PRODUÇÃO DE DETRITO DE MACRÓFITAS EMERGENTES EM UMA MARISMA DO ESTUÁRIO DA LAGOA DOS PATOS: TAXAS DE DECOMPOSIÇÃO E DINÂMICA MICROBIANA

GIULIANO R. HICKENBICK; ANA L. FERRO & PAULO C. ABREU*

*Autor para quem as correspondências devem ser enviadas (Corresponding author)

Departamento de Oceanografia – Fundação Universidade Federal do Rio Grande – FURG

Cx. Postal 474, 96201-900 – Rio Grande - RS

RESUMO

Neste trabalho foram determinadas as taxas de decomposição de três espécies de macrófitas emergentes (*Spartina alterniflora*, *Spartina densiflora* e *Scirpus maritimus*) de uma marisma no estuário da Lagoa dos Patos, utilizando-se a metodologia dos "litter bags". As contribuições de nitrogênio e carbono bacterianos também foram quantificadas, bem como a participação de flagelados e fungos neste processo. O maior percentual de decaimento após 180 dias de experimento foi observado em *Spartina alterniflora* (73,43% do peso seco inicial) e o menor em *Spartina densiflora* (49,25%). Os detritos de *Spartina alterniflora* e *Scirpus maritimus* apresentaram decaimento similar devido, provavelmente, às características morfológicas semelhantes de suas folhas. Durante o estudo verificou-se existir interações tróficas entre flagelados e bactérias que decompõem o detrito. Entretanto, o acréscimo de carbono e nitrogênio de origem bacteriana ao detrito das plantas não foi significativo, com percentagens de contribuição entre 0,31% de nitrogênio no detrito de *Scirpus maritimus* a 1,27% em *Spartina alterniflora*. As concentrações máximas de carbono bacteriano variaram entre 0,1% em *Scirpus maritimus* e 0,3% em *Spartina alterniflora*. Houve um grande incremento de hifas e esporos de fungos sobre o detrito de *Spartina alterniflora* na fase compreendida entre o sétimo e o nonagésimo dia, que pode ter contribuído para a maior concentração de nitrogênio particulado no detrito desta planta neste mesmo período.

PALAVRAS-CHAVE: Marismas, Decomposição, Microorganismos, Estuário, Lagoa dos Patos.

ABSTRACT

Detritus production of aboveground macrophytes in a salt marsh in the Patos Lagoon estuary: decomposition rates and microbial dynamics

In this study the microbial decomposition rates of three aboveground macrophytes (*Spartina alterniflora*, *Spartina densiflora* and *Scirpus maritimus*) were determined in a salt marsh at the Patos Lagoon estuary, by means of the litter bags method. The bacterial nitrogen and carbon standing crops on detritus were estimated, as well as the flagellate and fungal abundance during the decomposition process. The highest decay rate within 180 days was found for *S. alterniflora* material (73,43% of the original dry weight) and the lowest decay rate was obtained in the *S. densiflora* material (49,25% of the original dry weight). *Spartina alterniflora* and *Scirpus maritimus* debris showed comparable decay rates probably due to the similar morphological features of their leaves. During this study, trophic interactions were observed among bacteria and flagellates during decomposition of plant fragments. However, the addition of bacterial nitrogen and carbon to plants detritus was not significant. Microbial nitrogen content varied from 0.31% in *Scirpus maritimus* to 1.27% in *S. alterniflora* of detritus weight. Moreover, microbial carbon content varied from 0.1% in *S. maritimus* to 0.3% in *S. alterniflora* of detritus weight. Greater abundance of fungal mass (spores and hyphae) was observed between the 7th and the 90th day of the experiment period, probably contributing to the highest particulate nitrogen content found in the detritus of this plant during the same period.

KEYWORDS : Salt marshes, Decomposition, Microorganisms, Estuary, Patos Lagoon.

INTRODUÇÃO

Os estuários, ambientes de transição entre os ecossistemas límnico e marinho, são caracterizados por intensas trocas de água e energia, decorrente do encontro entre águas salgada e doce e também devido a uma grande entrada de nutrientes no sistema. Este grande aporte gera condições ideais para o crescimento de organismos produtores primários eurihalinos, como as macrófitas, capazes de se adaptar às situações estressantes deste ambiente e se aproveitar da grande disponibilidade de nutrientes. Devido às altas taxas de produção primária, os animais que habitam as marismas encontram abundância de alimentos, além de condições protegidas para seu crescimento e/ou reprodução (Knox 1986, Day et al. 1989).

Apesar de sua grande produção, as macrófitas emergentes não se prestam ao consumo direto pelos organismos estuarinos de níveis tróficos superiores. Adaptações morfológicas e anatômicas especiais fazem com que estas plantas apresentem materiais estruturais como celulose e lignina que são digeridas apenas por microorganismos que possuem enzimas celulósicas e lignolíticas. Desta forma, a maior parte desta produção primária não é consumida diretamente, mas sim, como detrito gerado pelo lento processo de decomposição microbiana (Day *et al.* 1989, Lee, 1980).

A produção de detrito decorrente do processo de decomposição sustenta um dos mais importantes caminhos de transferência de energia dentro dos estuários, isto é, a teia alimentar detritívora. A biomassa de

detritos é consumida diretamente por muitas espécies de peixes e crustáceos e exportada para outros pontos do estuário e mesmo para regiões oceânicas, enriquecendo também estes ambientes. Altas produções pesqueiras têm sido relacionadas com a presença de detritos orgânicos originários principalmente de macrófitas (Day et al. 1989).

Apesar dos estudos desenvolvidos até o momento sobre as marismas da região fornecerem um quadro geral sobre os níveis de produção de matéria viva e morta (detrítica) (Silva *et al.* 1993, Gaona *et al.* 1996, Costa 1997, Peixoto & Costa 1998), são poucas as pesquisas sobre as taxas de decomposição dos principais produtores primários da região de marisma da Lagoa dos Patos (Dorneles *et al.* 1993, Bernardes & Costa 1994, Brepohl *et al.* 1996, Anésio *et al.* 2002).

No presente estudo objetivou-se determinar as taxas de decomposição de *Spartina alterniflora*, *Spartina densiflora* e *Scirpus maritimus* em uma marisma do estuário da Lagoa dos Patos, utilizando-se a metodologia de "litter bags" (bolsas de detrito). Neste estudo procurou-se, também, determinar a importância dos microorganismos aderidos ao detrito como fornecedores de carbono e nitrogênio extra, durante o processo de decomposição destas macrófitas.

MATERIAL E MÉTODOS

AMOSTRAGEM

Coletas de *Spartina alterniflora* (SA), *Spartina densiflora* (SD) e *Scirpus maritimus* (SM), incluindo hastes, base do colmo e folhas, foram realizadas em 6/11/96 na ilha da Pólvora (Fig. 1). No laboratório a secagem deste material biológico foi feita utilizando-se uma estufa FANEM (mod. 315 SE) a 60 °C por 24 h, para a desidratação das plantas. Em seguida, as folhas e hastes de cada espécie, foram separadas em lotes de aproximadamente 10 g (Peso Seco inicial – PSi) (Balança KERN Mod. 430-21, precisão de 0,001 g), e cada lote colocado em pequenos sacos denominados "litter bags", confeccionados segundo Wetzel & Likens (1991).

Os "litter bags" utilizados neste estudo foram confeccionados com telas de nylon, com aberturas da malha de 1,5 X 1,5 mm e dimensões de 10 cm x 10 cm cada, perfazendo uma área total de 100 cm². No interior de cada "litter bag", uma etiqueta numerada foi colocada para permitir, posteriormente, a identificação do PSi do detrito (Wetzel & Likens 1991).

Foram confeccionados 25 "litter bags" para cada espécie de planta. Estes foram divididos em grupos de cinco sacos unidos por um fio de nylon e devolvidos ao campo no dia 13/11/96 (final da primavera), próximo ao local da coleta inicial, juntos a margem sul da ilha, local periodicamente alagado pelas águas do estuário, sendo que cada espécie foi devolvida ao seu devido piso intermareal.

A retirada dos sacos foi realizada 7, 15, 30, 90 e 180 dias após a devolução dos "litter bags" ao campo, retirando-se um grupo de cinco sacos por planta.

ANÁLISE LABORATORIAL

De cada conjunto de cinco "litter bags", dois foram utilizados para determinar o percentual de peso seco remanescente livre de cinzas (PSRLC), dois para determinar o percentual de nitrogênio particulado remanescente (NPR) e um para a análise microscópica da comunidade microbiana.

O material do "litter bag" destinado à análise de microorganismos foi cortado em 10 a 15 pedaços de aproximadamente três cm cada, de modo a se ter uma representação de todas as regiões da planta (ápice, meio, base). Estes pedaços foram colocados em frascos de vidro de cor âmbar contendo uma solução de Formalina 3,7% $^{\text{V}}$ / $_{\text{V}}$ com salinidade ajustada àquela do ambiente no momento da coleta. Os frascos foram armazenados no escuro à temperatura ambiente (Bratbak 1993).

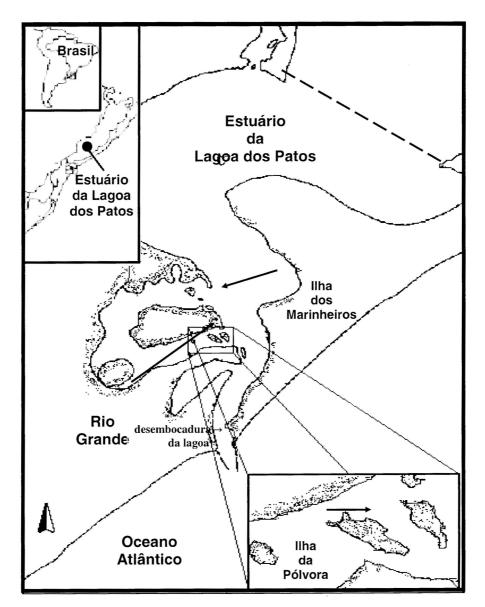


FIGURA 1 – Mapa com destaque para a área de estudo.

Peso Seco Remanescente Livre de Cinzas (PSRLC) e determinação da biomassa das macrófitas em Carbono e Nitrogênio:

Os PSRLCs inicial e final foram determinados incinerando-se aproximadamente dois gramas de amostra seca em forno mufla (Quimis – mod. 25097) a 500 °C por quatro horas. A taxa de decomposição estimada em percentual de material remanescente, foi calculada a partir da equação descrita por Silva (1981):

PSRLC(%) = (PSRLCf / PSRLCi) * 100

onde PSRLCf equivale ao peso final, isto é, peso do detrito após a retirada dos "litter bags" do campo nos tempos determinados acima e PSRLCi representa o peso seco inicial de plantas colocados nos sacos.

A estimativa do carbono detrital das macrófitas, foi baseada no fator proposto por Blum *et al.* (1988), onde estes autores consideraram que 40% do peso seco remanescente livre de cinzas seria carbono. Então, a partir das percentagens de peso seco remanescente e utilizando-se este fator, chegamos à percentagem de carbono remanescente em cada grama de detrito. O fator de 40% foi aplicado às três espécies de macrófitas.

Para a determinação do nitrogênio particulado total presente inicialmente nas macrófitas e no seu detrito, utilizou-se a determinação colorimétrica descrita por Oliveira (1986), em extrato ácido e com o uso do reagente de Nessler. A leitura colorimétrica das amostras foi feita em espectrofotômetro Varian, modelo Cary 1 em 440 nm.

Determinação da abundância microbiana:

Foram realizados pré-testes com diferentes técnicas, para se escolher a que melhor removia a comunidade microbiana que colonizava o detrito, sendo a ultrassonificação do detrito a que proporcionou melhores condições de análise (Hickenbick 1999). O método de ultrassonificação foi adaptado de Velji (1985) e Velji & Albright (1986 a e b).

Da amostra conservada em Formol 3,7% $^{v}/_{v}$, pesaram-se pedaços de detrito de aproximadamente 0,1 g. Esse material foi colocado em uma proveta plástica de 50 ml contendo 10 ml de Formol 3,7% $^{v}/_{v}$ filtrado (0,2 μ m de poro), envolto em gelo para evitar aquecimento excessivo. Este material foi sonificado utilizando-se um homogeneizador ultrasônico (COLE PALMER Mod. 4710 Series) ajustado em 25 W, amplitude de 60 A, e o tempo de ultrassonificação foi de 90 s, em seqüências de 30 s cada, com 2 intervalos de 10 s.

Após a ultrassonificação, 0,1 ml do sobrenadante foi filtrado através de filtro de membrana Nuclepore (0,2 μm de poro) previamente escurecido com "Irgalan Black", com o auxílio de uma bomba a vácuo (pressão de 120,0 mm Hg). Completada a filtração, foram adicionadas 20 gotas de solução do fluorocromo Laranja de Acridina 0,1 μg/ ml $^{\text{v}}$ / $_{\text{v}}$ (aproximadamente 1,5 ml) deixando-se o corante agir por dez minutos (modificada de Hobbie *et al.* 1977). Passado este período, o excesso de corante foi filtrado e lavado com água destilada filtrada em 0,2 μm, os filtros foram secos e montados entre lâmina e lamínula com uma gota de óleo mineral (Nujol), que foram etiquetadas e congeladas (-12 $^{\text{o}}$ C) para a sua conservação até a contagem. Estas lâminas foram feitas em duplicata.

A análise de bactérias, flagelados, hifas e esporos de fungos foi feita nas lâminas montadas utilizando-se um microscópio de epifluorescência da marca Zeiss, com o conjunto de filtros ópticos número 487709 (BP 450-490; FT 510; LT 520). Em cada lâmina quantificaram-se as bactérias em 30 campos e a abundância de flagelados, hifas e esporos de fungos em 150 campos, escolhidos aleatoriamente.

Biomassa em Carbono e Nitrogênio dos microorganismos:

Estes parâmetros foram determinados considerando-se o número de organismos (células/ g detrito) e o biovolume médio (BM) das células, de acordo com as fórmulas:

BB = Abundância (cel./ g detrito)*BM*fator de conversão (g C ou N/ μm³) * 1000.

BF = Abundância (cel./ g detrito)*BM*fator de conversão (g C/ μm³) * 1000

onde: BB = biomassa bacteriana (μ g C ou N/ g detrito), BF = biomassa flagelados (μ g C/ g detrito) e BM = biovolume médio

Para a determinação do biovolume médio (BM) mediu-se o comprimento e a largura das células bacterianas e de flagelados, sendo que para bactérias cocóides seu biovolume foi calculado a partir da fórmula $4\pi r^3/3$ e para organismos bastonetes utilizou-se a fórmula $Id^2/6$ (r = raio, I = comprimento, d = diâmetro). Todos os flagelados foram considerados como esféricos ($4\pi r^3/3$). O fator usado na conversão de biovolume em biomassa de carbono foi 0,35. 10^{-12} g C/ μ m³ para bactérias (Rieman *et al.* 1990) e 0,12. 10^{-12} g C/ μ m³ para flagelados (Rieman *et al.* 1990). Já para a conversão de células bacterianas em biomassa de nitrogênio foi usado o fator 0,11. 10^{-12} g N/ μ m³ (Lee 1993).

A contribuição de nitrogênio pelos flagelados não foi determinada, bem como a biomassa de carbono e nitrogênio do material fúngico, devido às dificuldades metodológicas, tendo-se determinado apenas a abundância de hifas e esporos.

RESULTADOS

De uma maneira geral, a decomposição do detrito das três espécies estudadas se processou de modo bem semelhante no decorrer dos 180 dias do experimento. Entretanto, as maiores taxas de decomposição foram

observadas para as espécies *Spartina alterniflora* e *Scirpus maritimus*, sendo que a redução do PSRLC na espécie *Spartina alterniflora* foi significativamente maior (p < 0,05) que na espécie *Spartina densiflora* (Fig. 2).

Spartina alterniflora:

Apresentou um rápido decréscimo inicial do seu material detrital, aproximadamente 30% do peso inicial, nos sete primeiros dias, representando uma taxa de decaimento na primeira semana de aproximadamente 4,34% PSRLCi/ dia. A partir de então o decaimento foi mais lento havendo no final do experimento uma redução total de 73,43% do PSRLCi (taxa média de decaimento em 180 dias de 0,42% / dia) (Fig. 2).

Do material detrital levado ao campo, havia 0,4 g C/ g detrito no início do estudo, a redução foi acentuada na primeira semana (0,3 g C/ g detrito), chegando ao final dos 180 dias com uma concentração de carbono de 0,23 g C/ g detrito (Tab. 1).

A quantidade inicial de nitrogênio foi de 23,0 mg N/ g detrito. Em uma medida realizada sete dias depois, mostrou uma redução de 37,11±3,09%, correspondendo a uma quantidade de 14,46 mg N/ g detrito, sendo este o valor mínimo encontrado nesta espécie. O máximo valor de nitrogênio ocorreu na semana seguinte (15° dia), quando foi medido 31,72 mg N/ g detrito (38,5% a mais do peso inicial – Fig. 3). Ao final dos 180 dias, a *Spartina alterniflora* apresentava uma redução de 29,36% do nitrogênio inicial (Tab. 1).

As contagens de bactérias nos detritos do sétimo dia registraram quantidades de 4.81 ± 1.78 . 10^8 bactérias/g detrito em *Spartina alterniflora* e as concentrações finais de células bacterianas foram de 3.11 ± 0.67 . 10^9 bactérias/g detrito (Fig. 4). O biovolume bacteriano neste detrito variou entre $0.30~\mu\text{m}^3$ na primeira semana e $0.61~\mu\text{m}^3$ no sexto mês (Fig. 5).

A variação no número de flagelados apresentou uma relação inversa à das bactérias, com um pico de desenvolvimento no 15° dia (7,29 . 10⁵ células/ g detrito), e no sexto mês sua abundância era de 1,94 . 10⁵ células/ g detrito (Figura 6). A quantidade de hifas + esporos (h+e) de fungos no detrito começou com valor mínimo de 1,81 . 10⁵ h+e/ g detrito, atingindo seu máximo no 90° dia, quando foram contadas 6,04 . 10⁶ h+e/ g detrito (Fig. 7).

A biomassa de carbono microbiano (sétimo dia) no detrito de *Spartina alterniflora* foi de 49,85 μg C/ g detrito, o que corresponde a 0,016% do carbono detrital neste período, registrando a concentração máxima de 663,14 μg C/ g detrito no final dos 180 dias, equivalente a 0,29% do carbono detrítico quantificado. Já a concentração inicial de nitrogênio bacteriano foi 15,5 μg N/ g detrito (sétimo dia), e a concentração final (180 dias) foi de 207 μg N/ g detrito, o que corresponde a 0,11 e 1,3% do nitrogênio total do detrito, respectivamente (Tab. 2).

Spartina densiflora:

O padrão de decaimento da *Spartina densiflora* foi semelhante ao de *Spartina alterniflora*, apresentando também um rápido decréscimo do peso inicial na primeira semana, representando uma redução de 20%, e uma taxa de decaimento de 2,73%/ dia. A porcentagem final de detrito remanescente ao final dos 180 dias foi de 48,21%, o que representou uma taxa de decaimento média diária de 0,26%/ dia (Fig. 2).

Como para *Spartina alterniflora*, esta espécie iniciou o experimento com 0,4 g C/ g detrito, correspondendo aos 40% do peso de material seco, da mesma forma houve uma perda grande na primeira semana atingindo 0,34 g C/ g detrito. A partir de então a redução de carbono foi lenta e gradual, terminando o experimento com 0,24 g C/ g detrito (Tab. 1).

Com relação ao nitrogênio, o comportamento de *Spartina. densiflora* foi contrário ao observado para *S. alterniflora. S. densiflora* iniciou os experimentos com um peso de 22,76 mg N/ g detrito (100%), e apresentou um acréscimo máximo deste elemento já na primeira semana, alcançando 28,74 mg N/ g detrito (26,11% a mais do que o peso inicial). A partir de então tendeu a diminuir sua concentração, atingindo um mínimo em massa de 17,83 mg N/ g detrito (78%) no terceiro mês (Fig. 3).

O número inicial de células bacterianas foi de $3,63\pm0,99$. 10^8 bactérias/ g detrito, a partir daí a abundância bacteriana aumentou constantemente, chegando a valores de $1,64\pm0,54$. 10^9 bactérias/ g detrito no sexto mês (Fig. 4). O biovolume bacteriano variou de $0,40~\mu\text{m}^3$ (sétimo dia) até $1,08~\mu\text{m}^3$ (30° dia), terminando com uma

média de 0,83 µm³ (Fig. 5).

Na *Spartina densiflora* os flagelados também apresentaram um pico na segunda semana de 6,44. 10⁵ células/ g detrito, reduzindo sua quantidade até o final do experimento (4,95 . 10⁴ células/ g detrito) (Fig. 6). Esta espécie apresentou a maior abundância média inicial (2,80 . 10⁶ h+e/ g detrito) de material fúngico, tendendo a decrescer até o final do estudo (1,57 . 10⁶ h+e/ g detrito) (Fig. 7).

O comportamento microbiano, em especial o bacteriano, no detrito de *Spartina densilfora* foi bastante semelhante ao observado em *Spartina alterniflora*, tendo aumentado sua biomassa para o fim do experimento. Esta biomassa de carbono microbiano cresceu até o 30° dia, chegando a 232,22 µg C/ g detrito (0,073% do carbono detrital), teve uma pequena queda logo a seguir, porém, terminou o experimento com uma concentração de 478,80 µg C/ g detrito (0,20%). O nitrogênio bacteriano registrou valores intermediários em relação as outras duas espécies. Inicialmente (sétimo dia) a concentração de nitrogênio bacteriano foi de 16,1 µg N/ g detrito (0,056% N total), finalizando o experimento com uma concentração de 150 µg N/ g detrito (0,79% N total) (Tab. 2).

Scirpus maritimus:

Houve grande perda de material nas duas primeiras semanas nos detritos de *Scirpus maritimus*, reduzindo aproximadamente 31% do peso inicial, o que corresponde a uma taxa de decaimento em 15 dias de 2,12 %/ dia. Ao final do experimento houve uma redução total de 61,27% do peso seco remanescente livre de cinzas inicial (taxa média final de 0,34%/ dia) (Fig. 2). Esta macrófita apresentou a maior perda de carbono ao final do estudo (0,19 g C/ g detrito) sendo que após 14 dias, sua concentração era de 0,28 g C/ g detrito (Tab. 1).

O detrito de *Scirpus maritimus* começou o estudo com uma concentração de 29 mg N/ g detrito (100%) e apresentou um comportamento bastante semelhante ao de *Spartina alterniflora*. Na primeira semana, o detrito sofreu uma perda de 55% (± 2,53) do nitrogênio, chegando ao valor mínimo em massa de 12,87 mg N/ g detrito. Houve aumento na semana seguinte, atingindo o peso máximo de 30,33 mg N/ g detrito (5% a mais). No final dos 180 dias o detrito de *Scirpus maritimus* estava com 29,36% menos do nitrogênio inicial (Fig. 3).

Das três plantas, o detrito de *Scirpus maritimus* foi o que iniciou com uma colonização bacteriana menos expressiva (2,98±1,11. 10⁸ bactérias/ g detrito). E este número diminuiu ainda mais na segunda semana para 3,21±0,93 . 10⁷ bactérias/ g detrito (Fig. 4). Assim como no detrito de *Spartina alterniflora*, o biovolume das bactérias foi quase uniforme, mantendo-se numa média de 0,60 µm³ (Fig. 5).

A abundância dos flagelados variou entre 3,93 . 10⁵ células/ g detrito (primeira semana) e 4,40 . 10⁴ células/ g detrito⁻¹ no sexto mês (Fig. 6). A abundância de material fúngico atingiu valores de 3,25 . 10⁶ h+e/ g detrito no primeiro mês e ao final do experimento encontrou-se 8,44 10⁴ h+e/ g detrito (Fig. 7).

A contribuição microbiana na biomassa de carbono detrital também cresceu no decorrer do experimento. Entretanto, as concentrações de carbono microbiano foram bem menores em *Scirpus maritimus* do que em *Spartina alterniflora* e S. *densiflora*. Inicialmente a concentração de carbono microbiano foi de 46 μg C/ g detrito (0,014% do carbono total), sofrendo um pequeno declínio na segunda semana. A concentração de carbono proveniente de bactérias e flagelados atingiu seu máximo no terceiro mês (190,34 μg C/ g detrito = 0,095% do carbono do detrito), terminando o sexto mês de observação com 173,19 μg C/ g detrito, o que representa 0,092% do carbono detrital total. A contribuição bacteriana na biomassa de nitrogênio para o detrito desta espécie teve um comportamento inverso à porcentagem de nitrogênio particulado encontrado no detrito, ou seja, quando a concentração de NP no detrito aumentava, o nitrogênio de bactérias diminuía e vice-versa. O nitrogênio de origem bacteriana começou com uma concentração de 14,6 μg N/ g detrito, perfazendo 0,1% do nitrogênio total na primeira semana, oscilou entre 18,4 (2ª semana) e 58,1 μg N/ g detrito (terceiro mês), chegando a 57,0 μg N/ g detrito no término do período de estudo (0,27% do nitrogênio detrital) (Tab. 2).

TABELA 1 – Valores de concentração de carbono (C) em g C/ g detrito, nitrogênio (N) em g N/ g detrito e a razão C/N medidos nos detritos das três espécies de macrófitas estudadas ao longo do tempo (dias).

	Spartina alterniflora			Spartina densiflora			Scirpus maritimus		
Tempo	С	N	C/N	С	N	C/N	С	N	C/N
0	0,4	0,023	17,4	0,4	0,023	17,4	0,4	0,029	13,8
7	0,30	0,014	21,4	0,34	0,029	11,7	0,32	0,013	24,6
15	0,30	0,032	9,4	0,33	0,023	14,3	0,28	0,030	9,3
30	0,28	0,025	11,2	0,32	0,028	11,4	0,26	0,024	10,8
90	0,23	0,024	9,6	0,30	0,018	16,7	0,20	0,019	10,5
180	0,23	0,016	14,4	0,24	0,019	12,6	0,19	0,021	9,0

TABELA 2 – Biomassa de carbono microbiano (bactérias + flagelados) em μg C/g detrito, e nitrogênio bacteriano em μg N/g detrito, nas três espécies de macrófitas, ao longo do tempo.

Spartina a	alterniflora	Spartina	densiflora	Scirpus maritimus	
C microbiano	N bacteriano	C microbiano	N bacteriano	C microbiano	N bacteriano
49,85	15,50	51,74	16,10	46,00	14,60
85,02	18,86	81,89	18,19	6,06	18,4
227,00	50,54	232,22	51,66	75,07	16,69
230,65	51,31	142,29	31,69	190,34	58,10
663,14	207,00	478,80	150,00	173,19	57,00
	C microbiano 49,85 85,02 227,00 230,65	49,85 15,50 85,02 18,86 227,00 50,54 230,65 51,31	C microbiano N bacteriano C microbiano 49,85 15,50 51,74 85,02 18,86 81,89 227,00 50,54 232,22 230,65 51,31 142,29	C microbiano N bacteriano C microbiano N bacteriano 49,85 15,50 51,74 16,10 85,02 18,86 81,89 18,19 227,00 50,54 232,22 51,66 230,65 51,31 142,29 31,69	C microbiano N bacteriano C microbiano N bacteriano C microbiano 49,85 15,50 51,74 16,10 46,00 85,02 18,86 81,89 18,19 6,06 227,00 50,54 232,22 51,66 75,07 230,65 51,31 142,29 31,69 190,34

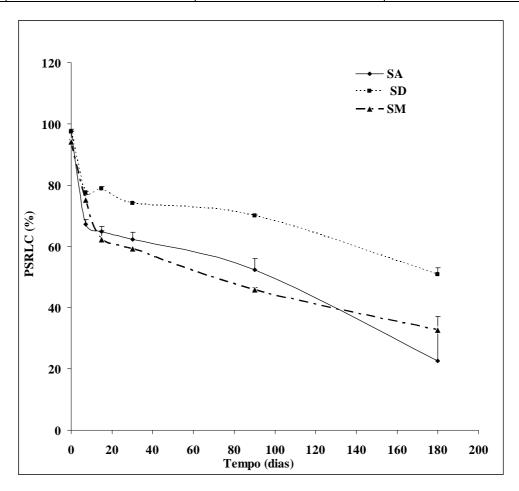


FIGURA 2 – Decaimento do Peso Seco Remanescente Livre de Cinzas (Peso inicial = 100%; barra = desvio padrão) do detrito das três espécies de plantas (*Spartina alterniflora* (SA – losango), *Spartina densiflora* (SD – quadrado) e *Scirpus maritimus* (SM – triângulo), ao longo do tempo.

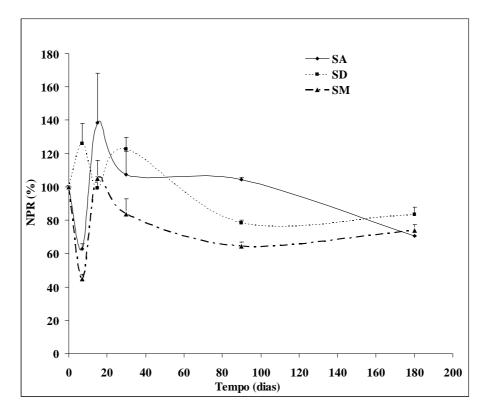


FIGURA 3 – Variação de Nitrogênio Particulado Remanescente (Peso inicial = 100%; barra = desvio padrão) no detrito de *Spartina alterniflora* (SA – losango), *Spartina densiflora* (SD – quadrado) e *Scirpus maritimus* (SM – triângulo), ao longo do tempo.

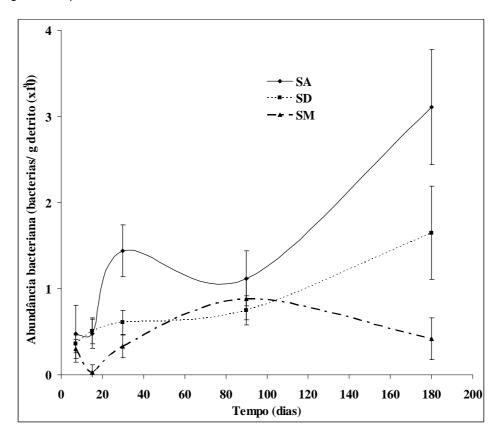


FIGURA 4 – Variação da abundância de células bacterianas (10⁹ bacts/ g detrito; barra = desvio padrão) no detrito de *Spartina alterniflora* (SA – losango), *Spartina densiflora* (SD – quadrado) e *Scirpus maritimus* (SM – triângulo), ao longo do tempo.

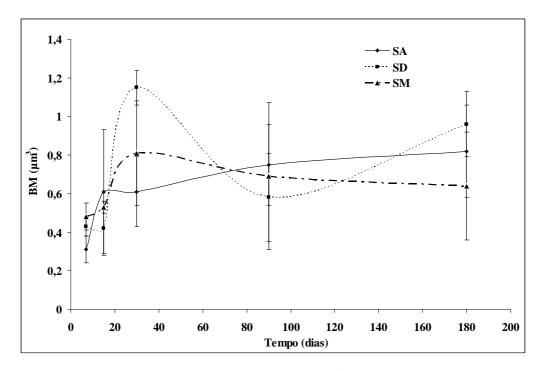


FIGURA 5 – Variação do biovolume médio (BM) das bactérias (μm³; barra = desvio padrão) presentes no detrito de *Spartina alterniflora* (SA – losango), *Spartina densiflora* (SD – quadrado) e *Scirpus maritimus* (SM – triângulo), ao longo do tempo.

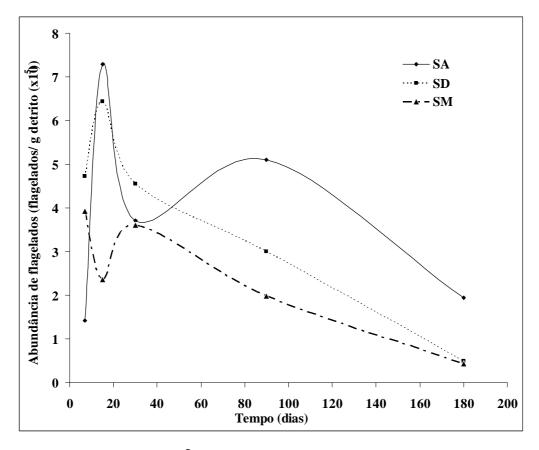


FIGURA 6 – Abundância de flagelados (10⁵ flagelados/ g detrito) no detrito de *Spartina alterniflora* (SA – losango), *Spartina densiflora* (SD – quadrado) e *Scirpus maritimus* (SM – triângulo), ao longo do tempo.

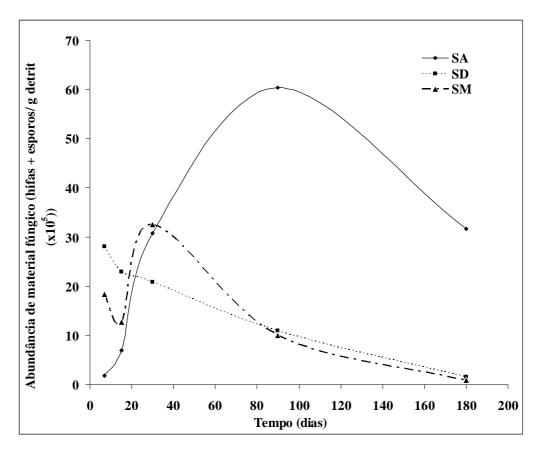


FIGURA 7 – Abundância de material fúngico (hifas + esporos/ g detrito) no detrito de *Spartina alterniflora* (SA – losango), *Spartina densiflora* (SD – quadrado) e *Scirpus maritimus* (SM – triângulo), ao longo do tempo.

DISCUSSÃO

TAXAS DE DECOMPOSIÇÃO

De acordo com Blum & Mills (1991), existem três fases características na decomposição de macrófitas: (1) uma fase inicial na qual o material solúvel (citoplasma) é rapidamente lixiviado da planta após sua morte, (2) uma fase intermediária durante a qual os microorganismos utilizam os constituintes recalcitrantes da planta tais como celulose, hemicelulose e lignina como fonte de carbono, e ocorre um aumento na comunidade microbiana, (3) uma terceira fase onde ocorre uma redução muito lenta do peso do detrito, como resultado da lenta degradação de compostos altamente refratários.

Em nosso estudo, o período em que ocorreu decomposição mais acentuada nas três espécies, correspondeu aos primeiros sete dias de estudo, sendo que a maior taxa de decomposição neste período foi apresentada por *Spartina alterniflora* (SA) (4,39%/ dia⁻¹) seguida pela *Spartina densiflora* (SD) (2,73% dia⁻¹) e *Scirpus maritimus* (SM) (2,69% dia⁻¹), correspondendo à primeira fase de decomposição proposta por Blum & Mills (1991). Porém, devemos considerar que para o *Scirpus maritimus*, esta primeira fase se estendeu até o 14º dia, devido, provavelmente, a maior quantidade de material lixiviável apresentado por esta espécie. Após a primeira semana, a decomposição do detrito das espécies estudadas entrou na segunda fase de decaimento, onde até o 90º dia houve uma perda mais lenta de peso, apresentando taxas de decaimento de 0,09% dia⁻¹ para *Spartina densiflora*, 0,18% dia⁻¹ para *Spartina alterniflora* e 0,37% dia⁻¹ para *Scirpus maritimus*.

As taxas de decaimento do PSRLC dos detritos foram similares entre as espécies Spartina alterniflora e *Scirpus maritimus*, mas diferentes de *Spartina densiflora*, cabendo a esta as menores perdas totais. A maior semelhança na perda de peso entre gêneros diferentes de plantas pode ser explicada pelas características

morfológicas similares das folhas de *Spartina alterniflora* e *Scirpus maritimus*. Uma vez que ambas as espécies têm folhas túrgidas e com grande superfície exposta, enquanto que *Spartina densiflora* apresenta folhas enroladas, como uma provável adaptação à perda de água (Perazollo & Pinheiro 1991). Além disso, o talo de *Scirpus maritimus* é grosso e bastante suculento. Da mesma forma em *Spartina alterniflora* o espaço aerenquimático ocupa boa parte do colmo. Já na *Spartina densiflora* tanto o talo como a folha apresentam-se altamente lignificados, além de possuírem grande quantidade de corpos silicosos (Perazzolo & Pinheiro 1991). Todas estas características provavelmente afetam o processo de colonização microbiana, uma vez que as folhas enroladas de *Spartina densiflora* possuem uma menor superfície de exposição disponível ao ataque microbiano, quando comparada com as folhas distendidas de *Spartina alterniflora* e *Scirpus maritimus*.

As perdas totais de peso seco em 180 dias foram 61,27% para *Scirpus maritimus*, 73,43% para *Spartina alterniflora* e 49,25% para *Spartina densiflora*. McKee & Seneca (1982), utilizando o método de "litter bags" registraram perdas de 70 – 90% do peso original em detritos de *Spartina alterniflora* em dois pântanos da Carolina do Norte (USA) ao longo de um ano de decomposição, sendo que no período de sete meses esta perda foi de 60 – 70%, similar aos dados obtidos neste estudo. Já White *et al.* (1978) encontraram perdas de 100% de peso em detritos de *Spartina alterniflora* no sétimo mês, em marismas da Lousiana. Em outro estudo de decomposição de *Spartina alterniflora*, Lee *et al.* (1980), mostraram que 70% do peso original foi perdido em apenas três meses de decaimento. Segundo os autores, uma razão para este rápido decréscimo foi o uso apenas das folhas para a formação dos detritos, excluindo o restante da planta como talos e hastes. Diferenças observadas entre os resultados de nosso estudo e dos demais trabalhos citados podem estar relacionados a diferentes fatores tais como temperatura, composição da comunidade de microorganismos e condição fisiológica das plantas, entre outros.

SUCESSÃO MICROBIANA

Utilizando-se o método de ultrassonificação e a microscopia de epifluorescência, foi possível observar bactérias esféricas e bastonetes, flagelados, muitos esporos de fungos e alguns pequenos fragmentos de hifas. Não podemos descartar a possibilidade do rompimento de células de microorganismos mais frágeis pela potência da vibração do aparelho. Da mesma forma, pode ter ocorrido uma sub-estimativa do material fúngico, uma vez que as hifas de fungos apresentam uma forte capacidade de aderência. Neste caso, a potência de sonificação utilizada pode não ter sido suficiente para a remoção dos mesmos. Observou-se ainda, que a ultrassonificação não foi capaz de retirar os microorganismos que penetram no tecido das plantas e também contribuem para a sua decomposição. Entretanto, este foi o melhor método encontrado para a extração dos microorganismos da superfície das plantas, em comparação com raspagem ou ultracentrifugação que ainda deixavam uma grande quantidade de microorganismos aderidos as partículas detríticas.

O crescimento bacteriano é controlado basicamente pelo balanço entre dois fatores, (1) disponibilidade de nutrientes e (2) pressão de predação (Jürgens 1994). Com relação a predação, os flagelados são os principais consumidores das bactérias, ou seja, um aumento no número de flagelados normalmente resulta numa redução no número de bactérias. Esta interação ficou bem marcada nos detritos de *Spartina alterniflora*, onde, um grande crescimento de flagelados na segunda semana parece ter exercido uma forte pressão, reduzindo o crescimento bacteriano. Para *Scirpus maritimus* essa interação foi mais visível a partir do 30° dia, quando os flagelados começaram a decair permitindo o crescimento bacteriano.

As bactérias nos detritos de *Spartina densiflora* apresentaram um biovolume médio final (180 dias) de aproximadamente 0,8 µm³. Este maior biovolume alcançado pelas bactérias presentes no detrito de *Spartina densiflora* deve ser o resultado de menor pressão de predação uma vez que a forma enrolada das folhas desta espécie, provavelmente proporciona uma maior proteção para as bactérias contra os flagelados e outros protozoários, como indicado pelas menores densidades destes microorganismos nesta espécie (Fig. 5).

Por outro lado, o crescimento constante do número de bactérias ao longo do período de estudo para todas as espécies de macrófita estudadas, pode estar relacionado ao maior fracionamento do material detrítico ao longo

do tempo. A ação de fatores físicos (ondas, marés, etc.), bem como a ação mecânica de macro e microconsumidores sobre o detrito, aumenta sua fragmentação aumentando, conseqüentemente, a relação superfície/volume do mesmo. Com isso, as bactérias encontram mais superfície para a sua fixação e desenvolvimento. Fato similar foi observado por Biddanda *et al.* (1994) onde, através de medidas de respiração, observaram um aumento na biomassa microbiana com a diminuição do tamanho das partículas durante a decomposição.

Na maioria dos casos foi possível observar um aumento na concentração de material fúngico (hifas e esporos), principalmente em *Spartina alterniflora*, a partir da segunda semana de experimento, mais ou menos no período em que começa a predominar o material mais refratário. Como comentado anteriormente, após a primeira fase de lixiviação no processo de decomposição, permanecem no detrito grandes quantidades de celulose e principalmente lignina, que são degradados muito lentamente (Blum *et al.* 1988). Esses compostos são extremamente resistentes ao ataque microbiano. A lignina é atacada quase que exclusivamente por fungos, que liberam enzimas que decompõe os polímeros em suas subunidades constituintes, que são então suscetíveis a posterior degradação por uma variedade de outros microorganismos (Stolp 1993). Por outro lado, este incremento microbiano sobre as partículas, produz um enriquecimento nutritivo aos detritos que poderá servir de complemento à dieta de organismos detritítivoros, tanto pela ingestão das partículas inteiras, como pela raspagem do biofilme formado sobre estas, retirando apenas a comunidade microbiana.

A importância das bactérias aderidas às partículas na decomposição das macrófitas é indiscutível. Entretanto, Anésio *et al.* (2002), avaliando o papel de microorganismos livres e aderidos na decomposição de *Scirpus maritimus*, observaram que as bactérias livres foram responsáveis por mais da metade da respiração medida (65%), sugerindo que estes microorganismos são os principais microorganismos mineralizadores do detrito desta macrófita, após sua dissolução. Por outro lado, estimativas de atividade bacteriana individual (por célula) revelaram que as bactérias aderidas tinham taxas de respiração muito mais altas que bactérias livres (3 a 4 vezes), o que indica que a atividade de bactérias aderidas tem um papel chave na quebra e dissolução de detrito particulado em águas estuarinas. Desta forma, parece que bactérias livres e aderidas atuam de maneira conjunta na degradação e mineralização das macrófitas aquáticas no estuário da Lagoa dos Patos.

No ambiente é provável que o processo de formação de detritos possa ser acelerado pela ação física das ondas e também pela atividade de macro- e micro-invertebrados que interagem com o detrito (Rice & Tenore 1981, Langdon & Newell 1990, Hemminga & Buth 1991). Por exemplo, observações de campo realizadas na região deste estudo revelaram a importância do caranguejo *Chasmagnathus granulata* na formação de detritos de *Spartina alterniflora*. Sabe-se que este caranguejo derruba hastes de *S. alterniflora* não consumindo estas imediatamente, mas sim após o ataque microbiano e conseqüente enriquecimento das partículas detríticas (D'Incao *et al.* 1990).

CONTRIBUIÇÃO DOS MICROORGANISMOS AO CARBONO E NITROGÊNIO DETRITAL

Em nosso experimento a contribuição da biomassa microbiana em carbono (bactérias e flagelados) e nitrogênio (bactérias) não foi alta, o que não significa que não seja relevante. Juntamente com a biomassa de material fúngico apenas observado nas lâminas, comprova-se a contribuição da comunidade microbiana no enriquecimento nutritivo do detrito em decomposição, especialmente no que se refere ao aumento de elementos nitrogenados.

A alta variabilidade do nitrogênio particulado nos detritos coincidiu com picos de diferentes microorganismos, em diferentes períodos da decomposição das plantas. O comportamento do nitrogênio particulado (NP) nos detritos nas quatro primeiras semanas do experimento acompanhou o crescimento dos flagelados, principalmente em *Spartina alterniflora*. Do 30º dia em diante, o aumento de material fúngico coincidiu com o incremento de NP no detrito de *Spartina alterniflora*. É possível que a presença de fungos contribua mais para o incremento de NP no detrito de *S. alterniflora* do que bactérias e flagelados, entretanto o material fúngico

encontrado também estava presente em pequena quantidade. No que se refere aos estudos futuros de decomposição de macrófitas no estuário da Lagoa dos Patos, é imprescindível que se faça medidas de biomassa (C e N) destes microorganismos, para que se tenha uma melhor idéia de sua participação no enriquecimento da qualidade nutricional do detrito.

Apesar das relações observadas, pode-se dizer que a contribuição dos microorganismos não é suficiente para explicar a escala de variações da concentração de nitrogênio particulado (NP). Sabe-se que o nitrogênio presente nas partículas de detritos em águas naturais deriva de várias fontes, tais como (Biddanda & Riemann 1992): (1) nitrogênio residual da matéria orgânica em decomposição e pelotas fecais aderidas ao detrito, (2) condensação de produtos refratários de compostos nitrogenados com compostos fenólicos (lignina), (3) células microbianas, (4) muco microbiano extracelular e (5) aminoácidos adsorvidos ao muco microbiano. Portanto, é provável que uma porção significativa de nitrogênio nos detritos observado neste estudo tenha origem abiótica, devido à presença de substâncias nitrogenadas que se aderem física e/ou quimicamente ao substrato detrítico, enquanto que microorganismos vivos ou proteínas têm menor importância (Rice & Hanson, 1984; Rice, 1982). A concentração de nitrogenados nas águas que margeiam a ilha é muito variável em função da alta hidrodinâmica e pela presença nas proximidades de industrias de pescado e efluentes domésticos sem tratamento. Baumgarten *et al.* (1995) registraram valores de N-NH₄ variando entre 0,1 e 17,3 e N-NO₂ entre 0 e 1,9 e as concentrações de N-NO₃ de 0 a 71,9 μM, em um período de 14 meses.

O aumento no conteúdo de nitrogênio nos detritos pode ainda estar relacionado com o processo de humificação do material vegetal morto. O húmus é um material amorfo formado pela decomposição parcial de restos vegetais formando polímeros de lignina. A humificação durante o processo de decomposição das plantas é acompanhada por um aumento no conteúdo de nitrogênio, devido a presença de bactérias, fungos e protozoários que crescem sobre as partículas detríticas (Stolp 1993).

A concentração inicial de nitrogênio de tecidos de vegetais influencia a velocidade de decomposição das macrófitas (Godshalk & Wetzel 1978), porque aqueles tecidos de plantas com níveis iniciais de nitrogênio superiores serão degradados mais rapidamente que as plantas com conteúdo de nitrogênio inferior (Panitz 1992). Isto acontece porque os microorganismos se desenvolvem com maior facilidade em substratos com a relação C:N mais baixa, isto é, próximas à sua composição bioquímica.

De maneira geral, pode-se dizer que as contribuições de C e N de microorganismos são pequenas em relação ao carbono e nitrogênio totais dos detritos, mas vale ressaltar que a microbiota que coloniza o detrito é fundamental na incorporação de nutrientes essenciais ao crescimento de organismos detritívoros, como aminoácidos específicos, ácidos graxos, esteróis, vitaminas, mucopolissacarídeos, e outros elementos que são sintetizados apenas pelos microorganismos (Lim *et al.* 1997, Stoecker & Capuzzo 1990).

CONCLUSÕES

Em resumo, a produção de detrito a partir de espécies de macrófitas emergentes em marisma da região estuarina da Lagoa dos Patos não foi similar entre indivíduos taxonomicamente mais próximos (*Spartina alterniflora* e *S. densiflora*). Entretanto, as taxas de decomposição do material de *S. alterniflora* e *Scirpus maritimus* foram semelhantes, e isto pode ser decorrente de atributos morfo-anatômicos comuns entre estas plantas.

Houve indícios de interações tróficas complexas entre microorganismos tais como, flagelados e bactérias. A ação metabólica de bactérias sobre a biomassa dos espécimes estudados não foi expressiva em relação a quantidade estimada de nitrogênio e carbono acrescido ao material detrítico, formado ao longo dos dias de experimento deste trabalho. Além disso, foram observados hifas e esporos de fungos cuja atividade metabólica contribui para o incremento da reciclagem de nutrientes de matéria orgânica originária de macrófitas, embora não tenha sido quantificada a contribuição de nitrogênio e/ou carbono destes organismos para o detrito produzido. Portanto, são necessários futuros experimentos e quantificações da participação de fungos na decomposição da matéria morta em marismas deste estuário, além da comparação com a contribuição de bactérias.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos professores César S. B. Costa e Mara Perazzolo pelas críticas e sugestões ao trabalho.

LITERATURA CITADA

- ANÉSIO, AM, PC ABREU, & BA BIDDANDA. 2002. The role of free and attached microorganisms in the decomposition of estuarine macrophyte detritus. Est., Coast and Shelf Sci., 56: 197 - 201.
- BAUMGARTEN, MGZ, LFH NIENCHESKI & KN KUROSHIMA 1995. Qualidade das águas estuarinas que margeiam o município do Rio Grande (RS, Brasil): nutrientes e detergente dissolvido. Atlântica, 17: 17-34.
- BERNARDES, MA & CSB COSTA 1994. Decomposição de folhas e hastes de Scirpus maritimus no estuário da Lagoa dos Patos. XLV Congresso Nacional de Botânica, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo - RS. p. 522.
- BIDDANDA, BA & F RIEMANN 1992. Detrital carbon and nitrogen relations, examined with degrading cellulose. Marine Biology, 13 (3): 271-283.
- BIDDANDA, BA, S OPSAHL & R BENNER 1994. Plankton respiration and carbon flux through Bacterioplankton on the Lousiana shelf. Limnol. Oceanogr., 39 (6): 1259-1275.
- BLUM, LK, AL MILLS, JC ZIEMAN & RT ZIEMAN 1988. Abundance of bacteria and fungi in seagrass and mangrove detritus. Mar. Ecol. Prog. Ser., 42: 73-78.
- BLUM, LK, & AL MILLS 1991. Microbial growth and activity during the initial stages of seagrass decomposition. Mar. Ecol. Prog. Ser., 70: 73-82.
- BRATBAK, G 1993. Microscope methods for measuring bacterial biovolume: Epifluorescence Microscopy, Scanning Electron Microscopy and Transmission Electron Microscopy. In: KEMP, PF et al. (eds.). Handbook of methods in aquatic microbial ecology. Lewis Publishers, Florida. p. 309 - 317.
- BRÉPOHL, DC, PC ABREU, AMB ANÉSIO & CSB COSTA 1996. Variação da biomassa microbiana durante a degradação da macrófita Scirpus maritimus var. macrostachyus (Lam) Michx. Atlântica, 18: 13-26.
- COSTA, CSB 1997. Tidal marsh and wetland plants. In: SEELIGER, U et al. (eds.). Subtropical Convergence Environments. The Coastal and Sea in the Southwestern Atlantic. Springer – Verlag, Berlin. p. 24 – 26.
- DAY, JW, CAS HALL, WM KEMP & YANES A ARANCIBIA 1989. Estuarine ecology. John Wiley & Sons Inc., New York. 558p. D'INCAO, F, KG SILVA, ML RUFFINO & AC BRAGA 1990. Hábito alimentar do caranguejo Chasmagnathus granulata Dana, 1851 na Barra do Rio Grande, RS (Decapoda, Grapsidae). Atlântica, 12 (2): 85 - 93.
- DORNELES, LPP, TRS GONZALES, CP SILVA & CMP PEREIRA 1993. Decomposição de *Spartina densiflora* Brong. e composição florística em uma marisma da Laguna dos Patos, Rio Grande, RS. 2º Congresso de Iniciação Científica FURG/UFPEL Resumos. Rio Grande p. 86.
- GAONA, CAP, AR PEIXOTO & CSB COSTA 1996. Produção primária de uma marisma raramente alagada dominada por Juncus effusus L., no extremo sul do Brasil. Atlântica, 18: 43 - 54.
- GODSHALK, GR & RG WETZEL 1978. Decomposition of aquatic angiosperms II Particulate components. Aquatic Botany, 5: 301-327.
- HEMMINGA, MA & GJC BUTH 1991. Decomposition in salt marsh ecosystems of the S.W. Netherlands: the effects of biotic and abiotic factors. Vegetatio, 92: 73 - 83.
- HICKENBICK. GR 1999. Taxas de decomposição microbiana de macrófitas emergentes em uma marisma do estuário da Lagoa dos Patos. Monografia de Conclusão do Curso de Oceanologia. Rio Grande: FURG, - 63p.
- HOBBIE, JE, RJ DALEY & S JASPER 1977. Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. Appl. Environ. Microbiol., 33: 1225 - 1228.
- JÜRGENS, K 1994. Impact of Daphnia on planktonic microbial food webs a review. Mar. Microb. Food Webs, 8 (1-2): 295-324.
- KNOX, GA 1986. Estuarine ecosystems: A system approach. Vol 1. CRC Press Inc. Florida. 299p.
- LANGDON, CJ & RI NEWELL 1990. Utilization of detritus and bacteria as food sources by two bivalve suspension-feeders, the oyster Crassostrea virginica and the mussel Geukensia demissa. Mar. Ecol. Prog. Ser., 58: 299 - 310.
- LEE, J J 1980. A conceptual model of marine detrital decomposition and the organisms associated with the process. In: DROOP, MR et al. (eds.). Advances in aquatic Microbiology, Vol 2, Academic press, London. p. 257 - 291.
- LEE, C 1993. Measurement of carbon and nitrogen biomass and biovolume from naturally derived marine bacterioplankton. In: KEMP, PF et al. (eds.). Handbook of methods in aquatic microbial ecology. Lewis publishers, Florida, p. 319 - 325.
- LEE, C, RW HOWARTH & BL HOWES 1980. Sterols in decomposing Spartina alterniflora and the contribution of fungi to detrital nitrogen. Limnol. Oceanogr., 25 (2): 290-303.
- LIM. M. H AKO, CL BROWN & K HAHN 1997. Growth response and fatty acid composition of juvenile Penaeus vanamei fed different sources of dietary lipid. Aquaculture, 151: 143-153.
- McKEE, KL & ED SENECA 1982. The influence of morphology in determining the decomposition of use salt marsh macrophytes. Estuaries, 5 (4): 302 - 309
- OLIVEIRA, SA 1986. Método simplificado para determinação colorimétrica de nitrogênio em plantas. Ciência e Cultura, 38: 178-180.
- PANITZ, CMN 1992. Ecological aspects of a salt marsh ecosystem in Santa Catarina Island, Brazil. In: SEELIGER, U (ed.). Coastal Plant Communities of Latin America, Academic press, Inc., p. 213-230.
- PERAZZOLO, M & F PINHEIRO 1991. Aspectos anatômicos e adaptativos das partes vegetativas de Spartina densiflora Brong. (Graminea) da marisma do estuário da Lagoa dos Patos - RS. Acta Bot. Bras., 5 (2): 3-16.
- PEIXOTO, AR & CSB COSTA 1998. Mobilidade do detrito e produção primária líquida aérea anual da biomassa de Scirpus maritimus L. em uma marisma no estuário da Laguna dos Patos, RS, Brasil. Anais do IV Simpósio de Ecossistemas brasileiros, Águas de Lindóia, SP. Vol IV: 80 - 89.
- RICE, DL 1982. The detritus nitrogen problem: New observations and perspectives from organic geochemistry. Mar. Ecol. Prog. Ser., 9: 153 - 162
- RICE, DL & KR TENORE 1981. Dynamics of carbon and nitrogen during the decomposition of detritus derived from estuarine macrophytes. Est., Coastal and Shelf Sci., 13: 681 - 690.
- RICE, DL & RB HANSON 1984. A kinetic model for detritus nitrogen: Role of the associated bacteria in nitrogen accumulation. Bulletin of Marine Science, 35 (3): 326 - 340.
- RIEMANN, B, HM SORÈNSEN, PK BJORNSEN, SJ HORSTED, LM JENSEN, TG NIELSEN & M SONDERGAARD 1990. Carbon budgets of the microbial food web in estuarine enclosures. Mar. Ecol. Prog. Ser., 65: 159-170.

- SILVA, DJ 1981. Análises de alimentos (métodos químicos e biológicos). Viçosa, UFU. 166p.
- SILVA, CP, CMP PEREIRA & LPP DORNELES 1993. Espécies de gramíneas e crescimento de Spartina densiflora Brong. em uma marisma da Laguna dos Patos, RS, Brasil. Caderno de Pesquisa Ser. Bot., Santa Cruz do Sul 5 (1): 95-108.
- STOECKER, DK & JM CAPUZZO 1990. Predation on protozoa: its importance to zooplankton. J. Plankton Res., 12: 891-908.
- STOLP, H 1993. Microbial Ecology: organisms, habitats, activities. Cambridge University press, Great Britain. 308p.
- VELJI, MI 1985. Improved microscopic enumeration of attached aquatic bacteria following deflocculant and ultrasound treatment. M. Sc. Thesis, Simon Fraser Universyti, Burnaby, British Columbia.

 VELJI, MI & LJ ALBRIGHT 1986a. The dispersion of adehred marine bacteria by pyrophosphate and ultrasound prior for direct counting.
- In: International Colloquium on Marine Bacteriology, Second Centre National de la Recherche Scientifique. IFREMER, Acts de colloques. 3, Brust. France.
- VELJI, MI & LJ ALBRIGHT 1986b. Microscopic enumeration of attached marine bacteria as seawater, marine sediment, fecal matter, and Kelp blade samples following pyrophosphate and ultrasound treatments. Can. J. Microbial, 32: 121-126.
- WETZEL, RG & GE LIKENS 1991. *Limnological analyses* (2° ed.), Springer Verlag, New York. 391p. WHITE, DA, TE WEISS, JM TRAPANI & LB THIEN 1978. Productivity and decomposition of the dominant salt marsh plants in Lousiana. Ecology, 59: 751-759.

Recebido: 11/6/2004 Aceito: 23/1/2004