; MORIN, P.J.; NADELHOFFER, K.; ROSEMOND, A.D.; POST, D.M.; SABO, J.L.; SCOW, K.M.; VANNI, M.J. & WALL, D.H. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 584-600.
- NAS - National Academy of Sciences. 1971. *Atlas of nutritional data on United States and Canada feeds*. N.A.S., Washington, D.C.
- NUNES, M.F.; CUNHA-SANTINO, M.B. & BIANCHINI Jr., I. 2007. Aerobic mineralization of carbon and nitrogen from *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc. leachate. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 19: 285-293.
- PARRA, J.V. & HORTENSTINE, C.C. 1974. Plant nutritional content of some Florida water hyacinths and response by pearl millet to incorporation of water hyacinths in three soil types. *Hyacinth Control Journal*, 12: 85-90.
- PARRA, J.V. & HORTENSTINE, C.C. 1976. Response by pearl millet to soil incorporation of water hyacinths. *Journal of Aquatic Plant Management*, 14: 75-79.
- PERET, A.M. & BIANCHINI Jr., I. 2004. Stoichiometry of aerobic mineralization (O/C) of aquatic macrophytes leachate from a tropical lagoon (São Paulo - Brazil). *Hydrobiologia*, 528: 167-178.
- PIECZYNSKA, E. 1993. Detritus and nutrient dynamics in the shore zone of lakes: a review. *Hydrobiologia*, 251: 49-58.
- PRESS, W.H.; TEUKOLSKY, S.A.; VETTERLING, W.T. & FLANNERY, B.P. 1993. *Numerical recipes in C: the art of scientific computing*. Cambridge University Press, New York. 994p.
- ROMEIRO, F. & BIANCHINI Jr., I. 2006. Cinéticas da mineralização anaeróbica de *Cyperus giganteus* da Lagoa do Óleo. Pp 221 - 237. In: J.E. Santos, J.S. Pires & L.E. Moschini (eds.), Estudos Integrados em Ecossistemas - Estação Ecológica de Jataí. vol. 4. EdUFSCar, São Carlos. 417p.
- ROMEIRO, F. & BIANCHINI Jr., I. 2008. The kinetic pathways of anaerobic decomposition of *Ludwigia inclinata*. *Hydrobiologia*, 607: 103-111.
- ROONEY, N. & KALFF, J. 2000. Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: the influence of temperature and lake morphometry. *Aquatic Botany*, 68: 321-335.
- SALA, M.M. & GÜDE, H. 1999. Role of protozoans on the microbial ectoenzymatic activity during the degradation of macrophytes. *Aquatic Microbial Ecology*, 20: 75-82.
- SANTOS, M.G.; CUNHA-SANTINO, M.B. & BIANCHINI Jr.,

- I. 2006. Photodegradation, chemical and biologic oxidations from mineralization of *Utricularia breviscapa* leachate. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 18: 347-355.
- SCIESSERE, L.; CUNHA-SANTINO, M.B. & BIANCHINI Jr., I. 2007. Detritus age on aerobic mineralization of *Salvinia auriculata* Aubl. *Acta Limnologica Brasiliensia* 19: 43-51.
- SCHLEGEL, H.G. 1975. *Microbiologia General*. Omega, Barcelona. 448p.
- SHRESTHA, P. & JANAUER, G.A. 2000. Species diversity of aquatic macrophytes in Lake Phewa and Lake Rupa of Pokhara Valley, Nepal. *International Journal of Ecology and Environmental Science*, 26: 269-280.
- STEWART, K.K. 1970. Nutrient removal potentials of various aquatic plants. *Hyacinth Control Journal*, 8: 34-35.
- SUBERKROPP, K.F. 2001. Microorganisms and organic matter. Pp 120-143. In: R.J. Naiman & R.E. Bilby (eds.), *River ecology and management: lessons from the Pacific Coastal Ecoregion*. Springer-Verlag, New York. 703p.
- THOMAZ, S.M.; BINI, L.M. & PAGIORO, T.A. 2004. Amostragem em Limnologia. Pp 193-212. In: C.E.M. BICUDO & D.C. BICUDO (orgs.), *Métodos em Limnologia: macrófitas aquáticas*. RiMa, São Carlos. 351p.
- WELCH, P.S. 1935. Chemical composition of aquatic plants. Pp 280-281. In: P.S. Welch (ed.), *Limnology*. McGraw Hill, New York. 538p.
- WETZEL, R.G. 1990. Detritus, macrophytes and nutrient cycling in lakes. *Memorie dell Istituto Italiano di Idrobiologia Dott Marco de Marchi*, 47: 233-249.
- WETZEL, R.G. 1995. Death, detritus and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshwater Biology*, 33: 83-89.
- WETZEL, R.G. 2001. *Limnology: Lake and river ecosystems*. Academic Press, San Diego. 850p.
- WIEDER R.K. & LANG, G.E. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology*, 63: 1636-1642.
- WILLIAMS, R.H. 1956. *Salvinia auriculata* Aubl. The chemical eradication of a noxious aquatic weed in Ceylon. *Tropical Agriculture Trinidad*, 33: 145-157.

Submetido em 22/04/2008.

Aceito em 20/07/2008.