

OS FATORES REGULADORES DO METABOLISMO AQUÁTICO E SUA INFLUÊNCIA SOBRE O FLUXO DE DIÓXIDO DE CARBONO ENTRE OS LAGOS E A ATMOSFERA

Humberto Marotta

Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Inst. de Biologia, Depto. de Ecologia, Ilha do Fundão. CEP: 21941-590, Caixa Postal: 68020. Rio de Janeiro, Brasil.

E-mail: *marotta@ufrj.br*

RESUMO

As emissões de dióxido de carbono (CO₂) à atmosfera intensificam o aquecimento global. Os fluxos de CO₂ entre os lagos e a atmosfera são principalmente determinados pelo balanço entre a fixação de CO₂ pela produção primária e a liberação de CO₂ pela respiração (denominado metabolismo aquático). Lagos podem apresentar em relação à atmosfera apreensão líquida de CO₂ (metabolismo autotrófico) ou liberação líquida desse gás (metabolismo heterotrófico). No entanto, os lagos são considerados relevantes fontes de liberação de CO₂ para atmosfera em escala global. O objetivo desta revisão foi discutir os principais fatores reguladores ascendentes e descendentes do metabolismo aquático e o seu papel no fluxo de CO₂ entre lagos e a atmosfera. Nós concluímos que a literatura científica sobre os fatores reguladores das concentrações de CO₂ em lagos apresenta uma grande carência de abordagens integradas entre as áreas central e marginal na escala intralagunar, bem como de estudos com lagos tropicais na escala global.

Palavras-chave: Metabolismo Aquático, Fluxos de CO₂, Água-ar, Lagos, Regulação Ascendente e Regulação Descendente.

ABSTRACT

AQUATIC METABOLISM REGULATING FACTORS AND ITS INFLUENCE ON CARBON DIOXIDE FLUX BETWEEN LAKES AND THE ATMOSPHERE. Carbon dioxide (CO₂) emissions to atmosphere increase the global warming. Lake-atmosphere CO₂ fluxes are mainly determined by balance between CO₂ fixation from primary production and CO₂ evasion from respiration (named aquatic metabolism). Lakes may show a net CO₂ sink from atmosphere (autotrophic metabolism) or a net CO₂ evasion to atmosphere (heterotrophic metabolism). However, global lakes are considered a relevant CO₂ source to atmosphere, driven by high terrestrial organic inputs. The aim of this review was to discuss the main bottom-up and top-down controls on aquatic metabolism and their role on air-lake CO₂ fluxes. We concluded that scientific literature about regulators factors on CO₂ concentrations in lakes shows a strong lack of integrated approaches between central and marginal areas in intra-lake scale, as well of studies with tropical lakes in global scale.

Key-words: Aquatic Metabolism, Air-water CO₂ Fluxes, Lakes, Bottom-up Control and Top-down Control.

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

O ciclo global do carbono foi alterado significativamente pelas atividades humanas ao longo dos últimos três séculos (Ver *et al.* 1999). A ação antrópica alterou em escala global tanto as emissões de carbono inorgânico à atmosfera, especialmente sob a forma de dióxido de carbono (CO₂), quanto as taxas de produção e os estoques de carbono orgânico (Vitousek *et al.* 1997). Os principais caminhos

metabólicos nos quais o carbono orgânico é produzido e degradado são respectivamente a produção primária e a respiração (Cole *et al.* 2000), cujo balanço nos ecossistemas aquáticos é denominado de Metabolismo Aquático (Odum 1956).

Dentre os ecossistemas naturais, os lagos são reconhecidos ambientes de acumulação de materiais orgânicos e inorgânicos devido à freqüente posição terminal (menor cota) na bacia de drenagem (Knoppers 1994). Os lagos apresentam ampla distribuição

geográfica (cerca de 304 milhões de ecossistemas situados em todas as zonas climáticas do planeta) e sua área global foi estimada em torno de $4,2 \times 10^{12} \text{ m}^2$, o que representa a expressiva parcela de quase 3 % da superfície terrestre continental (Downing *et al.* 2006). Em virtude dessas características, os lagos são potencialmente importantes no ciclo global do carbono (Cole *et al.* 1994).

O objetivo desta revisão foi discutir os principais fatores reguladores do metabolismo aquático de lagos e sua influência sobre o fluxo de CO_2 entre lagos e a atmosfera. A revisão foi estruturada em quatro partes. Na primeira, ressaltamos o papel do dióxido de carbono para o aquecimento global. Na segunda, discutimos a relação entre o metabolismo aquático e o fluxo de dióxido de carbono de lagos para a atmosfera. Na terceira, analisamos o papel da regulação ascendente e descendente sobre o metabolismo dos lagos. Por fim, tecemos na quarta parte uma breve discussão sobre as lacunas científicas acerca do tema.

O DIÓXIDO DE CARBONO E O AQUECIMENTO GLOBAL

A molécula de CO_2 apresenta a propriedade de absorver a radiação infravermelha (calor), contribuindo para aumentar a temperatura da atmosfera terrestre em um processo denominado de Efeito Estufa. Pesquisas paleoclimáticas sugerem uma relativa sincronia entre os aumentos naturais nas concentrações de CO_2 atmosférico e as épocas de aquecimento global na história geológica da Terra (Kump 2002). Dados recentes do Relatório do Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (IPCC 2001) evidenciaram um acentuado aquecimento de 0,6 °C da superfície terrestre somente nas últimas três décadas. As conclusões do IPCC (2001) atribuem especial relevância ao aumento de 30 % nas concentrações de CO_2 atmosférico desde a Revolução Industrial para explicar esse aquecimento global mais recente. Os atuais níveis de 370 ppm desse gás na atmosfera são maiores do que a variabilidade natural entre 180 a 280 ppm estimada nos últimos 400.000 anos (Kump 2002). Esse incremento antropogênico nas concentrações de CO_2 foi principalmente causado pela queima de combustíveis fósseis pela sociedade urbano-industrial, que resultou na liberação á atmosfera

de altas quantidades de carbono antes estocadas no subsolo terrestre. Sendo assim, há cada vez mais indícios de que o Efeito Estufa tem sido incontestavelmente acentuado pelas atividades humanas (Kerr 2006).

As conseqüências do processo de aquecimento global intensificado pelas atividades humanas ainda estão em debate na literatura. Os fenômenos decorrentes da ação antropogênica mais comumente descritos são: o degelo das calotas polares (Rignot & Kanagaratnam 2006), a elevação do nível do mar (Miller & Douglas 2004), os incêndios florestais (Westerling *et al.* 2006), as extinções de espécies (Schwartz *et al.* 2006) e as catástrofes climáticas (Webster *et al.* 2005). Em virtude desse cenário negativo, iniciou-se na década passada um debate mundial que culminou com a assinatura do Tratado de Kyoto, o qual visa uma redução de, no mínimo, 5% das emissões de gases causadores do Efeito Estufa relativas ao ano de 1990 até o período entre 2008 e 2012 (ONU 1998). O Tratado de Kyoto é uma evidência de que a redução das emissões dos gases do efeito estufa tornou-se uma importante meta, sem a qual se tornam inalcançáveis os objetivos de mitigação do aquecimento global (Schneider 2001).

O METABOLISMO AQUÁTICO E O FLUXO DE DIÓXIDO DE CARBONO ENTRE OS LAGOS E A ATMOSFERA

Alguns processos podem apresentar um papel significativo para determinar a quantidade de CO_2 nos ecossistemas aquáticos. Dentre os quais é possível destacar o balanço de CO_2 entre a apreensão pela calcificação e a liberação pela dissolução (Gattuso *et al.* 1998), a produção de CO_2 pela degradação físico-química induzida pela luz solar (foto-oxidação; Granéli *et al.*, 1996), o próprio aporte alóctone de CO_2 (Raymond *et al.* 1997), além de outros processos físicos e químicos (Duarte & Prairie, 2005). Em lagos de pH muito básico e com alta disponibilidade de carbonatos, o balanço entre a calcificação e a dissolução pode ser o processo mais importante para determinar as concentrações de CO_2 na coluna d'água (Hung & Hung 2003). A foto-oxidação pode representar, por sua vez, uma parcela significativa da produção de CO_2 nos lagos húmicos, onde existe alta

disponibilidade de carbono orgânico dissolvido na água (Granéli *et al.* 1996). No entanto, várias evidências sugerem que as concentrações de CO₂ nos lagos são principalmente reguladas pelo metabolismo aquático, ou seja, pelo balanço entre a respiração e a fotossíntese (Cole *et al.* 2000, Sobek *et al.* 2005). Os organismos vivos obtêm a energia para desempenhar suas funções vitais a partir da decomposição da matéria orgânica (alimento), que pode ser produzida (por seres autotróficos) ou consumida de outros organismos (por seres heterotróficos). Enquanto a produção primária pela fotossíntese sintetiza a matéria orgânica a partir do consumo de CO₂, a respiração é o processo de degradação dos compostos orgânicos que resulta na liberação desse gás. Sendo assim, além de sua importância em amenizar a temperatura global, o CO₂ é um gás diretamente envolvido na atividade biológica.

Os estoques de carbono fixado pela produção primária em biomassa são relevantes reservas de carbono do planeta, as quais podem ser liberadas para atmosfera (principalmente como CO₂) a partir da decomposição biológica ou da queima natural e antropogênica (Houghton & Woodwell 1989). A biomassa terrestre global apresenta valores comparáveis à quantidade total de carbono existente na atmosfera sob a forma de CO₂ (Siegenthaler & Sarmiento 1993). Uma parcela relevante desse carbono orgânico terrestre é transportada, depositada ou mineralizada nos ecossistemas aquáticos (Cole & Caraco 2001). Como consequência, a cadeia trófica e a produção de CO₂ nos ecossistemas aquáticos podem ser sustentadas não somente pela matéria orgânica fixada pelos produtores primários autóctones, mas também pelo carbono orgânico de origem alóctone (Pace *et al.* 2004). Dessa forma, os lagos podem apresentar um metabolismo no qual as taxas de produção primária podem ser superiores, iguais ou mesmo inferiores às taxas de respiração (Cole *et al.* 2000). O metabolismo aquático autotrófico se caracteriza por taxas de produção primária superiores às taxas de respiração, tendendo a apresentar, portanto, subsaturação de CO₂ e assimilação líquida desse gás em relação à atmosfera. Por outro lado, o metabolismo aquático heterotrófico se caracteriza por taxas de respiração mais elevadas do que as taxas de produção primária, tendendo a apresentar supersaturação de CO₂ e liberação líquida desse gás à atmosfera.

Especialmente a partir dos últimos anos, a literatura científica passou a descrever com maior ênfase a importância do aporte de carbono orgânico terrestre para sustentar o metabolismo aquático heterotrófico (Duarte & Prairie 2005). Na rede de drenagem da bacia amazônica, foi estimado que o metabolismo aquático é predominantemente heterotrófico e que a expressiva parcela de 80 % do CO₂ liberado para atmosfera é originado da decomposição de carbono orgânico terrestre (Richey *et al.* 2002). Lagos circundados por densas florestas são propícios a se tornarem mais orgânicos devido à lixiviação (Engstrom *et al.* 2000) e a apresentarem um metabolismo heterotrófico, caracterizando-se como importantes condutores de carbono entre as fontes terrestres e a atmosfera (Cole *et al.* 1994). Em razão do significativo aporte orgânico terrestre em escala global, a maioria dos lagos em todas as zonas climáticas do planeta apresenta supersaturação de CO₂ (Sobek *et al.* 2005). A evasão de carbono como CO₂ de lagos para atmosfera foi estimada em torno de 70 g m⁻² ano⁻¹ (Cole *et al.*, 1994). A partir da área mais recentemente avaliada para os lagos (Downing *et al.*, 2006), a emissão média anual de CO₂ pode ser extrapolada em escala global para 0,29 x 10¹⁵ g C ano⁻¹, uma evasão equivalente aos cerca de 0,30 x 10¹⁵ g C ano⁻¹ estimados para os rios do planeta (Cole & Caraco 2001).

REGULAÇÃO ASCENDENTE E DESCENDENTE SOBRE O METABOLISMO AQUÁTICO DOS LAGOS

As condições ambientais, os recursos e a composição de espécies que alteram a produção primária e a respiração também podem determinar o metabolismo aquático e sua influência sobre o fluxo de CO₂ entre os lagos e a atmosfera. A regulação do metabolismo aquático que é resultante da disponibilidade de recursos aos organismos na teia trófica é denominada de controle ascendente. Já a regulação do metabolismo aquático que é decorrente da influência dos níveis tróficos superiores sobre os inferiores é denominada de controle descendente.

O controle ascendente é um importante determinante do metabolismo dos lagos (Hanson *et al.* 2003). O aumento da disponibilidade de radiação

solar na coluna d'água frequentemente favorece a produção primária (Williamson *et al.* 1999), enquanto o aporte de carbono orgânico terrestre favorece a produção das bactérias heterotróficas (Lennon 2004). Já o acréscimo de nutrientes fosfatados e nitrogenados (eutrofização) incrementa tanto a produção primária (Schindler 1978) quanto a atividade microbiana heterotrófica (Azam 1998).

Sendo assim, o controle ascendente promovido pela eutrofização tende a intensificar o metabolismo autotrófico ou heterotrófico nos lagos? Existe na literatura uma tendência geral na qual o metabolismo heterotrófico predominaria em lagos com baixa disponibilidade de nutrientes (oligotróficos; Del Giorgio, 1999), enquanto o metabolismo autotrófico predominaria em lagos com alta disponibilidade de nutrientes (eutróficos; Schindler *et al.*, 1997). Embora o processo de eutrofização favoreça tanto produtores primários quanto microrganismos heterotróficos, o metabolismo que tende a ser favorecido é o autotrófico (Biddanda *et al.* 2001). A principal causa desta relação ainda não está clara, mas três hipóteses complementares estão em discussão na literatura: 1) em condições oligotróficas, as bactérias heterotróficas incorporariam nutrientes da água mais rapidamente do que os organismos autotróficos, possivelmente devido a sua alta razão perímetro: volume (Sanders *et al.* 1992); 2) mesmo em condições oligotróficas, a comunidade planctônica heterotrófica continuaria sendo particularmente subsidiada pelo aporte de matéria orgânica alóctone (Del Giorgio *et al.* 1999); e 3) em condições eutróficas, a predação seria mais intensa sobre as bactérias do que sobre as algas (Fuhrman & Noble 1995).

Além da eutrofização, o aporte de carbono orgânico dissolvido (COD) é um importante processo de regulação ascendente sobre o metabolismo aquático dos lagos (Hanson *et al.* 2003). O COD é utilizado principalmente por bactérias heterotróficas, que consomem a matéria orgânica presente nos ecossistemas aquáticos e constituem recurso para protozoários ou para o zooplâncton, organismos que são por sua vez um alimento potencial aos peixes. Esse caminho alternativo da cadeia alimentar, baseado na matéria orgânica consumida pelas bactérias heterotróficas e não no caminho tradicional baseado no carbono fixado pelas algas, é denominado de Alça

Microbiana (Azam *et al.* 1983). Portanto, a matéria orgânica terrestre mineralizada nos lagos pode sustentar não somente as bactérias heterotróficas, mas também os níveis superiores heterotróficos da cadeia trófica, como invertebrados e peixes (Pace *et al.* 2004). Além de constituir recurso à respiração, o COD terrestre é caracterizado pela coloração escura em virtude de sua composição rica em compostos refratários, como lignina e celulose (Thurman 1985). Essa característica intensifica a atenuação da radiação solar na coluna d'água, o que geralmente desfavorece a produção primária aquática (Williamson *et al.* 1999). Sendo assim, o controle ascendente causado pelo aporte de COD terrestre em geral favorece o metabolismo aquático heterotrófico e a evasão de CO₂ de lagos para atmosfera (Lennon 2004).

Apesar da estreita relação positiva entre o COD terrestre e o metabolismo aquático heterotrófico, verifica-se que o nível de explicação da regressão entre as concentrações de COD e de CO₂ em lagos na escala global é baixo, apesar de significativo (Sobek *et al.* 2005). Esse aparente paradoxo é atribuído ao elevado ruído dessa regressão em virtude da origem do COD nos lagos, o qual pode ser advindo tanto da lixiviação terrestre como da produção primária aquática autóctone. Embora constitua um recurso de qualidade ainda mais lábil ao consumo pelas bactérias heterotróficas do que o COD terrestre (Cole *et al.* 1988), o COD das algas é produzido a partir da fixação do CO₂ presente na água, contribuindo sobretudo para reduzir as concentrações desse gás na coluna d'água. Portanto, lagos com baixo aporte de compostos orgânicos terrestres podem até apresentar uma relação negativa entre as concentrações de COD e de CO₂ devido à elevada importância das algas (Carignan *et al.* 2000), o que contribui para diminuir a relação positiva entre as concentrações de COD e o fluxo de CO₂ de lagos para atmosfera na escala global (Sobek *et al.* 2005).

Além do controle ascendente, os fatores descendentes também regulam expressivamente a estrutura e a função das comunidades aquáticas (Scheffer 2004). Em um tipo específico de controle descendente, o aumento na abundância de predadores carnívoros e conseqüente redução na biomassa dos herbívoros pode causar um efeito positivo indireto sobre a produção primária, o qual é denominado de

Cascata Trófica (Borer *et al.* 2005) e pode ser frequentemente relevante nos lagos (Carpenter *et al.* 2001). No entanto, dificuldades logísticas tornam os estudos sobre o controle descendente do metabolismo de lagos mais escassos quando comparados aos que avaliam apenas o controle ascendente. Os trabalhos mais comuns sobre o controle descendente incluem manipulações com introdução ou exclusão de espécies, as quais requerem grande experiência e investimento.

Em um clássico experimento de lago inteiro, Schindler *et al.* (1997) constataram que as mudanças na composição de espécies em lagos podem alterar o metabolismo aquático devido à cascata trófica. Nesse experimento, foram comparados dois lagos dominados por peixes piscívoros e outros dois por peixes planctívoros. Dentre os quatro lagos estudados por Schindler *et al.* (1997), somente um dominado por peixes piscívoros e outro por peixes planctívoros foram submetidos à eutrofização experimental. Ambos os lagos não eutrofizados apresentaram fluxos de liberação de CO₂ para atmosfera, enquanto os lagos eutrofizados apresentaram fluxo de apreensão de CO₂ atmosférico. No entanto, a eutrofização experimental favoreceu mais o metabolismo autotrófico e a apreensão de CO₂ atmosférico no lago dominado por peixes planctívoros. Nesse lago, a exclusão dos peixes piscívoros resultou no aumento da pressão de predação dos peixes planctívoros sobre o zooplâncton e no decréscimo da pressão de predação do zooplâncton sobre o fitoplâncton, favorecendo por final os produtores primários e o metabolismo autotrófico. A partir deste resultado, Schindler *et al.* (1997) concluíram que pode existir um efeito integrado entre os fatores ascendentes (eutrofização) e descendentes (composição de espécies) sobre o metabolismo aquático dos lagos. Em outro experimento de lago inteiro, Cole *et al.* (2000) também reforçaram essa tendência de que os controles ascendentes e descendentes não devem ser analisados isoladamente. Nesse estudo, o metabolismo heterotrófico persistiu em um lago não eutrófico, apesar da comunidade de peixes ser dominada por planctívoros que reduziram a pressão de predação sobre as algas. Tal resultado foi atribuído ao controle ascendente promovido pela alta disponibilidade de carbono orgânico dissolvido que subsidiou a atividade aquática heterotrófica (Cole *et al.* 2000).

Na medida em que determinadas condições influenciam o estabelecimento das espécies biológicas ao alterarem a quantidade e a qualidade de outros recursos, também podem apresentar especial relevância ao metabolismo aquático. A temperatura, a pluviosidade e a profundidade são exemplos de condições que influenciam inúmeros outros fatores de regulação tanto descendente quanto ascendente sobre o metabolismo dos lagos. A pluviosidade favorece frequentemente o metabolismo aquático heterotrófico ao aumentar o aporte da lixiviação orgânica terrestre (Biddanda & Cotner 2002, Ram *et al.* 2003). No entanto, a intensificação das chuvas também incrementa o aporte de nitrogênio e fósforo nos lagos (Schindler 1978), o que poderia favorecer por sua vez o metabolismo autotrófico especialmente em áreas agrícolas e urbanas. Contrário ao esperado por razões fisiológicas, os efeitos da temperatura em escala global por si podem não alterar significativamente a supersaturação de CO₂ em lagos, a não ser por induzir mudanças no aporte de COD terrestre (Sobek *et al.* 2005). Apesar disso, o aquecimento global associado a grande profundidade pode reduzir a produção primária lagunar, resultado do aumento da faixa de anaerobiose e da produção de ácido sulfídrico na coluna d'água (Verburg *et al.* 2003). Outro processo regulador do metabolismo dos lagos que influencia diversas outras condições é o lançamento de esgotos sem tratamento. Esses efluentes domésticos são ricos em compostos orgânicos, que sustentam o metabolismo heterotrófico (Lennon 2004), e em nutrientes nitrogenados e fosfatados, que favorecem o metabolismo autotrófico (Biddanda *et al.* 2001). Elevadas quantidades de esgotos intensificam o metabolismo aquático heterotrófico e causam permanente supersaturação de CO₂ na coluna d'água, pois aumentam excessivamente a quantidade de carbono orgânico à heterotrofia e reduzem a disponibilidade de radiação solar à autotrofia (Hellings *et al.* 2001). Por outro lado, reduzidas vazões de esgoto podem intensificar o metabolismo aquático autotrófico, tal como foi detectado em um lago tropical (Carmouze *et al.* 1991), em virtude das altas concentrações de nitrogênio e fósforo inorgânicos em relação à disponibilidade compostos orgânicos. Portanto, torna-se evidente como a previsibilidade pretendida com as pesquisas científicas, a qual relacione os efeitos das mudanças nas condições

ecológicas ao metabolismo aquático, pode ser permeada de alta complexidade e demandar mais estudos devido às peculiaridades locais e aos numerosos mecanismos de causa e efeito envolvidos, os quais além de interdependentes ainda se relacionam de forma direta e indireta.

LACUNAS CIENTÍFICAS E CONSIDERAÇÕES FINAIS

O metabolismo aquático influencia o fluxo de CO₂ para atmosfera nos lagos, os quais são importantes ecossistemas na condução de carbono das fontes terrestres para a atmosfera (Cole *et al.* 1994). Pesquisas recentes também confirmaram a relação positiva entre o aumento do CO₂ antropogênico e o aquecimento global (IPCC 2001). Desta maneira, estudos sobre os fatores reguladores do metabolismo aquático em lagos permitem revelar aspectos importantes para o próprio processo de aquecimento global. No entanto, existem na literatura relevantes lacunas sobre os fatores que regulam o metabolismo aquático, embora sejam conhecidos isoladamente vários níveis de regulação tanto da produção primária quanto da respiração (Cole *et al.* 2000).

A carência de estudos nos lagos tropicais é especialmente acentuada, apesar desses ecossistemas apresentarem importante representatividade em escala global (Downing *et al.* 2006) e expressivas peculiaridades como alta incidência solar e temperatura ao longo de todo o ano. Em um recente levantamento global sobre as concentrações de CO₂ em 4902 lagos (Sobek *et al.* 2005), apenas 6 % eram tropicais ou subtropicais enquanto 60 % eram boreais. Outra lacuna se refere à constatação de que a maioria dos lagos do mundo são pequenos e rasos (Downing *et al.* 2006), uma condição que aumenta freqüentemente a importância relativa das margens densamente colonizadas por macrófitas aquáticas emersas (Wetzel 1990). Especialmente nos Trópicos, essa vegetação apresenta uma das mais altas taxas de produtividade primária do planeta (Wetzel 2001), a qual pode resultar em substancial acúmulo de carbono no sedimento (Brevik & Homburg 2004). No entanto, as macrófitas aquáticas flutuantes e emersas não reduzem as concentrações de CO₂ da coluna d'água como os outros produtores primários aquáticos, uma vez que

incorporam esse gás diretamente da atmosfera (Sculthorpe 1967). Essa vegetação pode, por outro lado, até aumentar as concentrações de CO₂ devido à decomposição de sua biomassa morta no fundo dos lagos (Kuehn & Suberkropp 1998). Dessa forma, o acúmulo de carbono pelas macrófitas aquáticas emersas não é considerado na avaliação isolada dos fluxos de CO₂ entre os lagos e a atmosfera. Apesar dessa potencial importância especialmente nos lagos rasos tropicais, a grande maioria dos estudos simplesmente ignora a fixação de CO₂ pelas macrófitas aquáticas emersas, pois somente avaliam isoladamente o fluxo desse gás entre a coluna d'água e a atmosfera. Por conseguinte, existe na literatura uma grande carência tanto de estudos sobre os fatores reguladores do metabolismo em lagos tropicais quanto de trabalhos que considerem o importante papel das macrófitas aquáticas emersas sobre o metabolismo aquático.

Os estudos ecológicos sobre o fluxo de CO₂ entre os lagos e a atmosfera são relevantes não apenas por discutirem os fatores reguladores do gás estufa mais abundante do planeta, enfocando esses reconhecidos ecossistemas de ligação entre o ambiente terrestre e a atmosfera. Artigos recentes têm debatido sobre o real papel da temperatura em intensificar o processo de decomposição da matéria orgânica na escala global (para detalhes ver revisão de Davidson & Janssens 2006). Portanto, estudos que avaliem os efeitos da temperatura para a decomposição biológica e a conseqüente emissão de CO₂ por lagos na escala global permitem inferir sobre o papel do aquecimento do planeta em intensificar a liberação desse gás que contribui, por sua vez, para aumentar a própria temperatura global. Em outras palavras, tal enfoque em lagos permite avaliar se o aquecimento global pode ou não contribuir para intensificar o próprio aquecimento global (retro-alimentação positiva). Nessa linha, foi evidenciado recentemente que a elevação de temperatura do planeta pode aumentar as emissões de lagos para atmosfera de metano, um outro gás que intensifica o Efeito Estufa (Walter *et al.* 2006).

Portanto, apesar do grande avanço obtido na literatura científica acerca dos fatores reguladores do metabolismo aquático e de seu papel na emissão à atmosfera do gás do Efeito Estufa mais abundante (CO₂), podemos sumarizar duas principais lacunas que

podem insurgir como ponto de discussão nos próximos anos. Enquanto na escala local intralagunar existe a necessidade por abordagens integradas do metabolismo aquático entre as áreas central e marginal, na escala global existe a demanda pela inclusão de mais estudos em lagos tropicais.

Agradecimentos - Os autores agradecem as valiosas sugestões dos três revisores anônimos. H. Marotta é especialmente grato ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (PPGE/UFRJ) e à bolsa de doutorado CAPES/MEC financiadores da tese na qual este artigo faz parte.

REFERÊNCIAS

- AZAM, F. 1998. Microbial control of oceanic carbon flux: The plot thickens. *Science*. 280 (5364): 694-696.
- AZAM, F.; FENCHEL, T.; FIELD, J. G.; GRAY, J. S.; MEYERREIL, L. A. & THINGSTAD, F. 1983. The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. *Marine Ecology-Progress Series*. 10 (3): 257-263.
- BIDDANDA, B.; OGDahl, M. & COTNER, J. 2001. Dominance of bacterial metabolism in oligotrophic relative to eutrophic waters. *Limnology and Oceanography*. 46 (3): 730-739.
- BIDDANDA, B. A. & COTNER, J. B. 2002. Love handles in aquatic ecosystems: The role of dissolved organic carbon drawdown, resuspended sediments, and terrigenous inputs in the carbon balance of Lake Michigan. *Ecosystems*. 5 (5): 431-445.
- BORER, E. T.; SEABLOOM, E. W.; SHURIN, J. B.; ANDERSON, K. E.; BLANCHETTE, C. A.; BROITMAN, B.; COOPER, S. D. & HALPERN, B. S. 2005. What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology*. 86 (2): 528-537.
- CARIGNAN, R.; PLANAS, D. & VIS, C. 2000. Planktonic production and respiration in oligotrophic Shield lakes. *Limnology and Oceanography*. 45 (1): 189-199.
- CARMOUZE, J. P.; KNOPPERS, B. & VASCONCELOS, P. 1991. Metabolism of a Subtropical Brazilian Lagoon. *Biogeochemistry*. 14 (2): 129-148.
- CARPENTER, S. R.; COLE, J. J.; HODGSON, J. R.; KITCHELL, J. F.; PACE, M. L.; BADE, D.; COTTINGHAM, K. L.; ESSINGTON, T. E.; HOUSER, J. N. & SCHINDLER, D. E. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecological Monographs*. 71 (2): 163-186.
- COLE, J. J. & CARACO, N. F. 2001. Carbon in catchments: connecting terrestrial carbon losses with aquatic metabolism. *Marine and Freshwater Research*. 52 (1): 101-110.
- COLE, J. J.; CARACO, N. F.; KLING, G. W. & KRATZ, T. K. 1994. Carbon-Dioxide Supersaturation in the Surface Waters of Lakes. *Science*. 265 (5178): 1568-1570.
- COLE, J. J.; FINDLAY, S. & PACE, M. L. 1988. Bacterial Production in Fresh and Saltwater Ecosystems - a Cross-System Overview. *Marine Ecology-Progress Series*. 43 (1-2): 1-10.
- COLE, J. J.; PACE, M. L.; CARPENTER, S. R. & KITCHELL, J. F. 2000. Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnology and Oceanography*. 45 (8): 1718-1730.
- DAVIDSON, E. A. & JANSSENS, I. A. 2006. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*. 440 (7081): 165-173.
- DEL GIORGIO, P. A.; COLE, J. J.; CARACO, N. F. & PETERS, R. H. 1999. Linking planktonic biomass and metabolism to net gas fluxes in northern temperate lakes. *Ecology*. 80 (4): 1422-1431.
- DOWNING, J. A.; PRAIRIE, Y. T.; COLE, J. J.; DUARTE, C. M.; TRANVIK, L. J.; STRIEGL, R. G.; MCDOWELL, W. H.; KORTELAJINEN, P.; CARACO, N. F.; MELACK, J. M. & MIDDELBURG, J. J. 2006. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*. 51 (5): 2388-2397.
- DUARTE, C. M. & PRAIRIE, Y. T. 2005. Prevalence of heterotrophy and atmospheric CO₂ emissions from aquatic ecosystems. *Ecosystems*. 8 (7): 862-870.
- ENGSTROM, D. R.; FRITZ, S. C.; ALMENDINGER, J. E. & JUGGINS, S. 2000. Chemical and biological trends during lake evolution in recently deglaciated terrain. *Nature*. 408 (6809): 161-166.
- FUHRMAN, J. A. & NOBLE, R. T. 1995. Viruses and protists cause similar bacterial mortality in coastal seawater. *Limnology and Oceanography*. 40 (7): 1236-1242.
- GATTUSO, J. P.; FRANKIGNOULLE, M. & WOLLAST, R. 1998. Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 29: 405-434.
- GRANELI, W.; LINDELL, M. & TRANVIK, L. 1996. Photo-oxidative production of dissolved inorganic carbon in lakes of different humic content. *Limnology and Oceanography*. 41 (4): 698-706.
- HANSON, P. C.; BADE, D. L.; CARPENTER, S. R. & KRATZ, T. K. 2003. Lake metabolism: Relationships with dissolved organic carbon and phosphorus. *Limnology and*

- Oceanography*. 48 (3): 1112-1119.
- HELLINGS, L.; DEHAIRS, F.; VAN DAMME, S. & BAEYENS, W. 2001. Dissolved inorganic carbon in a highly polluted estuary (the Scheldt). *Limnology and Oceanography*. 46 (6): 1406-1414.
- HOUGHTON, R. A. & WOODWELL, G. M. 1989. Global Climatic-Change. *Scientific American*. 260 (4): 36-44.
- HUNG, J. J. & HUNG, P. Y. 2003. Carbon and nutrient dynamics in a hypertrophic lagoon in southwestern Taiwan. *Journal of Marine Systems*. 42 (3-4): 97-114.
- IPCC. 2001. *Climate change 2001: The scientific basis*. Cambridge University Press, Great Britain.
- KERR, R. A. 2006. Global change - No doubt about it, the world is warming. *Science*. 312 (5775): 825-825.
- KNOPPERS, B. 1994. Aquatic primary production in coastal lagoons. 243-286. In: Coastal lagoon processes. Elsevier, Amsterdam.
- KUMP, L. R. 2002. Reducing uncertainty about carbon dioxide as a climate driver. *Nature*. 419 (6903): 188-190.
- LENNON, J. T. 2004. Experimental evidence that terrestrial carbon subsidies increase CO₂ flux from lake ecosystems. *Oecologia*. 138 (4): 584-591.
- MILLER, L. & DOUGLAS, B. C. 2004. Mass and volume contributions to twentieth-century global sea level rise. *Nature*. 428 (6981): 406-409.
- ODUM, H. T. 1956. Primary Production in Flowing Waters. *Limnology and Oceanography*. 1 (2): 102-117.
- ONU. 1998. *Protocolo de Kyoto de la convención marco de las Naciones Unidas sobre el cambio climático*. ONU, Nova York.
- PACE, M. L.; COLE, J. J.; CARPENTER, S. R.; KITCHELL, J. F.; HODGSON, J. R.; VAN DE BOGERT, M. C.; BADE, D. L.; KRITZBERG, E. S. & BASTVIKEN, D. 2004. Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature*. 427 (6971): 240-243.
- RAM, A. S. P.; NAIR, S. & CHANDRAMOHAN, D. 2003. Seasonal shift in net ecosystem production in a tropical estuary. *Limnology and Oceanography*. 48 (4): 1601-1607.
- RAYMOND, P. A.; CARACO, N. F. & COLE, J. J. 1997. Carbon dioxide concentration and atmospheric flux in the Hudson River. *Estuaries*. 20 (2): 381-390.
- RICHEY, J. E.; MELACK, J. M.; AUFDENKAMPE, A. K.; BALLESTER, V. M. & HESS, L. L. 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO₂. *Nature*. 416 (6881): 617-620.
- RIGNOT, E. & KANAGARATNAM, P. 2006. Changes in the velocity structure of the Greenland ice sheet. *Science*. 311 (5763): 986-990.
- SANDERS, R. W.; CARON, D. A. & BERNINGER, U. G. 1992. Relationships between Bacteria and Heterotrophic Nanoplankton in Marine and Fresh Waters - an Inter-Ecosystem Comparison. *Marine Ecology-Progress Series*. 86 (1): 1-14.
- SCHEFFER. 2004. *Ecology of Shallow Lakes*. Kluwer Academic Publishers, Londres.
- SCHINDLER, D. E.; CARPENTER, S. R.; COLE, J. J.; KITCHELL, J. F. & PACE, M. L. 1997. Influence of food web structure on carbon exchange between lakes and the atmosphere. *Science*. 277 (5323): 248-251.
- SCHINDLER, D. W. 1978. Factors Regulating Phytoplankton Production and Standing Crop in Worlds Freshwaters. *Limnology and Oceanography*. 23 (3): 478-486.
- SCHNEIDER, S. H. 2001. Earth systems engineering and management. *Nature*. 409 (6818): 417-+.
- SCHWARTZ, M. W.; IVERSON, L. R.; PRASAD, A. M.; MATTHEWS, S. N. & O'CONNOR, R. J. 2006. Predicting extinctions as a result of climate change. *Ecology*. 87 (7): 1611-1615.
- SIEGENTHALER, U. & SARMIENTO, J. L. 1993. Atmospheric Carbon-Dioxide and the Ocean. *Nature*. 365 (6442): 119-125.
- SOBEK, S.; TRANVIK, L. J. & COLE, J. J. 2005. Temperature independence of carbon dioxide supersaturation in global lakes. *Global Biogeochemical Cycles*. 19 (2): Art. No. GB2003.
- THURMAN, E. M. 1985. *Organic Geochemistry of natural waters*. Martinus Nijhoff/Dr W. Junk Publishers. Boston.
- VER, L. M. B.; MACKENZIE, F. T. & LERMAN, A. 1999. Biogeochemical responses of the carbon cycle to natural and human perturbations: Past, present, and future. *American Journal of Science*. 299 (7-9): 762-801.
- VERBURG, P.; HECKY, R. E. & KLING, H. 2003. Ecological consequences of a century of warming in Lake Tanganyika. *Science*. 301 (5632): 505-507.
- VITOUSEK, P. M.; MOONEY, H. A.; LUBCHENCO, J. & MELILLO, J. M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science*. 277 (5325): 494-499.
- WALTER, K. M.; ZIMOV, S. A.; CHANTON, J. P.; VERBYLA, D. & CHAPIN, F. S. 2006. Methane bubbling from Siberian thaw lakes as a positive feedback to climate warming. *Nature*. 443 (7107): 71-75.
- WEBSTER, P. J.; HOLLAND, G. J.; CURRY, J. A. & CHANG, H. R. 2005. Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science*. 309 (5742): 1844-1846.

- WESTERLING, A. L.; HIDALGO, H. G.; CAYAN, D. R. & SWETNAM, T. W. 2006. Warming and earlier spring increase western US forest wildfire activity. *Science*. 313 (5789): 940-943.
- WETZEL, R. G. 1990. Land-water interfaces: Metabolic and limnological regulators. *Verh. Internat. Verein Limnol.* 24 6-24.
- WETZEL, R. G. 2001. *Limnology: lake and river ecosystems*. Academic Press, California.
- WILLIAMSON, C. E.; MORRIS, D. P.; PACE, M. L. & OLSON, A. G. 1999. Dissolved organic carbon and nutrients as regulators of lake ecosystems: Resurrection of a more integrated paradigm. *Limnology and Oceanography*. 44 (3): 795-803.

Submetido em 22/09/2006
Aceito em 15/11/2006