# Estudos integrados em ecossistema. Estação Ecológica de Jataí

**Organizado por**:
José Eduardo dos Santos, José Salatiel Rodrigues Pires, Luiz Eduardo Moschini.
São Carlos : EdUFSCar, 2006. 4 volume.

**ISBN:** 85-7600-083-0
**Palavras Chave:** 1. Ecossistema. 2. Estação Ecológica de Jataí (SP). I. Título.

# Modelo matemático da capacidade heterotrófica de uma lagoa marginal (Lagoa do Infernão, Luiz Antônio, SP - Brasil)

**Antonio, R. M.[1] & Bianchini Jr., I.[1,2]**

**Abstract – Mathematical model of the heterotrophic capacity of an oxbow lake (Infernão Lake, Luiz Antônio, SP - Brazil) –** A mathematical model was developed in order to describe the seasonal variations of the heterotrophy potential of a marginal oxbow lake of the Mogi-Guaçu River floodplain (Infernão Lake, SP, Brazil: 21º33'-21º37'S; 47º45'-47º57'W). Aiming to verify the variations of the lagoon heterotrophy capacity, consumptions of dissolved oxygen (DO) and glucose were monthly determined in incubations of water samples. It was verified that the period with higher heterotrophic capacity occurred in the autumn (April and May); such results suggested that the cycling capacity had been affected by climate changes and by the Mogi-Guaçu River hydrological regime. Considering the temperature, the glucose and the concentrations of N and P as force functions, the model was not well adequate to simulate the temporal variations of the heterotrophy potentials. Using stepwise partial multiple regressions, other abiotic variables were selected, which were related to the differences between the experimental data and those from the deterministic model (glucose aerobic and anaerobic decay and DO consumption coefficients). After including such variables, the model satisfactorily calculated the variations of the heterotrophy coefficients. The determination coefficients ($r^2$) from linear regressions between the simulations and the experimental data were 0.90 (DO consumption), 0.77 (glucose aerobic decay) and 0.86 (glucose anaerobic decay).

**Keywords**: *mathematical model; oxygen consumption; aerobic and anaerobic decay; oxbow lake; heterotrophy coefficients; Mogi-Guaçu River.*

**Resumo –** Um modelo matemático foi desenvolvido com o intuito de descrever as variações sazonais do potencial de heterotrofia de uma lagoa marginal da planície de inundação do Rio Mogi-Guaçu (Lagoa do Infernão, SP, Brasil: 21º33'-21º37'S; 47º45'-47º57'W). Para estimar as variações da capacidade heterotrófica da lagoa, mensalmente os consumos de oxigênio dissolvido (OD) e de glicose foram determinados em incubações de amostras de água. Verificou-se que a maior capacidade heterotrófica ocorreu no outono (abril e maio); tais resultados sugerem que os processos de ciclagem tenham sido afetados pelo clima e pelo regime hidrológico

1 PPG-ERN/UFSCar. e-mail: <pantonio@iris.ufscar.br>.
2 Departamento de Hidrobiologia/UFSCar. e-mail: <irineu@power.ufscar.br>.

do Rio Mogi-Guaçu. Considerando a temperatura, a glicose e as concentrações de N e P como funções de força, o modelo não foi capaz de simular as variações temporais dos potenciais de heterotrofia de modo satisfatório. Utilizando regressões parciais múltiplas *stepwise*, selecionaram-se outras variáveis limnológicas que se relacionaram com as diferenças entre os dados experimentais e os calculados pelo modelo determinístico (coeficientes de decomposição aeróbia e anaeróbia da glicose e de consumo de OD). Após a inclusão de tais variáveis, o modelo calculou satisfatoriamente as variações dos coeficientes de heterotrofia. Os coeficientes de determinação ($r^2$) das regressões lineares entre as simulações e os dados experimentais foram 0,90 (consumo de OD), 0,77 (decomposição aeróbia da glicose) e 0,86 (decomposição anaeróbia da glicose).

**Palavras-chave**: *modelo matemático; consumos de oxigênio; decomposição aeróbia e anaeróbia; lagoa marginal; coeficientes de heterotrofia; Rio Mogi-Guaçu.*

# Introdução

O bacterioplâncton exerce papel importante na dinâmica de nutrientes e do carbono orgânico nos ecossistemas aquáticos (Cotner, 2000). A matéria orgânica que entra na cadeia de detritos sofre ação microbiana, que transfere energia e matéria para os níveis tróficos superiores sob os efeitos da retroalimentação (Wetzel, 1995). Nos processos heterotróficos, os fatores abióticos determinam as amplitudes das taxas de decomposição (Swift et al., 1979); esses fatores, em geral, afetam os metabolismos dos microorganismos, tais como as taxas de respiração e a capacidade enzimática (Dilly et al., 2001). As variações ambientais envolvem mudanças nos fatores abióticos, tais como o potencial de oxi-redução e a temperatura; nesse contexto, estudos prévios têm demonstrado que, em ecossistemas tropicais, os processos de decomposição são consideravelmente mais sensíveis à temperatura do que à produção primária (Brown et al., 1994).

Com base nas variações dos fatores bióticos e abióticos de ecossistemas aquáticos e considerando que as taxas de decomposição resultam do sinergismo entre eles, esse processo pode ser descrito por equações matemáticas que estabelecem as taxas como uma função das alterações das variáveis ambientais (Antonio & Bianchini Jr., 2003). Neste trabalho, propõe-se um modelo matemático para estimar a capacidade heterotrófica de uma lagoa marginal, considerando as relações de causa e feito de cada função de força (fatores bióticos e abióticos) sobre os coeficientes de decomposição. As hipóteses adotadas para a elaboração do modelo foram: 1) as variáveis ambientais determinam as taxas de ciclagem de materiais alterando as taxas metabólicas dos decompositores; 2) as variações das taxas de heterotrofia em ambientes aquáticos podem ser modeladas matematicamente com base no conhecimento das propriedades heterotróficas da comunidade (por exemplo, capacidade enzimática) e utilizando os fatores ambientais como condicionantes ou funções de força; e 3) as taxas de consumo da matéria orgânica dissolvida e de oxigênio dissolvido são processos indicadores das taxas de decomposição em ambientes aquáticos.

# Materiais e Métodos

## Descrição da área de estudo

A Lagoa do Infernão, localizada na Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antônio, SP, Brasil, 21º33'-21º37'S, 47º45'-47º57'W), é uma das 14 lagoas que se encontram na planície de inundação do Rio Mogi-Guaçu, no trecho da estação ecológica (Santos et al., 2001). Tais lagoas são meandros abandonados que foram isolados do canal do rio por erosão e sedimentação (Suzuki & Esteves, 2000). Essa lagoa é pequena (3,05 ha), rasa (3,7 m) e pode conectar-se com o rio durante os períodos de cheia (Feresin & Santos, 2000). O clima da região é caracterizado por duas estações: uma chuvosa e com temperaturas elevadas (de novembro a março) e outra seca e com temperaturas baixas (de abril a outubro). O Rio Mogi-Guaçu apresenta regime unimodal de inundação, isto é, condições potenciais de inundar a planície uma vez por ano (normalmente entre dezembro e fevereiro), quando geralmente ocorrem eventos de inundação de curtos períodos (Ballester & Santos, 2000). Durante este estudo, quase toda a superfície da lagoa encontrou-se colonizada por *Scirpus cubensis*; embora outras macrófitas também tenham sido observadas (por exemplo, *Panicum pernambucensis*, *Eichhornia azurea* e *Cabomba piauhyensis*).

## Determinações das variáveis limnológicas

Para determinar a dinâmica das variáveis abióticas da lagoa, foram conduzidos inventários limnológicos mensais de setembro de 1993 a agosto de 1994. Amostras (da superfície, do meio e do fundo) de água da lagoa foram coletadas com garrafa de Van Dorn e, em seguida, foram misturadas. Tais amostras integradas foram utilizadas nos experimentos de incubação e em análises. As variáveis consideradas no inventário foram: 1) temperatura do ar e da água (T; termômetro de mercúrio); 2) pH (potenciometria); 3) condutividade elétrica (CE; condutivímetro); 4) oxigênio dissolvido (OD; método de Winkler, Golterman & Clymo, 1971); 5) transparência ($Z_{DS}$; disco de Secchi); 6) profundidade (Z; profundímetro); nitrogênio orgânico total (NOT) e dissolvido (NOD); método titulométrico de Kjedhal (Allen et al., 1974); 7) nitrato dissolvido ($NO_3^-$), fósforo total (PT) e dissolvido total (PDT); (métodos colorimétricos; Mackereth et al., 1978); 8) substâncias húmicas totais (SHT; método colorimétrico; Stevenson, 1982); 9) matéria orgânica do sedimento (MOS; combustão; Allen et al., 1974); e 10) carboidratos totais dissolvidos (CTD; método colorimétrico; Dubois et al., 1956).

## Verificação do potencial de heterotrofia

Tendo o propósito de determinar a variação do potencial de heterotrofia da lagoa, com as amostras de água (obtidas a cada mês) foram preparadas incubações (aeróbias e anaeróbias) enriquecidas com glicose. Para tanto, no laboratório, alíquotas foram filtradas com lã de vidro e depositadas em garrafas de 300 ml (n = 5). A concentração final de glicose nas incubações aeróbias (n = 3; sendo utilizadas duas garrafas para descrever os decréscimos das concentrações de glicose e uma para determinar o consumo de OD) foi 17 mg $L^{-1}$ e, nas anaeróbias, 30,0 mg $L^{-1}$ (n = 2). As incubações foram mantidas no escuro e sob temperatura controlada (21ºC ± 2ºC). Para manter os meios aeróbios, as soluções foram regularmente aeradas e, para a manutenção dos meios anaeróbios, as incubações foram borbulhadas regularmente com nitrogênio gasoso.

Os decréscimos das concentrações de OD e de glicose foram monitorados até o 15º dia. Os valores foram corrigidos subtraindo os valores obtidos de meios não enriquecidos (cinco garrafas preparadas em paralelo). Considerando que na decomposição aeróbia o consumo de OD esteja relacionado à oxidação dos recursos orgânicos e admitindo que tais processos possam ser representados por cinéticas de primeira ordem (Jφrgensen, 1994; Antonio & Bianchini Jr., 2003), os consumos de OD e de glicose foram descritos de acordo com as equações 1 e 2, respectivamente. Para estimar os coeficientes de consumo ($k_1$ e $k_3$, "capacidade heterotrófica"), as concentrações de OD e de glicose foram ajustadas aos modelos cinéticos por regressões não lineares (algoritmo iterativo de Levenberg-Marquardt), de acordo com Press et al. (1993),

$$\frac{dC_{OC}}{dt} = k_1 C_{OD} - k_2 C_{OD} \quad (1)$$

em que: $C_{OC}$ = consumo acumulado de OD; $C_{OD}$ = concentração de OD; $k_1$ = coeficiente de consumo de OD ($dia^{-1}$); $k_2$ = coeficiente de aeração ($dia^{-1}$) em decorrência de procedimentos metodológicos (abertura das garrafas para determinação das concentrações de OD); t = tempo.

$$\frac{dC_{Glicose}}{dt} = -k_3 C_{Glicose} \quad (2)$$

em que: $dC_{Glicose}$ = variação da concentração de glicose durante decomposição aeróbia e anaeróbia; $k_3$ = coeficiente global de perda de massa da glicose em decorrência do crescimento de microorganismos, da formação de substâncias húmicas e da oxidação ($dia^{-1}$).

## Modelo determinístico

Experimentos adicionais foram preparados para descrever os efeitos das concentrações de nitrogênio e fósforo sobre os potenciais de heterotrofia da lagoa. Para tanto, utilizaram-se as amostras de água da lagoa (com e sem adição de glicose e OD), que foram incubadas sob condições controladas (21ºC ± 2ºC; no escuro). As concentrações estabelecidas para as incubações enriquecidas com nitrogênio foram: de 0 (sem enriquecimento) a 5,0 mg $L^{-1}$ de $NaNO_3$. Para as incubações enriquecidas com fósforo, foram estabelecidas concentrações de 0 a 299 μg $L^{-1}$ de $KH_2PO_4$. Os coeficientes cinéticos obtidos ($k_1$ e $k_3$) foram ajustados ao modelo proposto por Michaelis-Menten (Voet & Voet, 1995); a partir desses ajustes, foi possível estimar as constantes de Michaelis-Menten para o nitrogênio ($K_N$) e o fósforo ($K_p$).

Para considerar os efeitos da temperatura e das concentrações de glicose, foram empregados parâmetros cinéticos relacionados a essas variáveis. Com relação à temperatura (tanto para os consumos aeróbios como para os anaeróbios), foram utilizadas constantes θ específicas; a constante θ é um parâmetro relacionado ao parâmetro fisiológico $Q_{10}$ ($\theta = Q10^{0,1}$), e o $k_{ref}$ é o coeficiente de reação (nesse caso, o potencial de heterotrofia) na temperatura de referência (nesse caso, 20ºC). Neste estudo foram adotados os seguintes valores: θ = 1,01 e $k_{ref}$ = 0,32 $dia^{-1}$ para o consumo aeróbio da glicose; θ = 1,12 e $k_{ref}$ = 0,27 $dia^{-1}$ para o consumo anaeróbio da glicose; θ = 1,20 e $k_{ref}$ = 0,02 $dia^{-1}$ para o consumo de oxigênio (Antonio & Bianchini Jr., 2002). A constante de Michaelis-Menten ($K_{Gluc}$) adotada na descrição do efeito da concentração de glicose na decomposição e no consumo de OD foi 2,8 mg $L^{-1}$ (Bitar & Bianchini Jr., 1994). Após incluir esses coeficientes, o modelo do potencial de heterotrofia foi descrito de acordo com a Equação 3,

$$k_{(t)} = k_{ref}\,\theta^{(T-20)}\left(\frac{[N_t]}{K_N+[N_t]}+\frac{[P_t]}{K_F+[P_t]}+\frac{[Glic_t]}{K_{Glic}+[Glic_t]}\right) \quad (3)$$

em que: $k_{(t)}$ = coeficiente teórico de heterotrofia ($dia^{-1}$); θ = coeficiente de ajuste da temperatura; $k_{ref}$ = coeficiente de heterotrofia na temperatura de referência (20ºC) ($dia^{-1}$); K = constante de Michaelis-Menten (concentração em que: kmáx/2; kmáx = coeficiente máximo de heterotrofia), para nitrogênio ($K_N$), fósforo ($K_p$) e glicose ($K_{Glic}$); [$N_t$], [$P_t$], [$Glic_t$] = variações das concentrações de nitrogênio, fósforo e glicose.

# Resultados e Discussão

## Coeficientes de heterotrofia e análise das variáveis de campo

Os resultados do inventário limnológico mostraram que, em geral, as concentrações de alguns compostos, como o nitrogênio orgânico total (NOT), o nitrogênio total dissolvido (NOD), fosfatos totais (PT) e fosfatos totais dissolvidos (PTD), apresentaram concentrações significativamente mais elevadas de dezembro a fevereiro (verão) (Tabela 1). Tais elevações foram associadas ao período de cheia, quando a lagoa se comunica com o rio por causa das inundações da planície, além dos freqüentes escoamentos superficiais decorrentes das chuvas típicas do verão nessa região.

**Tabela 1** Variação temporal das variáveis limnológicas da Lagoa do Infernão (T: temperatura; CE: condutividade elétrica; $Z_{SD}$: profundidade do disco de Secchi; Z: profundidade; CTD: carboidratos totais dissolvidos; SHT: substâncias húmicas totais; NOT: nitrogênio orgânico total; NOD: nitrogênio orgânico dissolvido; $NO_3^-$: nitrato; PT: fósforo total; PDT: fósforo dissolvido total; OD: oxigênio dissolvido; MOS: matéria orgânica do sedimento). DP: desvio-padrão.

| Data | T (ºC) | pH | CE (µS cm$^{-1}$) | $Z_{SD}$ (m) | Z (m) | CTD (mg L$^{-1}$) | SHT (mg L$^{-1}$) | NOT (mg L$^{-1}$) | NOD (mg L$^{-1}$) | $NO_3^-$ (mg L$^{-1}$) | PT (µg L$^{-1}$) | PDT (µg L$^{-1}$) | OD (mg L$^{-1}$) | MOS (%) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 29/9/93 | 22,7 | 5,2 | 17,3 | 2,00 | 4,50 | 9,30 | 1,59 | 1,41 | 0,71 | 0,00 | 12,34 | 7,23 | 0,70 | 28,2 |
| 26/10/93 | 25,9 | 5,7 | 23,5 | 1,62 | 3,84 | 3,71 | 2,10 | 1,14 | 0,65 | na | 14,53 | 6,50 | 1,10 | 27,9 |
| 29/11/93 | 27,5 | 5,8 | 17,0 | 1,35 | 4,40 | 3,27 | 0,93 | 0,93 | 0,56 | 0,00 | 5,77 | 5,03 | 0,90 | 30,3 |
| 17/12/93 | 21,0 | 5,5 | 26,6 | 1,37 | 3,32 | 1,65 | 1,10 | 0,91 | 0,71 | 3,61 | 12,34 | 6,50 | 1,20 | 29,2 |
| 24/1/94 | 27,3 | 5,5 | 21,1 | 1,90 | 3,55 | 2,66 | 1,55 | 1,00 | 0,58 | 5,57 | 13,80 | 9,42 | 1,20 | 28,8 |
| 23/2/94 | 29,2 | 5,3 | 15,6 | 1,91 | 3,65 | 3,10 | 1,68 | 1,58 | 1,10 | nd | 102,89 | 43,74 | 1,10 | 28,7 |
| 24/3/94 | 26,5 | 5,2 | 16,3 | 1,61 | 3,55 | 1,96 | 1,07 | 0,96 | 0,69 | 6,55 | 7,96 | 5,03 | 2,15 | 28,3 |
| 28/4/94 | 26,7 | 5,1 | 13,6 | 1,60 | 3,44 | 8,67 | 1,14 | 0,91 | 0,54 | 1,29 | 7,96 | 4,30 | 0,85 | 28,6 |
| 19/5/94 | 22,0 | 5,6 | 13,4 | 1,13 | 3,40 | 8,32 | 0,67 | 0,87 | 0,52 | 2,63 | 7,96 | 7,23 | 0,85 | 29,6 |
| 27/6/94 | 17,9 | 5,4 | 9,5 | 3,26 | 3,58 | 5,71 | 1,14 | 0,98 | 0,69 | 8,51 | 8,69 | 3,57 | 1,10 | 29,6 |
| 26/7/94 | 17,1 | 5,3 | 9,6 | 3,05 | 3,50 | 3,78 | 0,44 | 0,93 | 0,58 | 2,41 | 7,96 | 6,50 | 0,88 | 28,5 |
| 29/8/94 | 21,7 | 4,8 | 9,8 | 2,40 | 3,40 | 6,28 | 0,72 | 1,06 | 0,61 | 3,61 | 10,15 | 5,03 | 1,30 | 27,7 |
| Média | 23,78 | 5,38 | 16,09 | 1,93 | 3,68 | 4,87 | 1,18 | 1,06 | 0,66 | 5,92 | 17,70 | 9,17 | 1,12 | 2,.81 |
| D.P. | 3,95 | 0,28 | 5,48 | 0,66 | 0,38 | 2,71 | 0,48 | 0,22 | 0,15 | 8,04 | 26,97 | 11,00 | 0,37 | 0,77 |

nd: não disponível.

Durante o período de chuvas, as suspensões dos sedimentos da lagoa, juntamente às advecções de compostos dos interstícios dos sedimentos, decorrentes da turbulência, foram ainda processos contribuintes para a elevação da disponibilidade de nutrientes na lagoa; nesse contexto, as maiores concentrações de nutrientes ocorreram em fevereiro. No entanto, os resultados das incubações não acusaram variações marcantes nos coeficientes de heterotrofia (coeficientes de consumo de glicose – ambiente aeróbio e anaeróbio) e de OD em fevereiro (Tabela 2). Por outro lado, nesse período, foram registradas taxas mais elevadas de nitrificação e de fixação biológica do nitrogênio tanto para o sedimento quanto para a coluna d'água (Feresin & Santos, 2000; Ballester & Santos, 2000; respectivamente).

De acordo com outros estudos (Gianotti & Santos, 1997, 2000; Antonio & Bianchini Jr., 2000), os processos de desnitrificação, assim como os de formação de gases no sedimento, também apresentaram elevações significativas em suas taxas durante períodos de chuva.

**Tabela 2** Coeficientes experimentais de decomposição da glicose e de consumo de oxigênio dissolvido (OD).

| Meses | Decaimento aeróbio da glicose | | | Decaimento anaeróbio da glicose | | | Consumo de OD | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | k ($d^{-1}$) | erro | $r^2$ | k ($d^{-1}$) | erro | $r^2$ | k ($d^{-1}$) | erro | $r^2$ |
| set./93 | 0,162 | 0,013 | 0,96 | 0,191 | 0,014 | 0,97 | 0,147 | 0,030 | 0,92 |
| out./93 | 0,152 | 0,038 | 0,75 | 0,152 | 0,021 | 0,89 | 0,050 | 0,032 | 0,50 |
| nov./93 | 0,051 | 0,030 | 0,29 | 0,086 | 0,040 | 0,41 | 0,032 | 0,002 | 0,71 |
| dez./93 | 0,088 | 0,012 | 0,89 | 0,103 | 0,016 | 0,89 | 0,012 | 0,009 | 0,30 |
| jan./94 | 0,055 | 0,009 | 0,84 | 0,033 | 0,020 | 0,27 | 0,028 | 0,010 | 0,78 |
| fev./94 | 0,055 | 0,014 | 0,70 | 0,042 | 0,004 | 0,93 | 0,000 | 0,004 | 0,85 |
| mar./94 | 0,054 | 0,018 | 0,57 | 0,042 | 0,044 | 0,13 | 0,074 | 0,006 | 0,99 |
| abr./94 | 0,195 | 0,047 | 0,81 | 0,171 | 0,019 | 0,94 | 0,007 | 0,003 | 0,72 |
| maio/94 | 0,393 | 0,073 | 0,91 | 0,390 | 0,071 | 0,91 | 0,044 | 0,003 | 0,54 |
| jun./94 | 0,000 | 0,026 | 0,00 | 0,003 | 0,031 | 0,00 | 0,052 | 0,013 | 0,89 |
| jul./94 | 0,049 | 0,048 | 0,18 | 0,073 | 0,069 | 0,25 | 0,028 | 0,012 | 0,57 |
| ago./94 | 0,034 | 0,027 | 0,18 | 0,110 | 0,047 | 0,45 | 0,051 | 0,005 | 0,74 |

Com relação aos consumos de OD, o maior coeficiente foi verificado em setembro (começo da primavera); outra elevação ocorreu em março (final do período de chuvas). Nesse mesmo mês, as variáveis limnológicas que se destacaram foram: 1) baixa concentração de carboidratos (1,96 mg $L^{-1}$); 2) alta concentração de OD (2,15 mg $L^{-1}$); e 3) temperatura relativamente elevada (26,5ºC). Outro estudo demonstrou que, no período de chuvas, a entrada de nutrientes e de matéria orgânica nessa lagoa leva ao consumo acentuado de OD e ao estabelecimento de condições redutoras no sedimento (Gianotti, 1994).

Os coeficientes mais elevados de consumo de glicose (processos aeróbio e anaeróbio) foram registrados em abril e maio (Tabela 2). No inverno (de junho a agosto), os valores desses coeficientes diminuíram; coeficientes mais elevados também foram registrados na primavera (em setembro e outubro). Nos meses de abril e maio, as variáveis físicas e químicas apresentaram as seguintes condições: 1) queda de temperatura (26,7ºC em abril e 22,0ºC em maio); 2) pH baixo (abaixo de 6,0); 3) $Z_{SD}$ reduzido, apresentando o valor mais baixo em maio; 4) condutividade elétrica em torno de 13 μS $cm^{-1}$; 5) Z de aproximadamente 3,4 m; 6) concentrações de carboidratos

dissolvidos ligeiramente elevadas em comparação com o restante do ano (98,67 mg $L^{-1}$ em abril e 8,32 mg $L^{-1}$ em maio); 7) OD com a menor concentração (0,85 mg $L^{-1}$); e 8) as demais variáveis não apresentaram variação significativa. Nesse período, o sedimento normalmente constitui-se como uma fonte de nutrientes; tal período tem sido descrito como de pouca ou nenhuma inundação (Suzuki & Esteves, 2000). Os elevados coeficientes de consumo de glicose verificados em abril e maio podem ser decorrentes das fertilizações do período precedente (chuvas), em adição aos efeitos das demais variáveis abióticas discutidas anteriormente (por exemplo, aumento da temperatura, pH baixo, $Z_{DS}$ baixo). Para essa lagoa, Feresin & Santos (2000) descreveram elevadas taxas de nitrificação na coluna d'água em abril. Os autores argumentaram que a grande disponibilidade de $N\text{-}NH_4^+$, derivada da mineralização de material orgânico acumulado em períodos de chuva e da decomposição de macrófitas, associadas às condições favoráveis de oxigenação, pode ter influenciado a elevação das taxas durante o período de seca, assim como foi verificado neste estudo em relação às taxas de consumo de glicose.

A análise desses eventos sugere que, nesse ambiente, nas ciclagens dos detritos, ocorrem dois momentos de elevação das taxas; o primeiro relacionado aos processos característicos do período de chuva (por exemplo, aumento da profundidade, fragmentação de plantas e entrada de detritos) e o segundo ligado a eventos subseqüentes de variação da temperatura com tendência ao resfriamento (por exemplo, morte de macrófitas aquáticas e incremento das fontes de detritos autóctones). Nesse contexto, é importante considerar que, em abril e maio, a temperatura ainda esteve elevada o suficiente (26,7°C e 22°C, respectivamente) para manter taxas de ciclagem mais elevadas.

## Modelagem

As funções de força (variáveis) selecionadas para a elaboração do modelo foram: temperatura, concentrações de nutrientes (N e P) e uma fonte de carbono (glicose). Essa escolha fundamentou-se em verificações experimentais prévias de que: 1) em regiões tropicais, as lagoas marginais são ambientes favoráveis para a fixação biológica de nitrogênio (Ballester & Santos, 2000); 2) o fósforo é liberado durante a decomposição e lise de células fitoplanctônicas, e a maioria do fósforo de origem algal sofre decomposição bacteriana (Kraus, 1964 *apud* Wetzel, 1983); 3) em adição às outras variáveis abióticas, a temperatura tem importância global como fator condicionante dos processos metabólicos (Kirchman & Rich, 1996); e 4) a liberação extracelular de substratos orgânicos dissolvidos pode ser a principal fonte de carbono e energia para bactérias planctônicas (Wetzel, 1983).

A partir de experimentos que verificaram os efeitos das concentrações de nitrogênio e fósforo sobre os processos heterotróficos, foi possível calcular o kmáx e as constantes de Michaelis-Menten (Tabela 3).

Em relação ao consumo de OD, a constante de Michaelis-Menten ($K_N$) foi igual a 29,1 μg $L^{-1}$ N. Quanto ao decaimento da glicose sob condição aeróbia, obteve-se $K_N$ = 20,9 μg $L^{-1}$ N e, sob condição anaeróbia, $K_N$ = 12,1 μg $L^{-1}$ N. Desse modo, o consumo de OD foi considerado o processo menos eficiente, pois requer elevadas concentrações de nitrogênio para alcançar o coeficiente máximo. Tais resultados também indicaram que normalmente esses compostos nitrogenados não devem ser considerados fatores limitantes. Considerando que as concentrações de nitrato (N) são muito mais elevadas que a correspondente ao $K_N$, possivelmente o controle devido a esse elemento decorreram das relações N/P. Os resultados sugerem que, sob baixas concentrações de nitrato, a tomada de

matéria orgânica via imobilização (por exemplo, assimilação bacteriana) foi o processo dominante, em comparação com a oxidação; nesse caso, há de se considerar a predominância dos organismos anaeróbios facultativos, assim como as estequiometrias dos processos. Paralelamente, os produtos gerados podem variar em função da qualidade do substrato e dos organismos.

**Tabela 3** Coeficientes de perda de massa da glicose como uma função das concentrações de nitrogênio e fósforo ($r^2$: coeficiente de determinação dos ajustes dos dados experimentais ao modelo cinético de Michaelis-Menten).

| **Nitrogênio** | | | | **Fósforo** | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| **concentração** | **aeróbio** | **anaeróbio** | | **concentração** | **anaeróbio/ aeróbio** | |
| $NaNO_3$ ($\mu g\ L^{-1}$) | Coef. de decaimento da glicose ($d^{-1}$) | Coef. de decaimento da glicose ($d^{-1}$) | Coef. de consumo de OD ($d^{-1}$) | $KH_2PO_4$ ($\mu g\ L^{-1}$) | Coef. de decaimento da glicose ($d^{-1}$) | Coef. de consumo de OD ($d^{-1}$) |
| 0,0 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,0 | 0,000 | 0,000 |
| 10,0 | 0,122 | 0,148 | 0,054 | 4,0 | 0,176 | 0,234 |
| 14,9 | 0,136 | 0,150 | 0,064 | 15,4 | 0,300 | 0,284 |
| 19,9 | 0,131 | 0,200 | 0,058 | 26,8 | 0,395 | 0,296 |
| 29,8 | 0,174 | 0,214 | 0,054 | 38,1 | 0,381 | 0,312 |
| 45,4 | 0,202 | 0,282 | 0,064 | 49,5 | 0,422 | 0,337 |
| 60,2 | 0,258 | 0,288 | 0,059 | 60,9 | 0,284 | 0,320 |
| 84,9 | 0,257 | 0,283 | 0,051 | 72,3 | | 0,325 |
| 154,9 | 0,265 | 0,251 | 0,069 | 95,0 | 0,383 | 0,293 |
| 310,6 | 0,312 | 0,346 | 0,077 | 208,8 | | 0,310 |
| 504,5 | | | 0,145 | 299,0 | 0,365 | 0,310 |
| 611,1 | 0,291 | 0,283 | 0,085 | | | |
| 998,2 | | | 0,144 | | | |
| 1986,4 | | | 0,105 | | | |
| 3541,0 | | | 0,106 | | | |
| 5023,3 | | | 0,127 | | | |
| *kmáx* ($d^{-1}$) | 0,31 | 0,32 | 0,11 | | 0,32 | 0,39 |
| *K* ($\mu g\ L^{-1}$N ou P) | 20,95 | 12,08 | 29,14 | | 1,47 | 4,08 |
| $r^2$ | 0,97 | 0,93 | 0,65 | | 0,98 | 0,89 |

Em relação ao fósforo, os coeficientes kmáx apresentaram valores similares para o consumo de glicose e de OD. No entanto, o kmáx do consumo de DO (0,39 $dia^{-1}$) foi um pouco superior ao de consumo da glicose (0,32 $dia^{-1}$). Considerando a constante de Michaelis-Menten

($K_p$), foi verificado que o processo envolvido no consumo de OD exigiu uma concentração de fósforo maior para alcançar o coeficiente máximo (kmáx). A concentração de fósforo na água seria, portanto, mais limitante para o processo de consumo de OD do que para o de consumo da glicose, nesse caso, tanto para condição aeróbia quanto anaeróbia. Assim como para o nitrogênio, os resultados sugerem que, sob as baixas concentrações de fósforo (que normalmente ocorrem na Lagoa do Infernão), as utilizações da matéria orgânica pelas vias anabólicas superam as rotas oxidativas.

O modelo matemático descrito na Equação 3 simulou os coeficientes de decaimento da glicose e de consumo de OD, e os valores teóricos resultantes estão apresentados na Figura 1. Conforme verificado, os resultados derivados do modelo (Equação 3) não se ajustaram bem aos dados experimentais. Os valores das diferenças entre os dados experimentais e os obtidos pelo modelo determinístico (Equação 3) foram denominados "deltas" (Δ) e considerados decorrentes das alterações sazonais de variáveis limnológicas que podem afetar os processos de heterotrofia microbiana. Para investigar os efeitos das variáveis limnológicas e encontrar a composição dos Δ's de cada condição considerada (decomposição aeróbia e anaeróbia de glicose e consumo de OD), foram aplicados testes de regressão parcial múltipla *stepwise* (Zar, 1996). Nessa análise, a influência de cada variável limnológica (por exemplo, temperatura, carboidratos, condutividade elétrica) sobre o Δ pôde ser determinada (Tabela 4), e, assim, um Δ foi estabelecido para cada coeficiente de heterotrofia. As variações temporais dos Δ's foram calculadas pela soma do produto da soma do valor de cada variável limnológica e seu coeficiente *stepwise* correspondente (Tabela 4). Tais cálculos foram realizados utilizando a seguinte equação:

$$\Delta = \sum_{i=1}^{n} (LV_t \times SC)_i \qquad (4)$$

em que: Δ = diferença entre as simulações (Equação 3); e os resultados experimentais LV = alterações temporais de variáveis limnológicas (valores padronizados); SC = coeficiente *stepwise* (Tabela 4).

O modelo representado pela Equação 3 passou então a ser constituído da seguinte forma: $k_t$ = Equação 3 ± Δ (Equação 5), o qual apresenta um componente determinístico (Equação 3) e outro "qualitativo" (Equação 4). Após considerar os componentes qualitativos ao modelo, obteve-se um melhor ajuste entre os resultados simulados e os experimentais, demonstrando que os processos heterotróficos não são afetados apenas pela temperatura e pelas concentrações de N, P e glicose, mas também por um conjunto de variáveis limnológicas (por exemplo, Z, $Z_{SD}$, carboidratos, temperatura, pH).

Em relação aos coeficientes de consumo de glicose, o Δ explicou 90,7% das diferenças encontradas anteriormente entre os dados simulados pela Equação 3 e os experimentais. Nesse caso, os coeficientes calculados pela Equação 5 tiveram um coeficiente de determinação ($r^2$) de 0,77 em relação aos dados experimentais (Figura 1a). Para a decomposição anaeróbia da glicose, o Δ explicou 99,8% da diferença entre os dados experimentais e os calculados pela Equação 3. Os coeficientes calculados pela Equação 5 (Figura 1b) apresentaram $r^2$ = 0,86 em relação aos dados experimentais. Para o consumo de OD (Figura 1c), o Δ explicou 87,9% da diferença, e os coeficientes obtidos pela Equação 5 apresentaram $r^2$ = 0,90 em relação aos dados experimentais.

**Tabela 4** Variáveis limnológicas que compuseram os Δ's e seus coeficientes para os processos de decaimento da glicose e o consumo de oxigênio dissolvido (OD).

| **Variáveis relacionadas aos Δ's** | **Coeficientes *stepwise*** |
|---|---|
| Decomposição aeróbia | |
| $Z_{SD}$ | 0,100312 |
| Carboidratos | -0,071243 |
| Temperatura da água | 0,047727 |
| Condutividade elétrica | 0,043562 |
| Z | 0,02991 |
| Matéria orgânica do sedimento | 0,035167 |
| pH | -0,072067 |
| **Decomposição anaeróbia** | |
| $Z_{SD}$ | 0,106994 |
| Carboidratos | -0,085096 |
| Temperatura da água | 0,095413 |
| Condutividade elétrica | 0,055628 |
| Z | 0,011099 |
| OD | -0,016089 |
| Matéria orgânica do sedimento | 0,042943 |
| pH | -0,087313 |
| Substâncias húmicas dissolvidas | 0,010309 |
| **Consumo de OD** | |
| Carboidratos | -0,029682 |
| Temperatura da água | 0,025856 |
| Condutividade elétrica | -0,011091 |
| Z | -0,032251 |
| OD | -0,029293 |
| Matéria orgânica do sedimento | 0,00484 |

Após determinar as composições dos Δ's, verificou-se que, além das variáveis consideradas na Equação 3, os coeficientes de perda de massa da glicose também foram fortemente afetados pela $Z_{SD}$ (Tabela 4). De acordo com Suzuki & Esteves (2000), na Lagoa do Infernão, durante o período de chuva, a redução de $Z_{DS}$ pode decorrer da suspensão de sedimento e das entradas de materiais alóctones. A concentração de carboidratos foi a segunda variável mais importante correlacionada aos Δ's. A temperatura da água também se mostrou uma variável importante, assim como a condutividade elétrica, a profundidade (Z), a matéria orgânica do sedimento e o pH. Os resultados apresentados na Tabela 4 mostraram que os Δ's da decomposição aeróbia e anaeróbia foram similares; as pequenas diferenças verificadas

entre eles foram (de acordo com o teste *stepwise*) as concentrações de OD e as das substâncias húmicas dissolvidas, que compuseram o Δ da decomposição anaeróbia da glicose. As concentrações de OD não tiveram participação no Δ da decomposição aeróbia da glicose, mas tiveram pequena participação no Δ da decomposição anaeróbia, que, presumivelmente, pouco afetou as comunidades anaeróbias das amostras. As substâncias húmicas dissolvidas na água tiveram pequena participação no Δ da decomposição anaeróbia da glicose. Para o Δ do consumo de OD, as concentrações de carboidratos tiveram maior participação.

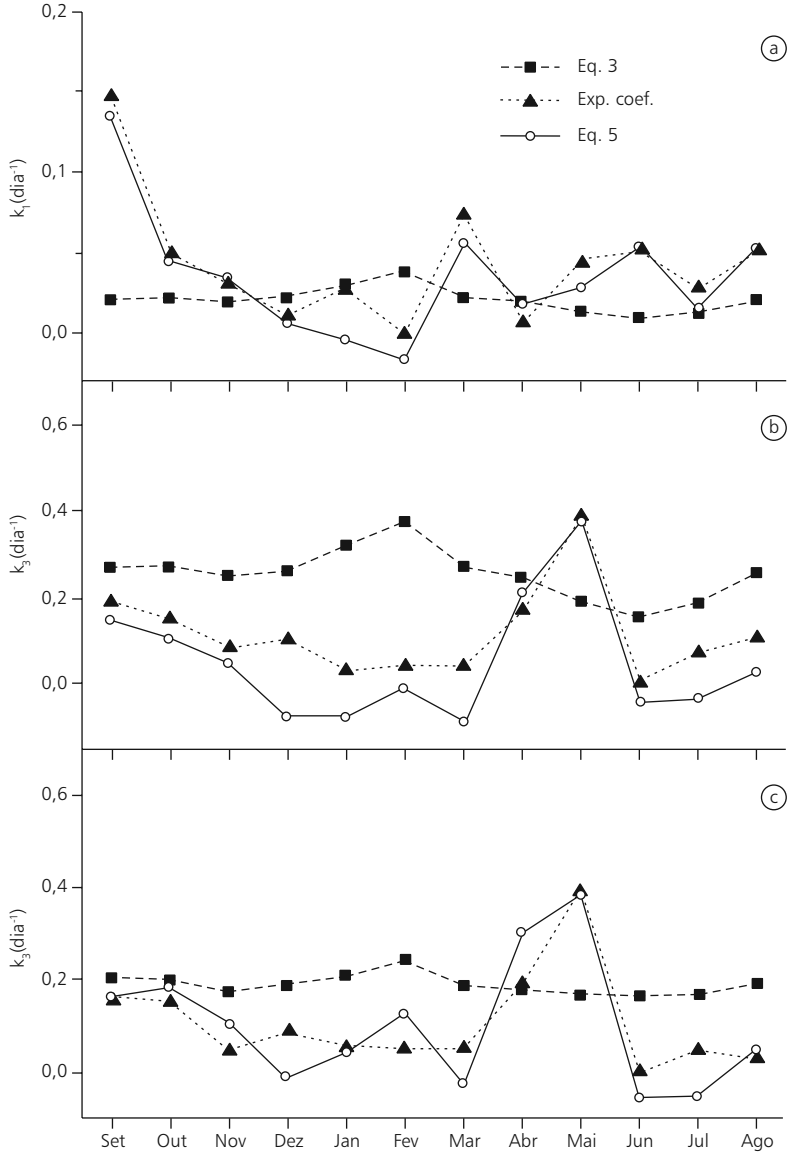


**Figura 1** Variação sazonal do potencial de heterotrofia (consumo de OD (a) e decomposição aeróbia (b) e anaeróbia (c) da glicose) para a Lagoa do Infernão, em que: Eq. 3: resultados simulados com base

na Equação 3; Exp. coef.: coeficientes obtidos experimentalmente; Eq. 5: resultados simulados com base na Equação 5.

As análises das regressões *stepwise* podem ser aplicadas diretamente às variáveis limnológicas, relacionadas às variações dos coeficientes de heterotrofia (sem considerar a Equação 3) para construir as equações (modelos) por regressões múltiplas (Antonio, 2004). Ao aplicar tal procedimento, as equações resultantes estão apresentadas na Tabela 5. Verifica-se que, no caso dos consumos (aeróbios e anaeróbios) da glicose, algumas variáveis (funções de força) selecionadas pelas regressões *stepwise* foram as mesmas que as consideradas anteriormente pela Equação 5 (por exemplo, $Z_{SD}$, carboidratos e temperatura). Nesse caso, as variáveis selecionadas para descrever a decomposição aeróbia da glicose foram: $Z_{SD}$, CHO e $NO_3^-$, que foram consideradas na Equação 3 (modelo determinístico). O mesmo ocorreu com a decomposição anaeróbia da glicose, quando T, $Z_{SD}$, CHO e OD compuseram os Δ's. Para o consumo de OD, somente as concentrações de OD foram consideradas tanto na Equação 5 quanto na seleção por *stepwise*. Nesse caso, NOT e PT selecionados pelo teste *stepwise* (Tabela 5) estiveram provavelmente relacionadas com as variações sazonais de crescimento microbiano, que não foram contempladas na Equação 5, além do ciclo hidrológico (por exemplo, conexões temporárias entre a lagoa e o rio). Comparando os resultados das simulações pelos dois métodos, em geral, o modelo constituído com os dois componentes (determinístico e qualitativo; Equação 5) foi capaz de fornecer melhores ajustes que as equações que tiveram suas funções de força selecionadas apenas por análises de regressões *stepwise*; no entanto, esse último procedimento pode ser também considerado como uma ferramenta importante para simulações, além de ser de mais fácil aplicação.

**Tabela 5** Equações decorrentes de regressões múltiplas com variáveis selecionadas por regressões parciais múltiplas *stepwise* e seus respectivos coeficientes de determinação ($r^2$), a partir de ajustes lineares de dados experimentais de decomposição da glicose.

| **Processos** | **Variáveis Selecionadas** | **Equações a partir de regressões múltiplas** | **$r^2$** |
|---|---|---|---|
| Decaimento aeróbio da glicose | - $Z_{SD}$<br>- CTD<br>- $NO_3^-$ | = 0,197+(-0,15559 x $Z_{DS}$) + (0,03259 x CTD) + (0,00827 x $NO_3^-$) | 0,72 |
| Decaimento anaeróbio da glicose | - T<br>- $Z_{SD}$<br>- CTD<br>- NOD | = 0,573 + (-0,013139 x T) + (-0,135 x $Z_{SD}$) + (0,02262 x CTD) + (0,01 x NOD) | 0,86 |
| Consumo de OD | - NOT<br>- PT<br>- OD | = -0,206 + (0,249 x NOT) + (-0,002056 x PT) + (0,02055 x OD) | 0,85 |

As seguintes conclusões foram elaboradas a partir deste estudo: 1) os coeficientes de consumo de OD e glicose foram diferentes, indicando variações temporais nas composições das comunidades heterotróficas, nas proporções dos produtos gerados e na relação estequiométrica entre oxigênio e carbono (O/C); 2) a capacidade heterotrófica da Lagoa do Infernão é mais

elevada no outono (abril e maio) e é afetada por mudanças climáticas e pelo regime hidrológico do Rio Mogi-Guaçu; 3) apenas o componente determinístico do modelo (Equação 3) não foi capaz de simular adequadamente os coeficientes de heterotrofia, mas, quando os efeitos de variáveis limnológicas foram incluídos, o modelo foi capaz de simular satisfatoriamente as variações sazonais da capacidade heterotrófica da Lagoa do Infernão; assim, o modelo pode ser usado para prever eventos específicos; 4) o método de seleção de variáveis por regressões múltiplas é uma ferramenta importante na investigação de efeitos globais provenientes de variáveis limnológicas e para encontrar as composições de Δ's para cada processo (decomposição aeróbia e anaeróbia da glicose e consumo de OD); e 5) os consumos de glicose (aeróbio e anaeróbio) e de OD foram sensíveis às variações das concentrações de nitrogênio e fósforo do meio.

## Agradecimentos

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pelo apoio financeiro concedido.

## Referências Bibliográficas

Allen, S. E.; Grimshaw, H. M.; Parkinson, J. A.; Quarmby, C. *Chemical analysis of ecological materials*. Oxford: Blackwell, 1974. 565 p.

Antonio, R. M. *Potencial de heterotrofia do reservatório de Barra Bonita (SP), com ênfase na decomposição de polissacarídeos extracelulares de espécies fitoplanctônicas*. 2004. Thesis – UFSCar, São Carlos, SP.

Antonio, R. M.; Bianchini Jr., I. Fatores ambientais e formação de gases dos sedimentos da Lagoa do infernão. In: Santos, J. E.; Pires, J. S. R. (Eds.). *Estudos integrados em ecossistemas. Estação Ecológica de Jataí*. v. 2. São Carlos: Rima, 2000. 867 p.

Antonio, R. M.; Bianchini Jr., I. The effect of temperature on the rates of glucose cycling and oxygen uptake in the Infernão lagoon water (SP - Brazil). *Acta Scient.*, v. 24, n. 2, pp. 291-296, 2002.

Antonio, R. M.; Bianchini Jr., I. Methodological tests of a heterotrophy index for aquatic ecosystems. *Braz. J. of Biol.*, v. 63, n. 4, pp. 1-8, 2003.

Ballester, M. V. R.; Santos, J. E. Fixação biológica de nitrogênio no sedimento de uma lagoa marginal do Rio Mogi-Guaçu (Lagoa do Infernão, SP). In: Santos, J. E.; Pires, J. S. R. (Eds.). *Estudos integrados em ecossistemas. Estação Ecológica de Jataí*. v. 2. São Carlos: Rima, 2000. 867 p.

Bitar, A. L.; Bianchini Jr., I. Efeito do teor de matéria orgânica dissolvida sobre as taxas de seu processo de mineralização. In: Sem. Qual. Águas Cont. Mercosul, I. 1994. *Anais…* Porto Alegre, 1994. pp. 311-329.

Brown, S.; Anderson, J. M.; Woomer, P. L.; Swift, M. J.; Barrios, E. Soil tropical processes in tropical ecosystems. In: Woomer, P. L.; Swift, M. J. (Eds.). *The biological management of tropical soil fertility*. Wiley-Sayce: Chichester, 1994. pp. 15-46.

Cotner, J. B. Heterotrophic bacterial growth and nutrient limitation in large oligotrophic lakes and oceans. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, v. 27, pp. 1831-1835, 2000.

Dilly, O.; Bartsch, S.; Rosenbrock, P.; Buscot, F.; Munch, J. C. Shifts in physiological capabilities of the microbiota during the decomposition of leaf litter in a black alder (Alnus glutinosa (Gaertn.) L.) Forest. *Soil Bio. & Biochem.*, v. 33, n. 7-8, pp. 921-930, 2001.

Dubois, M.; Gilles, K.; Hamilton, J. K.; Rebers, P. A.; Smith, F. Colorimetric method for determination of sugar and related substances. *Anal. Chem.*, v. 28, pp. 350-356, 1956.

Feresin, E. G.; Santos, J. E. Nitrification in a oxbow lake in tropical floodplan river system. In: Santos, J. E.; Pires, J. S. R. (Eds.). *Estudos integrados em ecossistemas. Estação Ecológica de Jataí.* v. 2. São Carlos: Rima, 2000. 867 p.

Giantotti, E. P. Desnitrificação em uma lagoa marginal do Rio Mogi-Guaçu (Lagoa do Infernão, Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antonio - SP). 1994. Thesis – UFSCar, São Carlos, SP.

Gianotti, E. P.; Santos, J. E. *Denitrification in an oxbow lake in the floodplain of the Mogi-Guaçu River*: Infernão Lake, Jataí Ecological Station, State of São Paulo, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, v. 26, pp. 305-308, 1997.

Gianotti, E. P.; Santos, J. E. Estimativas das taxas de desnitrificação e da densidade de bactérias desnitrificantes na Lagoa do Infernão (Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antonio, SP). In: Santos, J. E.; Pires, J. S. R. (Eds.). *Estudos integrados em ecossistemas. Estação Ecológica de Jataí*. v. 2 São Carlos, Rima, 2000. 867 p.

Golterman, H. L.; Clymo, R. S. *Methods for chemical analysis of fresh waters*. Oxford: IBP Handbook 8. Blackwell, 1971. 166 p.

Jφrgensen, S. E. *Fundamentals of ecological modeling*. 2nd ed. Developments in Environmental Modelling, 19. Amsterdam: Elsevier, 1994. 628 p.

Kirchman, D. L.; Rich, J. H. Regulation of bacterial growth rates by dissolved organic carbon and temperature in the Equatorial Pacific Ocean. *Microb. Ecol.*, v. 33, pp. 11-20, 1996.

Mackereth, F. J. H.; Heron, J.; Talling, J. F. Water analysis: some revised methods for limnologists. *Sci. Publ. Freshw. Biol. Assoc.*, U. K., v. 36, pp. 121-127, 1978.

Press, W. H.; Teukolsky, S. A.; Vetterling, W. T.; Flannery, B. P. *Numerical recipes in C*: The art of scientific computing. New York: Cambridge University Press, 1993. 994 p.

Santos, J. E.; Nogueira, F.; Pires, J. S. R.; Obara, A. T.; Pires, A. M. Z. C. R. The value of the Ecological Station of Jataí's ecosystem services and natural capital. *Rev. Brasil. Biol.*, v. 61, pp. 171-190, 2001.

Stevenson, F. J. *Humus chemistry*: genesis, composition, reactions. New York: Willey-Interscience Publication, 1982. 443 p.

Suzuki, M. S.; Esteves, F. A. Influence of water level on the dynamics of the organic matter, macronutrients and phaeopigments of the sediment of a tropical lake. Lagoa do Infernão, São Paulo, Brazil. In: Santos, J. E.; Pires, J. S. R. (Eds.). *Estudos integrados em ecossistemas. Estação Ecológica de Jataí*. v. 2. São Carlos: Rima, 2000. 867 p.

Swift, M. J.; Heal, O. W.; Anderson, J. M. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. (Studies in ecology, vol. 5). Oxford: Blackwell, 1979. 372 p.

Voet, D.; Voet, J. G. *Biochemistry*. New York: John Wiley & Sons, 1995. 1360 p.

Zar, J. H. *Biostatistical analysis*. Rio de Janeiro: Prentice-Hall, 1996. 662 p.

Wetzel, R. G. *Limnology*. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1983. 767 p.

Wetzel, R. G. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshwater Biol.*, v. 33, pp. 83-89, 1995.