

ÓXIDO NITROSO (N₂O) EM AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS: PRODUÇÃO, FATORES REGULADORES E FLUXOS DE DIFERENTES AMBIENTES

*Viviane Figueiredo Souza¹ & Alex Enrich-Prast^{*1}*

¹Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Centro de Ciências da Saúde (CCS), Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, Laboratório de Biogeoquímica. Av. Carlos Chagas Filho, 373, Inter-blocos A-F, Caixa Postal: 68016, Ilha do Fundão - Cidade Universitária, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 21941-971.

E-mails: vivi.bioufj@hotmail.com, aenrichprast@gmail.com

RESUMO

O óxido nitroso (N₂O) é um dos três principais gases causadores do efeito estufa, além de já ser apontado como o principal gás destruidor da camada de ozônio neste século. Este gás é produzido naturalmente através dos processos de nitrificação e desnitrificação em ambientes aquáticos e terrestres. Taxas de emissões de N₂O têm sido amplamente estudadas em ecossistemas terrestres, porém, comparativamente, estas têm sido negligenciadas em ecossistemas aquáticos continentais, apesar do recente reconhecimento da importância destes ambientes nos ciclos globais de carbono e nitrogênio. O objetivo deste trabalho foi apresentar os principais fatores reguladores da produção de N₂O através dos processos de nitrificação e desnitrificação em lagos, reservatórios, rios, mangues e estuários. As taxas de emissão N₂O destes ambientes apresentam grande diferença entre si, variando em até quatro ordens de magnitude. Os maiores valores de fluxo de N₂O foram observados em estuários, manguezais e rios. Lagos e reservatórios são ambientes mais estáveis do que manguezais, estuários e rios, e esta característica faz com que a variabilidade de fatores, como pH e concentrações de nutrientes, seja menor, favorecendo uma maior estabilidade de processos e conseqüentemente uma menor produção e emissão de N₂O, uma vez que esse gás é derivado de alterações ambientais.

Palavras-chave: óxido nitroso; nitrificação; desnitrificação; fatores reguladores; sistemas aquáticos continentais.

ABSTRACT

NITROUS OXIDE (N₂O) IN AQUATIC SYSTEMS: PRODUCTION, REGULATING FACTORS AND FLUXES FROM DIFFERENT ENVIRONMENTS. Nitrous oxide (N₂O) is one of the three main greenhouse gases, besides being identified as the main destroyer gas of the ozone layer in this century. This gas is naturally produced through the processes of nitrification and denitrification in aquatic and terrestrial environments. Rates of N₂O emissions have been widely studied in terrestrial ecosystems, but comparatively, they have been neglected in freshwater ecosystems, despite the recent recognition of the importance of these environments in the global cycles of carbon and nitrogen. The objective of this study was to present the main regulating factors on the production of N₂O through nitrification and denitrification processes in lakes, reservoirs, rivers, mangroves and estuaries. Rates of N₂O emission in such environments exhibit great differences from each other, ranging up to four orders of magnitude. The highest N₂O fluxes were observed in estuaries, mangroves and rivers. Lakes and reservoirs are more stable environments than mangroves, estuaries and rivers, and this feature makes the variability of factors, such as pH and nutrient concentrations, are lower, favoring greater stability of processes and consequently a lower production and emission of N₂O, since this gas is derived from environmental changes.

Keywords: nitrous oxide; nitrification; denitrification; regulating factors; continental aquatic systems.

RESUMEN

ÓXIDO NITROSO (N₂O) EN AMBIENTES ACUÁTICOS: PRODUCCIÓN, FACTORES REGULADORES Y FLUJOS DE DIFERENTES AMBIENTES. El óxido nitroso (N₂O) es uno de los tres principales gases de efecto invernadero, además se manifiesta como el principal gas destructor de la capa de ozono en este siglo. Este gas es producido naturalmente a través de los procesos de nitrificación y desnitrificación en ambientes acuáticos y terrestres. Las tasas de emisión de N₂O han sido ampliamente estudiadas en ecosistemas terrestres pero, comparativamente, han sido olvidadas en los ecosistemas de agua dulce, a pesar del reciente reconocimiento de la importancia de estos ambientes en los ciclos globales de carbono y nitrógeno. El objetivo de este estudio fue presentar los factores de regulación principales en la producción de N₂O a través de los procesos de nitrificación y desnitrificación en los lagos, embalses, ríos, manglares y estuarios. Las tasas de emisión de N₂O en tales ambientes exhiben grandes diferencias entre sí, variando en hasta cuatro órdenes de magnitud. Los mayores valores de flujo de N₂O fueron observados en los estuarios, manglares y ríos. Los lagos y embalses son ambientes más estables que los manglares, estuarios y ríos, y esta característica hace que la variabilidad de factores tales como el pH y las concentraciones de nutrientes sea inferior, favoreciendo una mayor estabilidad de los procesos y, en consecuencia, una menor producción y emisión de N₂O, dado que este gas deriva de las alteraciones ambientales.

Palabras clave: óxido nitroso; nitrificación; desnitrificación; factores reguladores; ambientes acuáticos continentales.

INTRODUÇÃO

É amplamente aceito que uma das principais causas das mudanças climáticas é o aumento da concentração atmosférica de gases estufa, como dióxido de carbono (CO₂), metano (CH₄) e óxido nitroso (N₂O) (IPCC 2001). Apesar do CO₂ estar em maior concentração, o N₂O apresenta maior tempo de residência na atmosfera, aproximadamente 120 anos, e é 310 vezes mais potente na retenção de radiação infravermelha (IPCC 2001) que ocorre na troposfera, onde o gás fica acumulado. Essa propriedade de absorver radiação de ondas de comprimentos longos, como a radiação infravermelha, confere ao N₂O a capacidade de elevar a temperatura da atmosfera e, conseqüentemente, da Terra (Braker & Conrad 2011), contribuindo com aproximadamente 6% do aquecimento adicional do planeta (Werner *et al.* 2007).

Outra característica relevante do N₂O é a similaridade deste gás com os CloroFluorCarbonetos (CFCs). Quando presentes nas camadas atmosféricas, ambos os compostos são estáveis na troposfera, mas instáveis na estratosfera e assim, portanto, causando a liberação de ativos químicos, tal como o óxido nítrico (NO), que reagem com o ozônio da camada de ozônio causando sua destruição catalítica (Ravishankara *et al.* 2009). Essa camada protege a Terra dos raios

UV e tem sido continuamente destruída, o que agrava as chamadas mudanças climáticas (IPCC 2007). Atualmente, o N₂O tem sido considerado a principal substância emitida destruidora do ozônio, uma vez que os CFCs têm suas emissões fortemente controladas (Ravishankara *et al.* 2009). De 1750 até hoje, as concentrações atmosféricas de N₂O vêm aumentando (Figura 1), com um acréscimo de aproximadamente 18% desde a era pré-industrial, quando sua concentração era de cerca de 270ppb, chegando a 319ppb em 2000 (Forster *et al.* 2007).

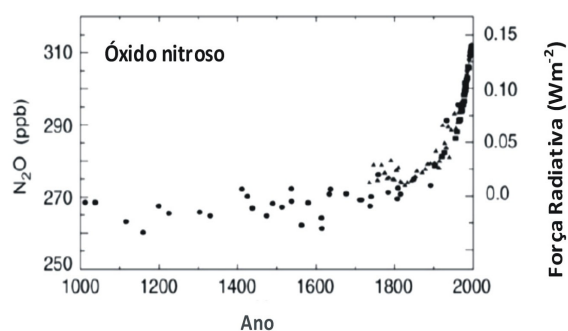


Figura 1. Mudanças nas concentrações atmosféricas de N₂O de 1000 até 2000 DC verificadas através de testemunhos de gelo. Eixo esquerdo: concentrações atmosféricas de N₂O (ppb). Eixo direito: força radiativa do N₂O atmosférico (adaptada de IPCC 2001).

Figure 1. Changes in atmospheric concentrations of N₂O from 1000 to 2000 AC verified by ice cores. Left axis: atmospheric concentrations of N₂O (ppb). Right axis: radioactive forcing of atmospheric N₂O (adapted from IPCC 2001).

PROCESSOS FORMADORES DE N₂O

A produção e consumo de N₂O em ambientes aquáticos continentais estão diretamente associados aos processos de nitrificação e desnitrificação (Figura 2). Estes processos ocorrem em vários compartimentos dos ecossistemas aquáticos, como água, solo, sedimento, perifiton, rizosfera de plantas aquáticas ou algas. Esses diferentes compartimentos apresentam distintas condições ambientais, que afetam a composição da comunidade microbiana e também influenciam o seu potencial nitrificante e desnitrificante (Bastviken *et al.* 2003).

Diante dessa variabilidade de fatores reguladores, destaca-se a produção de N₂O em virtude do acoplamento nitrificação-desnitrificação, visto que o primeiro processo subsidia, com seu produto final, o segundo processo (Kremen *et al.* 2005). Com isso, as bactérias desnitrificantes conseguem fazer uso do composto necessário advindo de uma via externa (desnitrificação direta) ou interna (nitrificação-desnitrificação acoplada), o que pode aumentar o potencial desnitrificante do ambiente (Fennel *et al.* 2009). Diversos estudos são desenvolvidos visando identificar esse acoplamento dos processos através do uso de isótopos estáveis, que podem rastrear a origem dos compostos e verificar, assim, a contribuição externa e interna na produção de gases nitrogenados (Nicolaisen *et al.* 2004).

NITRIFICAÇÃO

A nitrificação autotrófica é um processo microbiano realizado por dois grupos de bactérias quimiolitotróficas (*Nitrosospira* e *Nitrosomonas*), bactérias que obtêm energia através da oxidação de compostos inorgânicos (Fiencke *et al.* 2006). Esse processo do ciclo do N (Figura 2) se resume à oxidação da amônia (NH₃) a nitrito (NO₂⁻) e deste, finalmente, a nitrato (NO₃⁻). Esse processo é estritamente aeróbico, ocorrendo obrigatoriamente na porção óxica de compartimentos como a água, superfície do sedimento e solo, ou no entorno de raízes submersas (Reddy *et al.* 1989). A formação de N₂O por esse tipo de nitrificação pode ocorrer durante a oxidação da NH₃ a NO₂⁻ (Frame & Casciotti 2010). Entretanto, sua produção é mais reduzida do que a quantidade do NO₂⁻ produzido (Arp & Stein 2003) e depende de características do ambiente (Schmidt *et al.* 2001). Um fator crucial para a produção de N₂O é a diminuição das concentrações de oxigênio disponíveis durante o processo de nitrificação, uma vez que a reação ocorre de maneira incompleta, formando NO ou N₂O ao invés de formar NO₂⁻ (Anderson *et al.* 1993). O óxido de nitrogênio produzido também será regulado pela umidade do solo no momento das reações (Davidson *et al.* 1993).

A nitrificação heterotrófica é realizada por bactérias, fungos e algas que, assim como na nitrificação autotrófica, oxidam a amônia a nitrato sob condições aeróbicas e também produzem N₂O (Hayatsu *et al.* 2008). Entretanto, por ser um processo heterotrófico, não há geração de energia, o que torna esses organismos dependentes de substratos orgânicos para obtenção de energia. Além disso, as taxas da desnitrificação heterotrófica são mais baixas que da nitrificação autotrófica, indicando uma reduzida contribuição desse processo nitrogenado (Fiencke *et al.* 2006).

Um terceiro tipo de nitrificação é a desnitrificação nitrificante, uma das vias da nitrificação, realizada por um único grupo de bactérias chamadas autotróficas oxidadoras de NH₃ (Wrage *et al.* 2001). Nessa via ocorre a oxidação de NH₃ a NO₂⁻, como na nitrificação, e posteriormente ocorre a redução do NO₂⁻ a N₂O/N₂, como na desnitrificação (Wrage *et al.* 2001). Entretanto, assim como a nitrificação heterotrófica, a

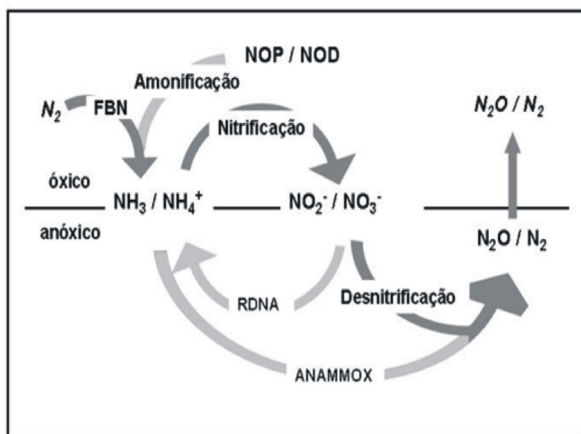


Figura 2. Ciclo do nitrogênio em ecossistemas aquáticos continentais. Em destaque os principais processos bacterianos envolvidos na emissão de N₂O (adaptada de Santoro & Enrich-Prast 2011).

Figure 2. Nitrogen cycle in continental aquatic ecosystems. Highlights the main bacterial processes involved in the emission of N₂O (adapted from Santoro & Enrich-Prast 2011).

desnitrificação nitrificante é menos estudada e, até o momento, sabe-se apenas que a contribuição de ambos os processos na produção de N_2O varia de acordo com fatores biológicos e físicos do solo (Kool *et al.* 2011). A pequena quantidade de informações sobre estes processos indica que estes precisam ser melhor quantificados nas diversas regiões do nosso planeta.

Indiscutivelmente, o principal pré-requisito para que a nitrificação ocorra é a disponibilidade de NH_3/NH_4^+ , o substrato nitrogenado básico para ocorrência desse processo. Uma das principais fontes desses compostos nos ecossistemas aquáticos e terrestres é a degradação de matéria orgânica lábil, que libera diferentes compostos, como nitrogênio orgânico, NH_3 , NO_2^- , NO_3^- e fosfato (Balota & Auler 2011). Derivado dessa mineralização, a NH_3 é uma fonte de nitrogênio extremamente lábil e de fácil assimilação pelos vários tipos de macro e micro-organismos, o que, muitas vezes, torna esse composto limitante no ambiente (Sasaki *et al.* 2002, Schmidt *et al.* 2011). Excretas nitrogenadas advindas de organismos heterotróficos também são uma importante fonte de NH_3/NH_4^+ .

As concentrações relativas de NH_3 e NH_4^+ na água são dependentes principalmente do pH da água. Reconhecidamente, na maioria dos ambientes, a forma nitrogenada predominante é o NH_4^+ , já que a forma NH_3 , gasosa, é dominante apenas entre pH 8-10 (Johnson *et al.* 2008), valores estes menos frequentes nos sistemas aquáticos. Entretanto, é nessa faixa de pH alcalino que a NH_3 está na fase gasosa e é liberada em maior quantidade para a atmosfera através da volatilização (Jayaweera & Mikkelsen 1991, Bajwa *et al.* 2006, Fiencke *et al.* 2006, Haden *et al.* 2011). Logo, sua assimilação, bem como a volatilização, indisponibilizam o nitrogênio para o processo nitrificante, reduzindo as taxas de desnitrificação e, conseqüentemente, a produção de N_2O .

Desnitrificação

A desnitrificação é um processo bacteriano anaeróbico facultativo de degradação da matéria orgânica que, em ausência de oxigênio, utiliza o NO_3^- como receptor de elétrons, reduzindo-o à N_2 . Esse processo ocorre no sedimento e na coluna d'água estratificada, imediatamente abaixo da zona óxica, devido à formação de NO_3^- via nitrificação,

ou utilizando o substrato que tenha sido formado em outro ambiente (Kuschik *et al.* 2003). Produtos intermediários do processo de desnitrificação, o NO e o N_2O , podem ser emitidos para a atmosfera. A principal forma de perda de nitrogênio disponível no ambiente é através do processo de desnitrificação (Fennel *et al.* 2009), onde os produtos intermediário e/ou finais (NO , N_2O e N_2) são gasosos e podem ser difundidos para a atmosfera, tornando o nitrogênio um elemento limitante para outros organismos no ambiente (Seitzinger 1988, Harrison *et al.* 2005).

Em ambientes eutrofizados, como rios, lagos e solos agrícolas, com excesso de nutrientes, a desnitrificação acaba por reduzir a quantidade de compostos nitrogenados, diminuindo a eutrofização dos ecossistemas, bem como a lixiviação do nitrogênio para outros ecossistemas (Seitzinger 1988, Seitzinger *et al.* 2006). Por outro lado, esse é o principal processo microbiano produtor de N_2O , agravando problemas como o aquecimento global e a destruição da camada de ozônio. Alterações da quantidade de N_2O emitido ocorrem com frequência, devido a modificações bruscas das condições óxica-anóxica de solos e sedimentos e das concentrações de NH_3 e de NO_2^- (Kampschreur *et al.* 2009). Com isso, ecossistemas aquáticos ou ambientes terrestres sujeitos a influência de aporte de águas são fontes potenciais na emissão de N_2O (Scott *et al.* 2008). Segundo Kool *et al.* (2011), a desnitrificação é o principal processo formador de N_2O , embora a nitrificação também seja representativa em alguns tipos de solo.

O NO_3^- é o principal substrato limitante para a desnitrificação, e sua disponibilidade no meio é variável e dependente de diversos aspectos, sendo um deles o tipo de solo, que pode reter esse ânion (Barrett & Burke 2002). Entretanto, esse mecanismo abiótico ainda é pouco estudado (Berntson & Aber 2000, Zhu & Wang 2011) e resume-se a adsorção do NO_3^- a partículas do solo, imobilizando esse importante nutriente nitrogenado e podendo até torná-lo limitante aos organismos, de acordo com o estado trófico do ambiente (Bernot & Dodds 2005).

FATORES REGULADORES DA PRODUÇÃO DE N_2O

Os processos de nitrificação e de desnitrificação demandam disponibilidade de amônia e nitrato (NH_3

e NO₃⁻) no ambiente. Entretanto, essa disponibilidade é alterada em função de vários fatores reguladores, como: concentrações de oxigênio e matéria orgânica, temperatura, pH, umidade (Darrouzet-Nardi & Bowman 1988, Seitzinger 1988, Miller *et al.* 2009, Ross & Wemple 2011), topografia (John *et al.* 2007), e também competição entre as bactérias do ciclo do nitrogênio e destas com outros micro-organismos e plantas (Inselsbacher *et al.* 2010). Tais fatores bióticos e abióticos são relevantes, pois afetam principalmente a atividade e o crescimento microbiano (Mamilov & Dilly 2002). Fatores reguladores podem variar espaço-temporalmente, afetando a produção de óxido nitroso que, por estar associada aos processos de nitrificação e desnitrificação (Perez *et al.* 2006, Farquharson & Baldock 2008, Ma *et al.* 2008), pode variar nessa mesma escala (McClain *et al.* 2003). A seguir, apresentamos e descrevemos os principais fatores reguladores da nitrificação e da desnitrificação.

OXIGÊNIO

Sendo a nitrificação um processo estritamente aeróbico, a presença de oxigênio é um dos seus principais fatores reguladores (Bollmann & Conrad 1998). Na Figura 3, observa-se a taxa de nitrificação aumentar concomitantemente com a pressão parcial de oxigênio em um solo agrícola, ressaltando a influência da disponibilidade de oxigênio sobre esse processo (Bollmann & Conrad 1998). A disponibilidade de O₂ pode ser totalmente alterada em função da presença de água no solo, que ocupa o espaço do oxigênio, e restringe a velocidade da sua difusão (Tiedje 1988).

Sedimentos de ambientes lagunares muitas vezes têm uma mínima camada superficial óxica que pode variar com a profundidade do lago. Desta maneira, deve-se ressaltar a importância da presença de micro-organismos fotossintetizantes em sedimentos de ambientes aquáticos, aumentando a oxigenação e penetração de O₂ nas camadas mais profundas e possibilitando a ocorrência da oxidação da amônia em outras faixas do sedimento (Lorenzen *et al.* 1998) (Figura 4). De maneira semelhante aos fotossintetizantes, as raízes de plantas em sistemas aquáticos proporcionam a difusão de oxigênio das raízes para zonas anóxicas do sedimento, criando microambientes oxigenados e permitindo que a nitrificação ocorra e subsidie a desnitrificação através

do acoplamento dos processos (Reddy *et al.* 1989, Ottosen *et al.* 1999).

Solos expostos são ambientes com grande oxigenação, dependentes de eventos de alagamento e do tipo de agregação das partículas que compõem o solo. Logo, são ambientes com elevado potencial nitrificante e também de produção N₂O. Isso porque, uma vez que o solo é molhado, a disponibilidade de oxigênio diminui progressivamente e a nitrificação ocorre de maneira incompleta, produzindo NO ou N₂O (Davidson *et al.* 1993).

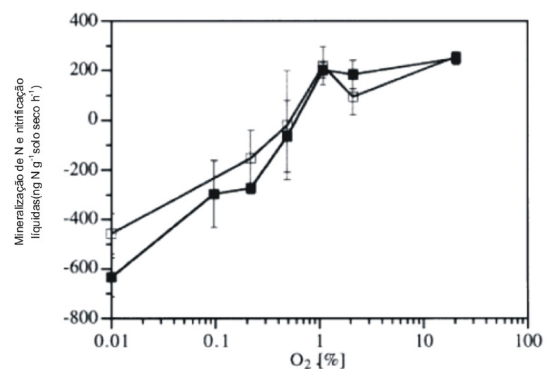


Figura 3. Influência da pressão parcial de O₂ sobre a mineralização de nitrogênio (□) e sobre a nitrificação (■) em um solo agrícola de Timmerlah (Alemanha; média ± DP; n=3; adaptado de Bollmann and Conrad 1998). **Figure 3.** Influence of partial pressure of O₂ on mineralization of nitrogen (□) and on nitrification (■) on an agricultural soil of Timmerlah (Germany; mean ± DP; n=3; adapted from Bollmann and Conrad 1998).

Realizada por bactérias facultativas, a desnitrificação não ocorre em locais com alta concentração de oxigênio, pois os micro-organismos dão prioridade para a respiração aeróbica, mais favorável energeticamente. Isso torna a presença de oxigênio um fator regulador de grande relevância (Bollmann & Conrad 1998, Morley & Baggs 2010). Diante dessa importância, encontramos um maior número de registros de desnitrificação em ambientes com baixa concentração ou completa ausência de oxigenação, como é o caso do sedimento de lagos, planícies de inundação ou quaisquer áreas cobertas por água de pouca turbulência. Solos também têm alto potencial desnitrificante devido à ocorrência de chuvas, que os tornam temporariamente anóxicos ou com baixa oxigenação. Um bom exemplo da regulação do oxigênio sobre a desnitrificação (Figura 4) ocorre na zona onde o oxigênio está ausente (Lorenzen *et al.* 1998). Além do oxigênio, observa-se a influência direta do NO₃⁻ sobre as taxas

de desnitrificação, onde este composto é o principal substrato desse processo, sendo então considerado seu principal fator regulador. Dessa forma identificamos, através do perfil de concentração de NO_3^- na camada superficial do sedimento, a zona de produção (nitrificação) e a de consumo (desnitrificação) do composto, enfatizando sua importância para o processo.

TEMPERATURA

A temperatura é um fator abiótico que regula o metabolismo de organismos vivos em geral e, conseqüentemente, também regula a intensidade e ocorrência de processos microbianos. Os microrganismos têm seu metabolismo afetado, visto que existe um ótimo de temperatura para

o funcionamento fisiológico bacteriano (Saad & Conrad 1993, Pilegaard *et al.* 2006). Temperaturas mais elevadas estimulam o metabolismo, o que faz com que as taxas de nitrificação, e também de desnitrificação, aumentem até seu ótimo metabólico (Schimel & Gulledge 1998), com máxima produção de NO_3^- acompanhada pelos seus subprodutos, incluindo o N_2O (Godde & Conrad 1999).

O controle desempenhado pela temperatura, onde geralmente encontramos uma relação positiva, foi confirmado no experimento de Godde & Conrad (1999) em solo com temperatura controlada (Figura 5). Estes autores demonstraram que, tanto a nitrificação quanto a desnitrificação sofrem alterações em suas taxas quando a temperatura é alterada (Malhi *et al.* 1990, Saad & Conrad 1993).

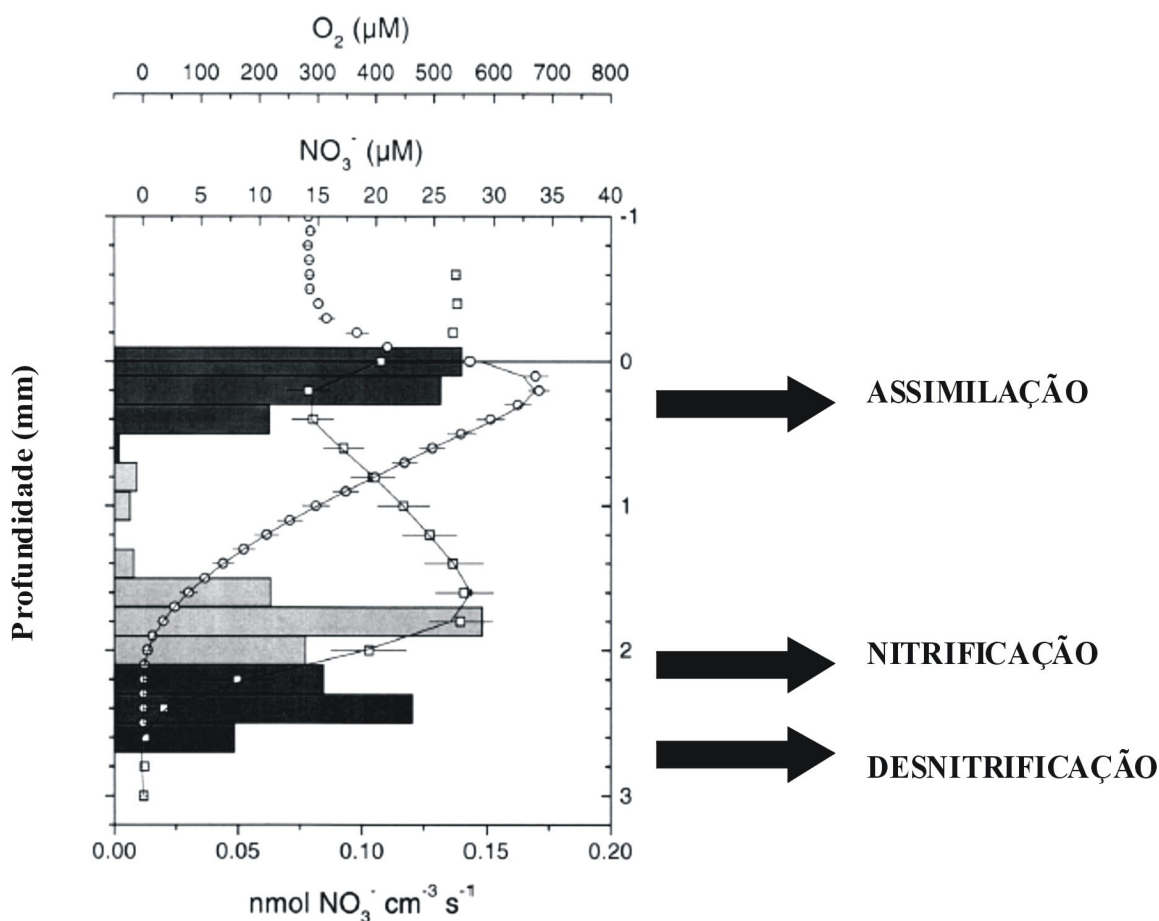


Figura 4. Perfil de O_2 (\circ) e NO_3^- (\square) e faixas de atividades microbianas do ciclo do N sob condições de iluminação em diferentes áreas do sedimento lacustre: assimilação de NO_3^- (preto do topo), nitrificação (cinza claro) e desnitrificação (preto de baixo). Os valores de O_2 e NO_3^- são média \pm DP, $n=6$ (adaptada de Lorenzen *et al.* 1998).

Figure 4. Profile of O_2 (\circ) and NO_3^- (\square) and depths of microbial activities of N cycling under light condition in different areas of sediment from lakes: assimilation of NO_3^- (black top), nitrification (light gray) and denitrification (black low). The values of O_2 and NO_3^- are mean \pm SD, $n=6$ (adapted from Lorenzen *et al.* 1998).

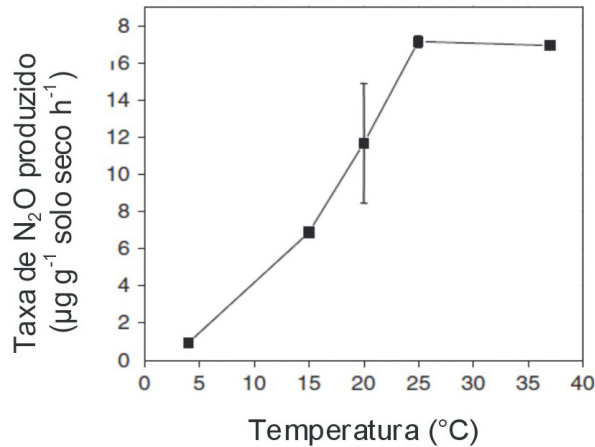


Figura 6. Taxas de produção potencial de N₂O determinada pela atividade da enzima desnitrificante. As temperaturas de incubação foram: 4, 15, 20, 25 e 37°C durante 20 dias. Os dados são média ± EP; n=2 (adaptada de Braker *et al.* 2010).

Figure 6. Rates of potential production of N₂O determined by denitrifying enzyme activity. The incubation temperatures were: 4, 15, 20, 25 and 37°C during 20 days. Data are mean ± SE; n=2 (adapted from Braker *et al.* 2010).

Braker *et al.* (2010), verificaram diretamente a influência da temperatura sobre a produção de N₂O em solos agrícolas, corroborando a hipótese de que a temperatura influencia a fisiologia das bactérias desnitrificantes: com o aquecimento do ambiente, as taxas metabólicas se mostram elevadas, produzindo mais N₂O até um ótimo de temperatura (Figura 6). Embora este resultado tenha sido obtido em solos, não é de nosso conhecimento um experimento semelhante em sedimento de ambientes aquáticos, porém, o resultado esperado seria semelhante, uma vez que essa regulação metabólica independe do tipo de sistema.

O valor de temperatura ótimo para as bactérias nitrificantes e desnitrificantes varia de 25° a 35°C, sendo registradas nessa faixa de temperatura as maiores taxas de atividade (Saad & Conrad 1993, Braker *et al.* 2010). Entretanto, em muitos ambientes onde a temperatura não é ideal, alcançando valores consideravelmente abaixo ou acima do ótimo, verificamos a ocorrência de atividade microbiana, o que está relacionado à capacidade de adaptação dos microrganismos da comunidade ecológica em questão a ambientes diferentes do ideal (Saad & Conrad 1993).

pH

O potencial hidrogeniônico (pH) é um parâmetro ambiental crucial para os processos do ciclo do N,

atuando, por exemplo, na proporção NH₃/NH₄⁺ na água. Em pH ácido, ocorre a predominância de NH₄⁺, em detrimento de NH₃, ocorrendo o inverso em pH alcalino (De Boer & Kowalchuk 2001, Bajwa *et al.* 2006). O controle exercido pelo pH sobre a produção de N₂O (Conrad 1996, Enwall *et al.* 2005) reflete-se indiretamente através do efeito do pH sobre a comunidade bacteriana, que pode regular a abundância e diversidade dos microorganismos (Enwall *et al.* 2005).

Como as bactérias nitrificantes têm preferência por assimilar NH₃ em detrimento do NH₄⁺, a nitrificação apresenta taxas mais elevadas em ambientes alcalinos (Kowalchuk & Stephen 2001, Nugroho *et al.* 2007). Sua influência sobre a produção de N₂O pela oxidação aeróbica da amônia ainda é discutida na literatura devido à variação de dados encontrados (Mørkved *et al.* 2007). O processo de nitrificação heterotrófica apresenta alta produção de N₂O em pH ácido, mas não há muitos estudos sobre esse processo e sua relação com o pH (Mørkved *et al.* 2007).

O pH também atua diretamente sobre as enzimas desnitrificantes óxido nitroso redutases, que reduzem N₂O a N₂ (Tiedje 1988), cuja atividade aumenta com o aumento do pH do ambiente, até alcançar o seu ótimo. Quando o pH do ambiente é baixo, a produção da enzima diminui, podendo chegar a ficar inativa, ocasionando uma elevada produção de N₂O (Äeuhel & Äimek 2011). Na medida em que o pH

aumenta, a proporção de N_2O produzido em relação ao N_2 diminui (Äeuhel & Äimek 2011).

MATÉRIA ORGÂNICA

A relevância da matéria orgânica para processos microbianos está relacionada a disponibilidade de compostos orgânicos que são fonte de carbono e energia para microrganismos heterotróficos, como bactérias desnitrificantes e nitrificantes heterotróficas, e como fonte de substrato para os autotróficos, como as nitrificantes autotróficas.

Para processos microbianos heterotróficos, como a desnitrificação e a nitrificação heterotrófica, a presença de matéria orgânica no meio é um fator regulador limitante. Sua disponibilidade no ambiente é dependente de carbono orgânico para obtenção de energia. A labilidade dessa matéria orgânica também é um fator importante para a eficiência desses processos. Esse é o caso da nitrificação heterotrófica e da desnitrificação, que necessitam da energia oriunda de matéria orgânica dissolvida como fonte de energia (Farquharson & Baldock 2008).

Na revisão feita por Piña-Ochoa & Alvarez-Cobelas (2006), as taxas de desnitrificação foram avaliadas de acordo com a disponibilidade de carbono orgânico em diferentes ecossistemas aquáticos, incluindo oceanos, lagos, rios e estuários. Em baixas

concentrações, as taxas foram significativamente inferiores às encontradas em ambientes com grande quantidade de carbono (Figura 7). Esse padrão encontrado está diretamente relacionado com o fornecimento de substrato para o crescimento bacteriano que, além de estimular o consumo de oxigênio, permite que o ambiente torne-se anóxico e propício para a desnitrificação (Seitzinger 1988, Pina-Ochoa & Alvarez-Cobelas 2006). Todavia, a disponibilidade de carbono orgânico regula de diferentes maneiras a produção de N_2O pois, em presença de específicos substratos de carbono, a enzima óxido nitroso redutase recebe estímulo diferenciado, o que gera uma discrepância entre as taxas de desnitrificação e a produção efetiva de N_2O (Morley & Baggs 2010).

EMISSÃO DE N_2O POR AMBIENTES AQUÁTICOS

LAGOS E RESERVÁTORIOS

Lagos e reservatórios são corpos aquáticos que recebem aporte de água com matéria orgânica e nutrientes advindos de rios e tributários, o que os torna suscetíveis ao processo de eutrofização de origem antrópica (Huttunen *et al.* 2003, Liikanen & Martikainen 2003). Segundo Mengis *et al.* (1997), zonas pelágicas aparentemente não contribuem significativamente para a emissão de N_2O (Tabela 1), fato que pode ser explicado pela baixa oxigenação das camadas mais profundas da água, mantendo o sedimento anóxico. Dessa forma, a nitrificação é inibida, não produzindo NO_3^- , e diminuindo a produção de N_2O e N_2 via desnitrificação. No entanto, o aporte terrestre de carbono e nutrientes pode alterar esta condição (Huttunen *et al.* 2003). A cascata de reservatórios do Rio Tietê apresenta uma mudança do estado trófico, passando de eutrófico para oligotrófico da nascente para a foz. Os reservatórios mais eutróficos apresentam taxas de desnitrificação significativamente mais elevadas (Abe *et al.* 2003). Como consequência, as concentrações de N_2O na água destes ambientes também são mais elevadas. Além disso, observou-se uma variação temporal nas concentrações de N_2O nestes reservatórios, demonstrando que eles são uma fonte de N_2O para atmosfera (Abe *et al.* 2003). A maioria dos poucos estudos existentes em reservatórios e lagos ocorrem

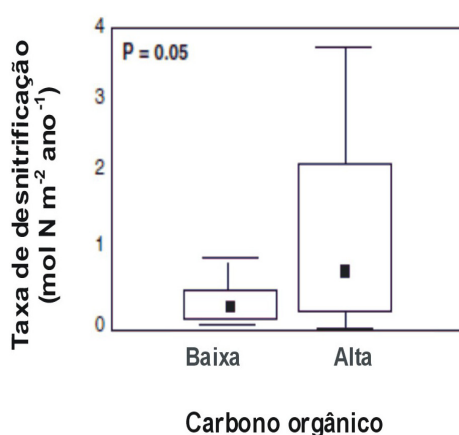


Figura 7. Box-whisker plot das taxas de desnitrificação em diferentes ecossistemas aquáticos em baixa e alta concentração de carbono orgânico ($< 10mg.g^{-1}$). Teste de Mann-Whitney comparando os dados de baixo e alto carbono (adaptada de Piña-Ochoa & Alvarez-Cobelas 2006).

Figure 7. Box-whisker plot of denitrification rates in different aquatic ecosystems in low and high concentration of organic carbon ($< 10mg.g^{-1}$). Mann-Whitney test comparing the data of low and high carbon (adapted from Piña-Ochoa & Alvarez-Cobelas 2006).

em ambientes temperados, que apresentam baixas taxas de emissão de N₂O, fazendo com que pouca atenção seja direcionada para esses sistemas, se comparado com ecossistemas terrestres (Liu *et al.* 2011).

RIOS

Rios são sistemas lóticos, onde a água está em constante movimento devido à correnteza, que representam uma ligação entre sistemas terrestres e aquáticos, como lagos, manguezais, estuários e oceanos (Yang *et al.* 2011), onde nutrientes orgânicos e inorgânicos, bem como gases, são transportados das zonas terrestres. Muitas vezes zonas agrícolas adjacentes aos rios são responsáveis pela eutrofização desses ecossistemas através da lixiviação de compostos lábeis aplicados ao solo (Kroeze & Seitzinger 1998).

Essa frequente lixiviação de diferentes compostos a partir de sistemas terrestres, naturais ou artificiais, influenciam os processos biogeoquímicos que ocorrem no sedimento e na água, refletindo na taxa de emissão de gases, logo no fluxo de N₂O (Guimarães & de Mello 2008). Porém, poucos estudos têm mensurado diretamente o fluxo de N₂O em rios (Cole & Caraco 2001, Clough *et al.* 2011), principalmente em ambientes tropicais (Guimarães & de Mello 2008).

Analisando, assim, os dados de fluxo de N₂O de rios (Tabela 1), verificamos valores de fluxo de N₂O bastante variados, indo de negativos, indicando consumo de N₂O atmosférico, e baixos (-9,6; 0,56 e 2,4 µg N₂O-N m⁻² h⁻¹, por exemplo) a valores bastante elevados, chegando a 2000 µg N₂O-N m⁻² h⁻¹. Essa variabilidade, além dos diferentes fatores físicos e biogeoquímicos de cada rio, pode estar atrelada a velocidade da água, grau de turbulência e ao aporte de nitrogênio de diferentes origens, que podem influenciar a taxa de troca gasosa na interface água-atmosfera.

PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO

As planícies de inundação têm sido reconhecidas pela sua relevante importância no que diz respeito à manutenção da diversidade da fauna e flora, bem como a prevenção de alagamentos, por reter o excesso de

águas (Whitaker & Matvienko 1992). Essas são áreas naturais governadas por um regime de inundação periódico, com alternância de nível d'água de cheia/seca. A zona litorânea desses sistemas são áreas-chave (*hot spots*) para a produção e emissão de N₂O, pois o solo exposto é oxigenado na época da seca, quando ocorre o processo de nitrificação, ocasionando muitas vezes o acúmulo de NO₃⁻ no solo. Quando este solo é inundado, acaba por ficar anóxico, o que proporciona as condições ideais para o processo de desnitrificação consumir o NO₃⁻ acumulado. Como consequência deste processo, também ocorre a produção de N₂O (Figueiredo 2012). Além disso, as chuvas no período da seca também permitem que haja produção de N₂O, tanto pela nitrificação incompleta quanto pela desnitrificação. Isso mostra a regulação exercida pelo ciclo periódico das águas sobre os processos microbianos (Akatsuka & Mitamura 2010) em um tipo de ecossistema que apresenta grande disponibilidade de matéria orgânica alóctone e autóctone (Alho *et al.* 1988). A presença dessa matéria orgânica estimula a desnitrificação e, com isso, a emissão de N₂O (Metay *et al.* 2011).

MANGUEZAL E ESTUÁRIO

Também sob influência constante de águas, ambientes costeiros, como os manguezais, estuários e marismas, têm recebido maior atenção no que diz respeito ao papel dos microorganismos no ciclo do N, diante do aumento da eutrofização de ambientes marinhos (Rysgaard *et al.* 1993, Fernandes *et al.* 2010). Em áreas de manguezal, os nutrientes nitrogenados (NH₄⁺ e NO₃⁻) disponibilizados pelas águas costeiras regulam a atividade de bactérias nitrificantes e desnitrificantes, pois a variação do nível d'água é constante e diária. Além disso, a temperatura se mostra um fator abiótico determinante nos processos do ciclo do N nesses sistemas (Poulin *et al.* 2007), que estão localizados, em sua maioria, nas áreas tropicais. Outra questão que deve ser destacada é o fato dos sedimentos de manguezais serem anaeróbicos, uma vez que são encharcados a maior parte do tempo, e, como seu sedimento apresenta elevadas concentrações de matéria orgânica, o processo de desnitrificação é favorecido. Fernandes *et al.* (2010) demonstraram que a desnitrificação era o principal processo responsável pela produção de

N₂O no manguezal de Goa, Índia. Estima-se que o 13% do fluxo total global da área coberta por estuários
fluxo de N₂O oriundo de manguezais corresponda a (Corredor *et al.* 1999).

Tabela 1: Fluxos de N₂O em ecossistemas aquáticos ou influenciados por água ($\mu\text{g N}_2\text{O-N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). C (carbono %); N (nitrogênio %) (adaptada de Huttunen *et al.* 2003, Mengis *et al.* 1997, Allen *et al.* 2011, Zhang *et al.* 2010 e Liu *et al.* 2011).

Table 1: N₂O fluxes in aquatic ecosystems influenced by water ($\mu\text{g N}_2\text{O-N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). C (carbon %); N (nitrogen %) (adapted from Huttunen *et al.* 2003, Mengis *et al.* 1997, Allen *et al.* 2011, Zhang *et al.* 2010 e Liu *et al.* 2011).

Local	Ecossistema	pH _{H₂O}	C	N	Fluxo de N ₂ O	Referência
Rio Brisbane, Rio Logan, Baía Moreton oeste e leste Queensland/Austrália	Manguezal	-	-	-	¹ 28,3± 2,2 a 201,9±29,8	Allen <i>et al.</i> 2011
Queensland/Austrália	Manguezal	-	-	-	² 6,5±1,5 a 26,5±1,5	Kreuzwieser <i>et al.</i> 2003
Muthupet/Índia	Manguezal	7,3	-	-	*-2 a 14 *-3 a 13	Krithika <i>et al.</i> 2008
Rio Brisbane, Queensland/Austrália	Rio	-	-	-	5 a 68	Allen <i>et al.</i> 2007
Bird Island/Porto Rico	Manguezal	-	-	-	342,3	Corredor <i>et al.</i> 1999
STP/Porto Rico	Manguezal com despejo de esgoto tratado	-	-	-	5,3	Corredor <i>et al.</i> 1999
Recife Enrique/Porto Rico	Recife de coral	-	-	-	11	Corredor <i>et al.</i> 1999
Tuven, Goa/Índia	Manguezal	-	3,58	-	1320	Fernandes <i>et al.</i> 2010
Divar, Goa/Índia	Manguezal	-	3,16	-	4400	Fernandes <i>et al.</i> 2010
Costa sudoeste/Porto Rico	Manguezal	-	-	-	2,08	Munoz-Hincapie <i>et al.</i> 2002
Ilha de Magueyes/Porto Rico	Manguezal	-	-	-	22,5	Bauza <i>et al.</i> 2002
Península de Mornington/Austrália	Manguezal	-	-	-	<3	Livesley & Andrusiak 2012
Marshland/China	Área Pantanosa	7,4	-	-	21,8	Yao <i>et al.</i> 2010
Estuário Tamar/Ingalterra	Estuário	-	-	-	13,64 a 48,4	Law <i>et al.</i> 1992
Changjiang/China	Estuário	-	-	-	*3,96 *7,7	Zhang <i>et al.</i> 2010
Colne/Inglaterra	Estuário	-	-	-	399,8	Robinson <i>et al.</i> 1998
Rio Sena/Paris	Rio/Estuário	-	-	-	22,1 a 57,1	Garnier <i>et al.</i> 2006
Yangtze/China	Estuário	-	-	-	4480	Wang <i>et al.</i> 2009
Rio Hudson/EUA	Rio	-	-	-	3,2	Cole & Caraco 2001
Rio Colne/Inglaterra	Rio	-	-	-	0,56 a 2,4	Dong <i>et al.</i> 2002

Continuação Tabela 1

Local	Ecossistema	pH _{H2O}	C	N	Fluxo de N ₂ O	Referência
Rio Swaleouse/Inglaterra	Rio	-	-	-	196 a 1400	García-Ruiz <i>et al.</i> 1999
Rio South Plate/EUA	Rio	-	-	-	3,8 a 1358	McMahon & Dennehy 1999
Rio Neuse/EUA	Rio	-	-	-	-8,4 a 64,4	Stow <i>et al.</i> 2005
Rio Nafei/China	Rio	-	-	-	236,8	Yang <i>et al.</i> 2011
Rio Fengle/China	Rio	-	-	-	28,7	Yang <i>et al.</i> 2011
Rio Hangbu/China	Rio	-	-	-	11,6	Yang <i>et al.</i> 2011
Rio Hangou/China	Rio	-	-	-	2212	Wang <i>et al.</i> 2009
Rio Temmesjoki/ Finlândia	Rio	-	-	-	-9,6 a 60,4	Silvennoinen <i>et al.</i> 2008
Sitka stream/República Tcheca	Riacho	-	-	-	35,4	Hlavacova <i>et al.</i> 2006
Rio Ashburton/Nova Zelândia	Rio	-	-	-	23	Clought <i>et al.</i> 2011
Jiaozhou/China	Baía	-	-	-	*5,4 *11,1	Zhang <i>et al.</i> 2006
Tokyo/Japão	Baía	-	-	-	0,88 a 89,25	Hashimoto <i>et al.</i> 1999
Baía de Guanabara/Brasil	Baía	8,5	-	-	1,65	Guimarães & de Mello 2008
Hongjadu/China	Reservatório	-	-	-	6,3	Liu <i>et al.</i> 2011
Wujiangdu/China	Reservatório	-	-	-	8,9	Liu <i>et al.</i> 2011
Ibitinga/Brasil	Reservatório	-	-	-	282,87	Abe <i>et al.</i> 2003
Promissão/Brasil	Reservatório	-	-	-	7,99	Abe <i>et al.</i> 2003
Barra Bonita/Brasil	Reservatório	-	-	-	2,55	Abe <i>et al.</i> 2003
Lokka/Finlândia	Reservatório	-	-	-	*0,5 *3,85	Huttunen <i>et al.</i> 2003
Porttipahta/Finlândia	Reservatório	-	-	-	4,76	Huttunen <i>et al.</i> 2003
Jänkäläisenlampi Pond/ Finlândia	Reservatório	-	-	-	0,63	Huttunen <i>et al.</i> 2003
Kotsamolampi Pond/ Finlândia	Reservatório	-	-	-	0,26	Huttunen <i>et al.</i> 2003
Three Gorges/China	Reservatório	-	-	-	15,5	Chen <i>et al.</i> 2003
Lokka/Finlândia	Reservatório	-	-	-	-3,7 a 11,25	Huttunen <i>et al.</i> 2003
Lago Biwa/Japão	Lago	-	-	-	< 0,001	Akatsuka <i>et al.</i> 2010
Lago Nakawi/Japão	Lago	6,2	-	-	-6 a 13	Hirota <i>et al.</i> 2007
Okaro/Nova Zelândia	Lago	-	-	-	0,35	Downes 1991
Kevaton/Finlândia	Lago	-	-	-	1,26 a 7	Huttunen <i>et al.</i> 2003
Postilampi/Finlândia	Lago	-	-	-	*-0,2 *0,88	Huttunen - dados não publicados
Postilampi/Finlândia	Lago	-	-	-	12,8	Huttunen <i>et al.</i> 2003
Heinälampi/Finlândia	Lago	-	-	-	3,3	Huttunen - dados não publicados
Keväton/Finlândia	Lago	-	-	-	*-1,02 *-0,29	Huttunen - dados não publicados

Continuação Tabela 1

Local	Ecosistema	pH _{H2O}	C	N	Fluxo de N ₂ O	Referência
Vehmasjärvi/Finlândia	Lago	-	-	-	*-0,238 *10,8	Huttunen - dados não publicados
Mäkijärvi/Finlândia	Lago	-	-	-	*-0,44 *3,85	Huttunen - dados não publicados
Mochou/Antartica	Lago	5,5	0,64	0,11	3,1±6,7	Liu <i>et al.</i> 2011
Tuanjie/Antartica	Lago	5,5	6	1,02	2,5±2,8	Liu <i>et al.</i> 2011
Daming/Antartica	Lago	6,3	2,64	0,08	7,2±6,8	Liu <i>et al.</i> 2011
Baía Narragansett/EUA	Costa	-	-	-	0,44 a 40,48	Seitzinger & Kroeze 1998
Baía Tampa/EUA	Costa	-	-	-	41,8	Nishio <i>et al.</i> 1983
Baía de Tokyo/Japão	Costa	-	-	-	2,64 a 3,08	Koike & Terauchi 1996
Ernest/EUA	Lago	-	-	-	15,4	Seitzinger & Kroeze 1998
Lacawac/EUA	Lago	-	-	-	1,76	Seitzinger & Kroeze 1998
Alpnacher See/Suíça	Lago	-	-	-	3,96	Mengis <i>et al.</i> 1997
Brienzer See/Suíça	Lago	-	-	-	36,96	Mengis <i>et al.</i> 1997
Lac de Neuchâtel/ Alemanha	Lago	-	-	-	0,44	Mengis <i>et al.</i> 1997
Walen See/Suíça	Lago	-	-	-	13,64	Mengis <i>et al.</i> 1997
Baldegger See/Suíça	Lago eutrófico	-	-	-	13,2 a 30,8	Mengis <i>et al.</i> 1996

¹Coletas realizadas no verão. ²Coletas realizadas no inverno. *Dados referentes a coletas de ano diferentes, quando realizadas pelo mesmo autor e sistema aquático.

Comparação entre ecossistemas

A Tabela 1 mostra os valores de emissão de N₂O, que apresentam grande diferença entre si, sendo esta de até quatro ordens de magnitude. Esta variabilidade tão acentuada pode estar relacionada à quantidade de matéria orgânica e nutrientes que esses sistemas recebem, de origem natural ou antrópica, uma vez que esses ambientes têm variados estados tróficos, que alteram a produção de N₂O (Mengis *et al.* 1997). Além disso, provavelmente encontramos diferenças metodológicas entre os artigos analisados, o que pode afetar os valores observados. Entretanto, essa imensa variabilidade enfatiza a importância dos fatores reguladores controlando o fluxo, individualmente em cada sistema, uma vez que características físico-químicas são particulares a cada ambiente, principalmente em ecossistemas

fechados, como é o caso de lagos e reservatórios (Allen *et al.* 2011).

As taxas de emissão de N₂O em diferentes sistemas aquáticos continentais foram comparadas entre si (Tabela 1). Através de um teste de normalidade (Kolmogorov-Smirnov), verificamos que os dados são não paramétricos e, para compará-los estatisticamente, utilizamos o Teste não paramétrico de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$) com Pós-Teste de Dunn (Figura 8). Dessa maneira, verificamos que os valores de emissão de N₂O de lagos são significativamente diferentes ($n=26$, ANOVA, $p < 0,05$) de manguezais, estuários e rios ($n=14$, 7 e 12, respectivamente), que não diferiram significativamente entre si (ANOVA, $p > 0,05$). O mesmo ocorreu para reservatórios ($n=12$), que apresentam a maioria dos valores absolutos na mesma faixa dos valores de lagos. Com isso, lagos e reservatórios emitem menos que os demais sistemas aquáticos.

Diante da influência dos fatores reguladores sobre o fluxo de N₂O que vimos acima, podemos entender porque, em lagos, grande parte dos dados de fluxo de N₂O é reduzido, com valores variando entre -1 e 3,9 μg N₂O-N m⁻² h⁻¹. Além disso, encontramos valores de fluxo elevados para lagos, com ordem de grandeza semelhante à dos manguezais. Porém, são poucos os dados com elevado valor de emissão (3696 μg N₂O-N m⁻² h⁻¹) em lagos, enquanto que, em manguezais, notamos que grande parte dos valores é mais elevada (apesar de um menor número de dados compilados). Isto indica uma influência positiva da variação do nível d'água do mar sobre a produção e emissão de N₂O. Os fluxos de reservatórios seguiram um padrão de emissão semelhante ao encontrado para lagos, uma vez que são sistemas semelhantes.

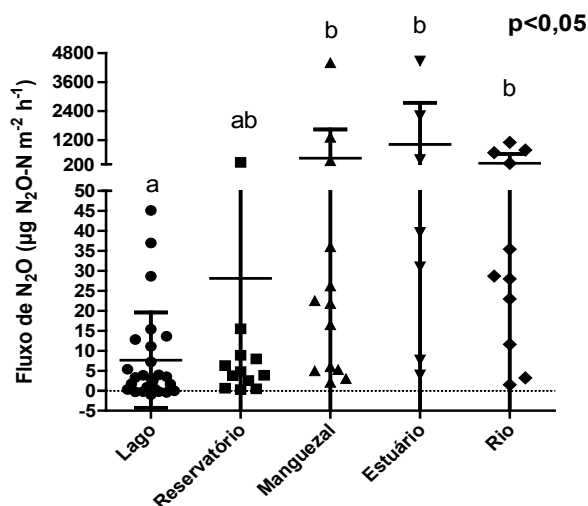


Figura 8. Fluxos de N₂O (μg N₂O-N m⁻² h⁻¹) de sistemas sob influência permanente ou temporária de água de diversas localidades do mundo, calculados com dados apresentados na Tabela 1. Símbolos representam a mediana de cada grupo e barras representam a faixa de interquartil (25-75%): lago (círculo, n=26; 3,2; 0,26-11,53%), reservatório (quadrado, n=12; 4,305; 1,11-8,673%), manguezal (triângulo, n=14; 22,15; 5,21-171,9%), estuário (triângulo invertido, n=7; 39,6; 7,7-221,2%), rio (losango, n=12; 32,05; 14,45-570%).

Figure 8. N₂O fluxes (μg N₂O-N m⁻² h⁻¹) of systems under permanent or temporary water influence from various localities around the world, calculated using data presented in the Table 1. Symbols represent the median of each group and bars represent interquartile range (25-75%): lake (circle, n=26; 3,2; 0,26-11,53%), reservoir (square, n=12; 4,305; 1,11-8,673%), mangrove (triangle, n=14; 22,15; 5,21-171,9%), estuary (inverted triangle, n=7; 39,6; 7,7-221,2%), river (lozenge, n=12; 32,05; 14,45-570%).

Os maiores valores de fluxo de N₂O foram observados em estuários e manguezais, seguido dos valores de rios. Em manguezais e estuários, o grau de oxigenação do sedimento é bastante variável ao longo

do dia devido à alternância do nível de maré, além de outros parâmetros que também variam, como pH e concentração de nutrientes. Nestes ecossistemas, a produção interna de NO₃⁻, principal fator regulador da desnitrificação, está relacionada à presença de oxigênio, que apresenta uma maior variabilidade. No caso dos lagos e reservatórios, estes muitas vezes apresentam condições anóxicas próximas ao sedimento, fato que inibe a produção de NO₃⁻ via nitrificação (processo aeróbico). Este resultado sugere que a variação da coluna d'água aparentemente favorece a ocorrência de condições para produção e emissão de N₂O.

Também deve ser considerado o fato de que manguezais e estuários recebem grande aporte de nitrogênio de origem externa (despejo de esgoto e entrada de água do mar e rio) e de origem interna (floresta de mangue), que podem favorecer e fornecer substrato para os processos formadores de N₂O (Fernandes *et al.* 2010). Lagos e reservatórios são ambientes mais estáveis do que manguezais, estuários e rios e esta característica faz com que a variabilidade em fatores como pH e concentrações de nutrientes seja menor, favorecendo uma maior estabilidade de processos e, conseqüentemente, uma menor produção e emissão de N₂O.

AGRADECIMENTOS: Esse estudo contou com o apoio financeiro do CNPq, CAPES e PETROBRAS, além da colaboração do Prof.Dr. Ralf Conrad, do Instituto Max Planck (Marburg/Alemanha).

REFERÊNCIAS

ABE, D.S.; MATSUMURA-TUNDISI, T.; ROCHA, O. & TUNDISI, J.G. 2003. Denitrification and bacterial community structure in the cascade of six reservoirs on a tropical river in Brazil. *Hydrobiologia*, 504: 67-76, <http://dx.doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008509.47900.fc>

ÄEUHEL, J.Ä. & AIMEK, M. 2011. Proximal and distal control by pH of denitrification rate in a pasture soil. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 141: 230-233, <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2011.02.016>

AKATSUKA, T. & MITAMURA, O. 2010. Response of denitrification rate associated with wetting and drying cycles in a littoral wetland area of Lake Biwa, Japan. *Limnology*, 12: 127-135, <http://dx.doi.org/10.1007/s10201-010-0329-x>

- ALHO, C.J.R.; LACHER, T.E. & GONCALVES, H.C. 1988. Environmental Degradation in the Pantanal Ecosystem - in Brazil, the Worlds Largest Wetland Is Being Threatened by Human Activities. *Bioscience*, 38: 164-171, <http://dx.doi.org/10.2307/1310449>
- ALLEN, D.E.; DALAL, R.C.; RENNENBERG, H.; MEYER, R.L.; REEVES, S. & SCHMIDT, S. 2007. Spatial and temporal variation of nitrous oxide and methane flux between subtropical mangrove sediments and the atmosphere. *Soil Biology & Biochemistry*, 39: 622-631, <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.09.013>
- ALLEN, D.E.; DALAL, R.C.; RENNENBERG, H. & SCHMIDT, S. 2011. Seasonal variation in nitrous oxide and methane emissions from subtropical estuary and coastal mangrove sediments, Australia. *Plant Biology*, 13:126-133, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1438-8677.2010.00331.x>
- ANDERSON, I.C.; POTM, M.; HOMSTEAD, J. & BURDIGE, D. 1993. A Comparison of NO and N₂O Production by the Autotrophic Nitrifier *Nitrosomonas-Europaea* and the Heterotrophic Nitrifier *Alcaligenes-Faecalis*. *Applied and Environmental Microbiology*, 59: 3525-3533.
- ARP, D.J. & STEIN, L.Y. 2003. Metabolism of inorganic N compounds by ammonia-oxidizing bacteria. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*, 38: 471-495, <http://dx.doi.org/10.1080/10409230390267446>
- BAJWA, K.S.; ANEJA, V.P. & ARYA, S.P. 2006. Measurement and estimation of ammonia emissions from lagoon-atmosphere interface using a coupled mass transfer and chemical reactions model, and an equilibrium model. *Atmospheric Environment*, 40: S275-S286, <http://dx.doi.org/10.1016/j.atmosenv.2005.12.076>
- BALOTA, E.L. & AULER, P.A.M. 2011. Soil Carbon and Nitrogen Mineralization under Different Tillage Systems and Permanent Groundcover Cultivation between Orange Trees. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 33: 637-648, <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452011005000071>
- BARRETT, J.E. & BURKE, I.C. 2002. Nitrogen Retention in Semiarid Ecosystems Across a Soil Organic-Matter Gradient. *Ecological Applications*, 12: 878-890, [http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0878:NRISEA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0878:NRISEA]2.0.CO;2)
- BASTVIKEN, S.K.; ERIKSSON, P.G.; MARTINS, I.; NETO, J.M.; LEONARDSON, L. & TONDESKI, K. 2003. Potential nitrification and denitrification on different surfaces in a constructed treatment wetland. *Journal of Environmental Quality*, 32: 2414-2420.
- BAUZA, J.F.; MORELL, J.M. & CORREDOR, J.E. 2002. Biogeochemistry of nitrous oxide production in the red mangrove (*Rhizophora mangle*) forest sediment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55: 679-704, <http://dx.doi.org/10.1006/ecss.2001.0913>
- BERNOT, M.J. & DODDS, W.K. 2005. Nitrogen Retention, Removal, and Saturation in Lotic Ecosystems. *Ecosystems*, 8: 442-453, <http://dx.doi.org/10.1007/s10021-003-0143-y>
- BERNTSON, G.M. & ABER, J.D. 2000. Fast nitrate immobilization in N saturated temperate forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 32: 151-156, [http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00132-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00132-7)
- BOLLMANN, A. & CONRAD, R. 1998. Influence of O₂ availability on NO and N₂O release by nitrification and denitrification in soils. *Global Change Biology*, 4: 387-396, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00161.x>
- BRAKER, G. & CONRAD, R. 2011. Diversity, structure, and size of N₂O-producing microbial communities in soils – What matters for their functioning? *Advances in Applied Microbiology*, 75: 33-70, <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-387046-9.00002-5>
- BRAKER, G.; SCHWARZ, J. & CONRAD, R. 2010. Influence of temperature on the composition and activity of denitrifying soil communities. *Fems Microbiology Ecology*, 73: 134-148.
- CHEN, H.; YUAN, X.; GAO, Y.; WU, N.; ZHU, D & WANG, J. 2010. Nitrous oxide emissions from newly created littoral marshes in the drawdown area of the Three Gorges reservoir, China. *Water air soil pollut*, 211: 25-33, <http://dx.doi.org/10.1007/s11270-009-0277-4>
- CLOUGH, T.J.; BUCKTHOUGHT, L.E.; CASCIOTTI, K.L.; KELLIHER, F.M. & JONES, P.K. 2011. Nitrous Oxide Dynamics in a Braided River System, New Zealand. *Journal of Environmental Quality*, 40: 1532-1541, <http://dx.doi.org/10.2134/jeq2010.0527>
- COLE, J.J. & CARACO, N.F. 2001. Emissions of nitrous oxide (N₂O) from a tidal, freshwater river, the Hudson River, New York. *Environmental Science & Technology*, 35: 991-996, <http://dx.doi.org/10.1021/es0015848>
- CONRAD, R. 1996. Soil Microorganisms as Controllers of Atmospheric Trace Gases (H₂, CO, CH₄, OCS, N₂O, and NO). *Microbiological Reviews*, 60: 609-640.
- CORREDOR, J.E.; MORELL, J.M. & BAUZA, J. 1999. Atmospheric nitrous oxide fluxes from mangrove sediments. *Marine Pollution Bulletin*, 38: 473-478, [http://dx.doi.org/10.1016/S0025-326X\(98\)00172-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0025-326X(98)00172-6)

- DARROUZET-NARDI, A. & BOWMAN, W.D. Hot Spots of Inorganic Nitrogen Availability in an Alpine-Subalpine Ecosystem, Colorado Front Range. *Ecosystems*, 14: 848-863, <http://dx.doi.org/10.1007/s10021-011-9450-x>
- DAVIDSON, E.A.; MATSON, P.A.; VITOUSEK, P.M.; RILEY, R.; DUNKIN, K.; GARCIA-MENDEZ, G. & MAASS, J.M. 1993. Processes Regulating Soil Emissions of NO and N₂O in a Seasonally Dry Tropical Forest. *Ecology*, 74: 130-139, <http://dx.doi.org/10.2307/1939508>
- DE BOER, W. & KOWALCHUK, G.A. 2001. Nitrification in acid soils: micro-organisms and mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 33: 853-866, [http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00247-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00247-9)
- DONG, L.F.; NEDWELL, D.B.; UNDERWOOD, G.J.C.; THORNTON, D.C.O. & RUSMANA, I. 2002. Nitrous oxide formation in the Colne Estuary, England: the central role of nitrite. *Applied and Environmental Microbiology*, 68: 1240-1249, <http://dx.doi.org/10.1128/AEM.68.3.1240-1249.2002>
- DOWNES, M.T. 1991. The production and consumption of nitrate in an eutrophic lake during early stratification. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 122: 257-274.
- ENWALL, K.; PHILIPPOT, L. & HALLIN, S. 2005. Activity and composition of the denitrifying bacterial community respond differently to long-term fertilization. *Applied and Environmental Microbiology*, 71: 8335-8343, <http://dx.doi.org/10.1128/AEM.71.12.8335-8343.2005>
- FARQUHARSON, R. & BALDOCK, J. 2008. Concepts in modelling N₂O emissions from land use. *Plant and Soil*, 309:147-167, <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-007-9485-0>
- FENNEL, K.; BRADY, D.; DITORO, D.; FULWEILER, R.W.; GARDNER, W.S.; GIBLIN, A.; MCCARTHY, M.J.; RAO, A.; SEITZINGER, S.; THOUVENOT-KORPPOO, M. & TOBIAS, C. 2009. Modeling denitrification in aquatic sediments. *Biogeochemistry*, 93: 159-178, <http://dx.doi.org/10.1007/s10533-008-9270-z>
- FERNANDES, S.O.; BHARATHI, P.A.L.; BONIN, P.C. & MICHOTÉY, V.D. 2010. Denitrification: An Important Pathway for Nitrous Oxide Production in Tropical Mangrove Sediments (Goa, India). *Journal of Environmental Quality*, 39: 1507-1516, <http://dx.doi.org/10.2134/jeq2009.0477>
- FIENCKE, C.; SPIECK, E. & BOCK, E. 2006. Nitrifying Bacteria. Pp. 255-276. In: D. Werner & W.E. Newton (eds.). Nitrogen Fixation in Agriculture, Forestry, Ecology and the Environment. Springer Netherlands, Amsterdam. 371p.
- FIGUEIREDO, V.F. 2012. Influência da inundação sobre emissões de óxido nitroso (N₂O) em áreas tropicais. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 90p.
- FORSTER, P.; RAMASWAMY, V.; ARTAXO, P.; BERNTSEN, T.; BETTS, R.; FAHEY, D.W.; HAYWOOD, J.; LEAN, J.; LOWE, D.C.; MYHRE, G.; NGANGA, J.; PRINN, R.; RAGA, G.; SCHULZ, M. & VAN DORLAND, R. 2007. Changes in atmospheric constituents and in radiative forcing. Pp. 129-234. In: S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor & H.L. Miller (eds.). Climate Change 2007: The physical science basis. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido e Nova York. 1008p.
- FRAME, C.H. & CASCIOTTI, K.L. 2010. Biogeochemical controls and isotopic signatures of nitrous oxide production by a marine ammonia-oxidizing bacterium. *Biogeosciences*, 7: 2695-2709.
- GARCÍA-RUIZ, R.; PATTINSON, S.N. & WHITTON, B.A. 1999. Nitrous oxide production in the river swale-ouse, North-East England. *Water Research*, 33: 1231-1237.
- GARNIER, J.; CÉBRON, A.; TALLEC, G.; BILLEN, G.; SEBILO, M. & MARTINEZ, A. 2006. Nitrogen behavior and nitrous oxide emission in the tidal Seine River estuary (France) as influenced by human activities in the upstream watershed. *Biogeochemistry*, 77: 305-326, <http://dx.doi.org/10.1007/s10533-005-0544-4>
- GODDE, M. & CONRAD, R. 1999. Immediate and adaptational temperature effects on nitric oxide production and nitrous oxide release from nitrification and denitrification in two soils. *Biology and Fertility of Soils*, 30: 33-40, <http://dx.doi.org/10.1007/s003740050584>
- GUIMARÃES, M. & DE MELLO, W.Z. 2008. Nitrous oxide fluxes at the air-sea interface in Guanabara bay. *Química Nova*, 31: 1613-1620.
- HADEN, V.R.; XIANG, J.; PENG, S.; KETTERINGS, Q.M.; HOBBS, P. & DUXBURY, J.M. 2011. Ammonia toxicity in aerobic rice: use of soil properties to predict ammonia volatilization following urea application and the adverse effects on germination. *European Journal of Soil Science*, 62: 551-559, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01346.x>
- HARRISON, J.A.; MATSON, P.A. & FENDORF, S.E. 2005. Effects of a diel oxygen cycle on nitrogen transformations and greenhouse gas emissions in a eutrophied subtropical stream. *Aquatic Sciences*, 67: 308-315, <http://dx.doi.org/10.1007/s00027-005-0776-3>

- HASHIMOTO, S.; GOJO, K.; SENDAI, N. & OTSUKI, A. 1999. Nitrous oxide emission from coastal Waters in Tokyo Bay. *Marine Environmental Research*, 47: 213-223.
- HAYATSU, M.; TAGO, K. & SAITO, M. 2008. Various players in the nitrogen cycle: Diversity and functions of the microorganisms involved in nitrification and denitrification. *Soil Science and Plant Nutrition*, 54: 33-45, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1747-0765.2007.00195.x>
- HIROTA, M.; SENGA, Y.; SEIKE, Y.; NOHARA, S. & KUNII, H. 2007. Fluxes of carbon dioxide, methane and nitrous oxide in two contrastive fringing zones of coastal lagoon, Lake Nakami, Japan. *Chemosphere*, 68: 597-603, <http://dx.doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.01.002>
- HLAVÁČOVÁ, E.; RULÍK, M.; CÁP, L. & MACH, V. 2006. Greenhouse gas (CO₂, CH₄, N₂O) emissions to the atmosphere from a small lowland stream in Czech Republic. *Archiv fur Hydrobiologie*, 165: 339-353, <http://dx.doi.org/10.1127/0003-9136/2006/0165-0339>
- HUTTUNEN, J.T.; ALM, J.; LIKANEN, A.; JUUTINEN, S.; LARMOLA, T.; HAMMAR, T.; SILVOLA, J. & MARTIKAINEN, P.J. 2003. Fluxes of methane, carbon dioxide and nitrous oxide in boreal lakes and potential anthropogenic effects on the aquatic greenhouse gas emissions. *Chemosphere*, 52: 609-621, [http://dx.doi.org/10.1016/S0045-6535\(03\)00243-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0045-6535(03)00243-1)
- INSELSBACHER, E.; UMANA, N.H.N.; STANGE, F.C.; GORFER, M.; SCHÜLLER, E.; RIPKA, K.; ZECHMEISTER-BOLTENSTERN, S.; HOOD-NOVOTNY, R.; STRAUSS, J. & WANEK, W. 2010. Short-term competition between crop plants and soil microbes for inorganic N fertilizer. *Soil Biology and Biochemistry*, 42: 360-372, <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.019>
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2001. Climate Change 2001: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Cambridge University Press, Reino Unido e Nova York. 1042p.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Cambridge University Press, Reino Unido e Nova York. 1008p.
- JAYAWEERA, G.R. & MIKKELSEN, D.S. 1991. Assessment Of Ammonia Volatilization From Flooded Soil Systems. *Advances in Agronomy*, 45: 303-356, [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60044-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60044-9)
- JOHN, R.; DALLING, J.W.; HARMS, K.E.; YAVITT, J.B.; STALLARD, R.F.; MIRABELLO, M.; HUBBELL, S.P.; VALENCIA, R.; NAVARRETE, H.; VALLEJO, M. & FOSTER, R.B. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 864-869, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0604666104>
- JOHNSON, M.T.; LISS, P.S.; BELL, T.G.; LESWORTH, T.J.; BAKER, A.R.; HIND, A.J.; JICKELLS, T.D.; BISWAS, K.F.; WOODWRAD, E.M.S. & GIBB, S.W. 2008. Field observations of the ocean-atmosphere exchange of ammonia: Fundamental importance of temperature as revealed by a comparison of high and low latitudes. *Global Biogeochemical Cycles*, 22: GB1019, <http://dx.doi.org/10.1029/2007GB003039>
- KAMPSCHEREUR, M.J.; TEMMINK, H.; KLEEREBEZEM, R.; JETTEN, M.S.M. & VAN LOOSDRECHT, M.C.M. 2009. Nitrous oxide emission during wastewater treatment. *Water Research*, 43: 4093-4103, <http://dx.doi.org/10.1016/j.watres.2009.03.001>
- KOIKE, I. & TERAUCHI, K. 1996. Fine scale distribution of nitrous oxide in marine sediments. *Marine Chemistry*. 52: 185-193.
- KOOL, D.M.; DOLFING, J.; WRAGE, N. & VAN GROENIGEN, J.W. 2011. Nitrifier denitrification as a distinct and significant source of nitrous oxide from soil. *Soil Biology Biochemistry*, 43: 174-178, <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.09.030>
- KOWALCHUK, G.A. & STEPHEN, J.R. 2001. Ammonia-oxidizing bacteria: A model for molecular microbial ecology. *Annual Review of Microbiology*, 55: 485-529, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.micro.55.1.485>
- KREMEN, A.; BEAR, J.; SHAVIT, U. & SHAVIV, A. 2005. Model demonstrating the potencial for coupled nitrification denitrification in soil aggregates. *Environmental Science Technology*, 39: 4180-4188, <http://dx.doi.org/10.1021/es048304z>
- KREUZWIESER, J.; BUCHOLZ, J. & RENNENBERG, H. 2003. Emission of methane and nitrous oxide by Australian mangrove ecosystems. *Plant Biology*, 5: 423-431.
- KRITHIKA, K.; PURVAJA, R. & RAMESH, R. 2008. Fluxes of methane and nitrous oxide from an Indian mangrove. *Current Science*, 94: 218-224.
- KROEZE, C. & SEITZINGER, S.P. 1998. Nitrogen inputs to rivers, estuaries and continental shelves and related nitrous oxide emissions in 1990 and 2050: a global model. *Nutrient Cycling Agroecosystems*, 52: 195-212, <http://dx.doi.org/10.1023/A:1009780608708>
- KUSCHK, P.; WIESSNER, A.; KAPPELMEYER, U.; WEISSBRODT, E.; KASTNER, M. & STOTTMEISTER,

- U. 2003. Annual cycle of nitrogen removal by a pilot-scale subsurface horizontal flow in a constructed wetland under moderate climate. *Water Research*, 37: 4236-4242, [http://dx.doi.org/10.1016/S0043-1354\(03\)00163-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0043-1354(03)00163-5)
- LAW, C.S.; REES, A.P. & OWENS, N.J.P. 1992. Nitrous oxide: Estuarine sources and atmospheric flux. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 35: 301-314, [http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714\(05\)80050-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714(05)80050-2)
- LIIKANEN, A. & MARTIKAINEN, P.J. 2003. Effect of ammonium and oxygen on methane and nitrous oxide fluxes across sediment-water interface in a eutrophic lake. *Chemosphere*, 52: 1287-1293, [http://dx.doi.org/10.1016/S0045-6535\(03\)00224-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0045-6535(03)00224-8)
- LIU, Y.; ZHU, R.; MA, D.; XU, H.; LUO, Y.; HUANG, T. & SUN, L. 2011. Temporal and spatial variations of nitrous oxide fluxes from the littoral zones of three alga-rich lakes in coastal Antarctica. *Atmospheric Environment*, 45: 1464-1475, <http://dx.doi.org/10.1016/j.atmosenv.2010.12.017>
- LIVESLEY, S. & ANDRUSIAK, S.M. 2012. Temperate mangrove and salt marsh sediments are a small methane and nitrous oxide source but important carbon store. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 97: 19-27, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2011.11.002>
- LORENZEN, J.; LARSEN, L.H.; KJAER, T. & REVSBECH, N.P. 1998. Biosensor determination of the microscale distribution of nitrate, nitrate assimilation, nitrification, and denitrification in a diatom-inhabited freshwater sediment. *Applied and Environmental Microbiology*, 64: 3264-3269.
- MA, W.K.; BEDARD-HAUGHN, A.; SICILIANO, S.D. & FARRELL, R.E. 2008. Relationship between nitrifier and denitrifier community composition and abundance in predicting nitrous oxide emissions from ephemeral wetland soils. *Soil Biology Biochemistry*, 40: 1114-1123, <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.12.004>
- MALHI, S.S.; MCGILL, W.B. & NYBORG, M. 1990. Nitrate losses in soils: Effect of temperature, moisture and substrate concentration. *Soil Biology and Biochemistry*, 22: 733-737, [http://dx.doi.org/10.1016/0038-0717\(90\)90150-X](http://dx.doi.org/10.1016/0038-0717(90)90150-X)
- MAMILOV, A.S. & DILLY, O.M. 2002. Soil microbial eco-physiology as affected by short-term variations in environmental conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 34: 1283-1290, [http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00071-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00071-8)
- MCCLAIN, M.E.; BOYER, E.W.; DENT, C.L.; GERGEL, S.E.; GRIMM, N.B.; GROFFMAN, P.M.; HART, S.C.; HARVEY, J.W.; JOHNSTON, C.A.; MAYORGA, E.; MCDOWELL, W.H. & PINAY, G. 2003. Biogeochemical hot spots and hot moments at the interface of terrestrial and aquatic ecosystems. *Ecosystems*, 6: 301-312, <http://dx.doi.org/10.1007/s10021-003-0161-9>
- MCMAHON, P.B. & DENNEHY, K.F. 1999. N₂O emissions from a nitrogen-enriched river. *Environmental Science Technology*, 33: 21-25, <http://dx.doi.org/10.1021/es980645n>
- MENGIS, M.; GACHTER, R. & WEHRLI, B. 1996. Nitrous oxide emissions to the atmosphere from an artificially oxygenated lake. *Limnology and Oceanography*, 41: 548-553.
- MENGIS, M.; GACHTER, R. & WEHRLI, B. 1997. Sources and sinks of nitrous oxide (N₂O) in deep lakes. *Biogeochemistry*, 38: 281-301, <http://dx.doi.org/10.1023/A:1005814020322>
- METAY, A.; CHAPUIS-LARDY, L.; FINDELING, A.; OLIVER, R.; MOREIRA, J.A.A. & FELLER, C. 2011. Simulating N₂O fluxes from a Brazilian cropped soil with contrasted tillage practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 140: 255-263, <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2010.12.012>
- MILLER, A.E.; SCHIMEL, J.P.; SICKMAN, J.O.; SKEEN, K.; MEIXNER, T. & MELACK, J.M. 2009. Seasonal variation in nitrogen uptake and turnover in two high-elevation soils: mineralization responses are site-dependent. *Biogeochemistry*, 93: 253-270, <http://dx.doi.org/10.1007/s10533-009-9301-4>
- MØRKVED, P.T.; DÖRSCH, P. & BAKKEN, L.R. 2007. The N₂O product ratio of nitrification and its dependence on long-term changes in soil pH. *Soil Biology and Biochemistry*, 39: 2048-2057, <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.03.006>
- MORLEY, N. & BAGGS, E.M. 2010. Carbon and oxygen controls on N₂O and N₂ production during nitrate reduction. *Soil Biology and Biochemistry*, 42: 1864-1871, <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.07.008>
- MUÑOZ-HINCAPIÉ, M.; MORELL, J.M. & CORREDOR, J.E. 2002. Increase of nitrous oxide flux to the atmosphere upon nitrogen addition to red mangroves sediments. *Marine Pollution Bulletin*, 44: 992-996.
- NICOLAISEN, M.H.; RISGAARD-PETERSEN, N.; REVSBECH, N.P.; REICHARDT, W. & RAMSING, N.B. 2004. Nitrification-denitrification dynamics and community structure of ammonia oxidizing bacteria in a high yield irrigated Philippine rice field. *FEMS: Microbiology Ecology*, 49: 359-369, <http://dx.doi.org/10.1016/j.femsec.2004.04.015>
- NISHIO, T.; KOIKE, I. & HATTORI, A. 1983. Estimates of denitrification and nitrification in coastal and estuarine sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, 45: 444-450.

- NUGROHO, R.A.; ROLING, W.F.M.; LAVERMAN, A.M. & VERHOEF, H.A. 2007. Low nitrification rates in acid scots pine forest soils are due to pH-related factors. *Microbial Ecology*, 53: 89-97, <http://dx.doi.org/10.1007/s00248-006-9142-9>
- OTTOSEN, L.D.M.; RISGAARD-PETERSEN, N. & NIELSEN, L.P. 1999. Direct and indirect measurements of nitrification and denitrification in the rhizosphere of aquatic macrophytes. *Aquatic Microbial Ecology*, 19: 81-91, <http://dx.doi.org/10.3354/ame019081>
- PEREZ, T.; GARCIA-MONTIEL, D.; TRUMBORE, S.; TYLER, S.; DE CAMARGO, P.; MOREIRA, M.; PICCOLO, M. & CERRI, C. 2006. Nitrous oxide nitrification and denitrification N-15 enrichment factors from Amazon forest soils. *Ecological Applications*, 16: 2153-2167, [http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2153:NONADN\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2153:NONADN]2.0.CO;2)
- PILEGAARD, K.; SKIBA, U.; AMBUS, P.; BEIER, C.; BRUGGEMANN, N.; BUTTERBACH-BAHL, K.; DICK, J.; DORSEY, J.; DUYZER, J.; GALLAGHER, M.; GASCHÉ, R.; HORVATH, L.; KITZLER, B.; LEIP, A.; PIHLATIE, M.K.; ROSENKRANZ, P.; SEUFERT, G.; VESALA, T.; WESTRATE, H. & ZECHMEISTER-BOLTENSTERN, S. 2006. Factors controlling regional differences in forest soil emission of nitrogen oxides (NO and N₂O). *Biogeosciences*, 3: 651-661, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-3-651-2006>
- PIÑA-OCHOA, E. & ALVAREZ-COBELAS, M. 2006. Denitrification in aquatic environments: A cross-system analysis. *Biogeochemistry*, 81: 111-130, <http://dx.doi.org/10.1007/s10533-006-9033-7>
- POULIN, P.; PELLETIER, E. & SAINT-LOUIS, R. 2007. Seasonal variability of denitrification efficiency in northern salt marshes: An example from the St. Lawrence Estuary. *Marine Environmental Research*, 63: 490-505, <http://dx.doi.org/10.1016/j.marenvres.2006.12.003>
- RAVISHANKARA, A.R.; DANIEL, J.S. & PORTMANN, R.W. 2009. Nitrous oxide (N₂O): The dominant ozone-depleting substance emitted in the 21st century. *Science*, 326: 123-125, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1176985>
- REDDY, K.R.; PATRICK, W.H. & LINDAU, C.W. 1989. Nitrification-Denitrification at the Plant Root-Sediment Interface in Wetlands. *Limnology and Oceanography*, 34: 1004-1013, <http://dx.doi.org/10.4319/lo.1989.34.6.1004>
- ROBINSON, A.D.; NEDWELL, D.B.; HARRISON, R.M. & OGILVIE, B.G. 1998. Hypernutriented estuaries as sources of N₂O emission to the atmosphere: the estuary of the River Colne, Essex, UK. *Marine Ecology Progress Series*, 164: 59-71, <http://dx.doi.org/10.3354/meps164059>
- ROSS, D.S. & WEMPLE, B.C. 2011. Soil nitrification in a large forested watershed, Ranch Brook (Vermont), mirrors patterns in smaller northeastern USA catchments. *Forest Ecology and Management*, 262: 1084-1093, <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.002>
- RYSGAARD, S.; RISGAARD-PETERSEN, N.; NIELSEN, L.P. & REVSBECH, N.P. 1993. Nitrification and Denitrification in Lake and Estuarine Sediments Measured by the N-15 Dilution Technique and Isotope Pairing. *Applied and Environmental Microbiology*, 59: 2093-2098.
- SAAD, O. & CONRAD, R. 1993. Temperature-Dependence of Nitrification, Denitrification, and Turnover of Nitric-Oxide in Different Soils. *Biology and Fertility of Soils*, 15: 21-27, <http://dx.doi.org/10.1007/BF00336283>
- SANTORO, A.L. & ENRICH-PRAST, A. 2011. Regulação microbiológica da disponibilidade de nitrogênio em ecossistemas aquáticos continentais. *Oecologia Australis*, 15: 213-235, <http://dx.doi.org/10.4257/oeco.2011.1502.03>
- SASAKI, H.; MARUYAMA, G.; SUZUKI, H.; NONAKA, J.; SATO, M.; SASAKI, T.; OHTA, M. & NAKAI, Y. 2002. Characterization of ammonia-assimilating bacteria in a lagoon for wastewater from a paddock of dairy cattle. *Animal Science Journal*, 73: 73-76, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1344-3941.2002.00004.x>
- SCHIMMEL, J.P. & GULLEDGE, J. 1998. Microbial community structure and global trace gases. *Global Change Biology*, 4: 745-758, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00195.x>
- SCHMIDT, B.H.M.; KALBITZ, K.; BRAUN, S.; FUÄY, R.; MCDOWELL, W.H. & MATZNER, E. 2011. Microbial immobilization and mineralization of dissolved organic nitrogen from forest floors. *Soil Biology and Biochemistry*, 43: 1742-1745, <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.04.021>
- SCOTT, J.T.; MCCARTHY, M.J.; GARDNER, W.S. & DOYLE, R.D. 2008. Denitrification, dissimilatory nitrate reduction to ammonium, and nitrogen fixation along a nitrate concentration gradient in a created freshwater wetland. *Biogeochemistry*, 87: 99-111, <http://dx.doi.org/10.1007/s10533-007-9171-6>
- SEITZINGER, S.P. 1988. Denitrification in Fresh-Water and Coastal Marine Ecosystems - Ecological and Geochemical Significance. *Limnology and Oceanography* 33: 702-724, http://dx.doi.org/10.4319/lo.1988.33.4_part_2.0702

- SEITZINGER, S.P. & KROEZE, C. 1998. Global distribution of nitrous oxide production and N inputs in freshwater and coastal marine ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, 12: 93-113, <http://dx.doi.org/10.1029/97GB03657>
- SEITZINGER, S.; HARRISON, J.A.; BOHLKE, J.K.; BOUWMAN, A.F.; LOWRANCE, R.; PETERSON, B.; TOBIAS, C. & VAN DRECHT, G. 2006. Denitrification across landscapes and waterscapes: A synthesis. *Ecological Applications*, 16: 2064-2090, [http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2064:DALAWA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2064:DALAWA]2.0.CO;2)
- SILVENNOINEN, H.; LIIKANEN, A.; RINTALA, J. & MARTIKAINEN, P.J. 2008. Global distribution Greenhouse gas fluxes from the eutrophic Temmsjoki River and its Estuary in the Liminganlahti Bay (the Baltic Sea). *Biogeochemistry*, 90: 193-208.
- STOW, C.A.; WALKER, J.T.; CARDOCH, L.; SPENCE, P. & GERON, C. 2005. N₂O emissions from streams in the Neuse river watershed, North Carolina. *Environmental Science Technology*, 39: 6999-7004, <http://dx.doi.org/10.1021/es0500355>
- TIEDJE, J.M. 1988. Ecology of Denitrification and Dissimilatory Nitrate Reduction to Ammonium. Pp. 179-244. In: A.J.B. Zehnder (ed.). *Biology of Anaerobic Microorganisms*. John Wiley & Sons, New York. 872p.
- WANG, D.; CHEN, Z.; SUN, W.; HU, B. & XU, S. 2009. Methane and nitrous oxide concentration and emission flux of Yangtze Delta plain river net. *Science in China series B: Chemistry*, 52: 652-661, <http://dx.doi.org/10.1007/s11426-009-0024-0>
- WERNER, C.; BUTTERBACH-BAHL, K.; HAHS, E.; HICKLER, T. & KIESE, R. 2007. A global inventory of N₂O emissions from tropical rainforest soils using a detailed biogeochemical model. *Global Biogeochemical Cycles*, 21: 1-18, <http://dx.doi.org/10.1029/2006GB002909>
- WHITAKER, V. & MATVIEKO, B. 1992. A Method for the Study of N₂O Evolution in Tropical Wetlands. *Hydrobiologia*, 230: 213-218, <http://dx.doi.org/10.1007/BF00036567>
- WRAGE, N.; VELTHOF, G.L.; VAN BEUSICHEM, M.L. & OENEMA, O. 2001. Role of nitrifier denitrification in the production of nitrous oxide. *Soil Biology and Biochemistry*, 33: 1723-1732, [http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00096-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00096-7)
- YANG, L.B.; YAN, W.J.; MA, P. & WANG, J.N. 2011. Seasonal and diurnal variations in N(2)O concentrations and fluxes from three eutrophic rivers in Southeast China. *Journal of Geographical Sciences*, 21: 820-832, <http://dx.doi.org/10.1007/s11442-011-0882-1>
- YAO, Z.; WOLF, B.; CHEN, W.; BUTTERBACH-BAHL, K.; BRÜGGEMANN, N.; WIESMEIER, M.; DANNENMANN, M.; BLAN, B. & ZHENG, X. 2010. Spatial variability of N₂O, CH₄ and CO₂ fluxes within the Xilin River catchment of Inner Mongolia, China: a soil core study. *Plant Soil*, 331: 341-359, <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-009-0257-x>
- ZHANG, G.; ZHANG, J.; XU, J. & ZHANG, F. 2006. Distributions, sources and atmospheric fluxes of nitrous oxide in Jiaozhou Bay. *Estuarine, coastal and shelf science*, 68: 557-566, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2006.03.007>
- ZHANG, G.L.; ZHANG, J.; LIU, S.M.; REN, J.L. & ZHAO, Y.C. 2010. Nitrous oxide in the Changjiang (Yangtze River) Estuary and its adjacent marine area: Riverine input, sediment release and atmospheric fluxes. *Biogeosciences*, 7: 3505-3516, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-7-3505-2010>
- ZHU, W.-X. & WANG, W. 2011. Does soil organic matter variation affect the retention of ¹⁵NH₄⁺ and ¹⁵NO₃⁻ in forest ecosystems? *Forest Ecology and Management*, 261: 675-682, <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2010.11.024>

Submetido em: 13/05/2012

Aceito em: 23/06/2012