

**DOTTORATO DI RICERCA IN ECOLOGIA – 12° CICLO
UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PARMA**

**VARIAZIONE INTRA-HABITAT DEI TASSI E DELLE
EFFICIENZE DI UN PROCESSO A LIVELLO DI ECOSISTEMA:
DECOMPOSIZIONE DI DETRITO ORGANICO**

Dottoranda Dr. Letizia Sabetta*
Relatore Prof. Loreto Rossi *
Coordinatore Prof. Paolo Menozzi **

Anno Accademico 1998-1999

* Dip. Genetica e Biologia Molecolare – Area Ecologia – Università “La Sapienza” di Roma.

** Dip. Di Scienze Ambientali – Università degli Studi di Parma

INDICE

PREMESSA	1
PARTE GENERALE	
1 I PATTERN SPAZIALI IN ECOLOGIA	6
L'IMPORTANZA DEL CONCETTO DI SCALA IN ECOLOGIA	11
LA MISURA DELLA VARIANZA SPAZIALE IN ECOLOGIA	16
L'AUTOCORRELAZIONE SPAZIALE DI FENOMENI ECOLOGICI	24
LA MODELLIZZAZIONE E L'INTERPRETAZIONE DELLA DIPENDENZA SPAZIALE IN ECOLOGIA	34
2 PATTERN E PROCESSI NEI SISTEMI A BASE DETRITO	
IL DETRITO ORGANICO DI ORIGINE VEGETALE	39
INTERAZIONI BIOLOGICHE NELLA DECOMPOSIZIONE DEL DETRITO IN AMBIENTE ACQUATICO	47
PARTE SPERIMENTALE	
3.1 DESCRIZIONE DEL SITO DI STUDIO	62
3.2 MATERIALI E METODI	
ANALISI DEL PROCESSO DI DECOMPOSIZIONE E DELLA COLONIZZAZIONE ANIMALE	65
DETERMINAZIONE DEL CARBONIO ORGANICO NEI SEDIMENTI E DEI PARAMETRI DELLA COLONNA D'ACQUA	67
ANALISI DELLA COLONIZZAZIONE MICROBICA	67
ANALISI DEI DATI	71
ANALISI SPAZIALE DEI DATI	72
ANALISI DI IMMAGINI SATELLITARI	75
<i>ANALISI DELLA COMPLESSITÀ DELLA LINEA DI COSTA</i>	75
<i>DETERMINAZIONE DELLA COPERTURA VI VEGETAZIONE RIPARIALE</i>	76
<i>INDICE D'INFLUENZA RIPARIALE</i>	77
4 RISULTATI E DISCUSSIONE	78
ANALISI DEI PARAMETRI AMBIENTALI	78
<i>COMPLESSITÀ DELLA LINEA DI COSTA</i>	78
<i>CARATTERISTICHE CHIMICO-FISICHE DEL LAGO</i>	81
SOSTANZA ORGANICA NEI SEDIMENTI	83
DECOMPOSIZIONE DEL DETRITO VEGETALE	88
COLONIZZAZIONE DEL SUBSTRATO VEGETALE DA PARTE DEGLI INVERTEBRATI DETRITIVORI	99
COLONIZZAZIONE MICROFUNGINA E INTERAZIONE MICROFUNGHI-DETRITIVORI DURANTE IL PROCESSO DI DECOMPOSIZIONE	114
INFLUENZA DELLA FASCIA RIPARIALE LACUSTRE SUL PROCESSO DECOMPOSITIVO	123
SINTESI CONCLUSIVA	126
BIBLIOGRAFIA	128

PREMESSA

Il ruolo dell'eterogeneità spaziale sullo sviluppo e il mantenimento dei pattern in ecologia è molto rilevante (Levin 1992, Tilman 1994). Lo spazio è stato definito la "frontiera finale" per la teoria ecologica (Kareiva 1994), e ormai è opinione diffusa che l'interazione di fenomeni come la dispersione, il disturbo e il mosaicismo spaziale possono profondamente alterare la natura stessa delle interazioni tra le specie.

Il riconoscimento dell'importanza dell'eterogeneità spaziale (e temporale) ha guidato, soprattutto negli ultimi due decenni, lo sviluppo delle metodologie di campionamento, dei metodi statistici e dei modelli matematici che affrontano specificatamente questo tipo di variazioni (Burrough 1981, Gardner et al 1987, Milne 1988, Issaci e Srivastava 1989, Sugihara 1990, Legendre 1993, Rossi. R. E. et la. Koenig 1999). La variabilità spaziale esibita dai fenomeni ecologici, in passato considerata un errore statistico (Cassie 1963, Steele 1976), è ormai riconosciuta come quantità biologicamente importante che cambia valore in funzione della scala di osservazione (Horne e Schneider 1995). Infatti, molti fenomeni ecologici fluttuano sincronicamente su più o meno ampie aree geografiche esibendo autocorrelazione o sincronia spaziale (Koenig 1999).

L'ecologia del paesaggio riconosce l'elevata eterogeneità spaziale della biosfera in quanto mosaico di habitat differenti per produttività, abbondanza di risorse e demografia dei consumatori e demografia dei consumatori (Farina 1996). Infatti, il paesaggio è per definizione una porzione del territorio complessa costituita da ecosistemi adiacenti e interagenti che sono internamente omogenei strutturalmente e funzionalmente (Forman e Godron 1986, Green et al. 1996). L'analisi a livello di "landscape" ignora la variabilità interna degli habitat poiché presuppone una scala d'indagine la cui "grana" (il più basso livello di risoluzione) coincide con l'habitat stesso che è assunto come componente unitario e omogeneo del mosaico. Ad esempio la velocità di propagazione di un disturbo attraverso l'ambiente è una caratteristica funzionale che è influenzata dall'eterogeneità spaziale (Turner 1987). Turner et al. (1989b) analizzano il pattern di propagazione del disturbo attraverso un paesaggio utilizzando un modello derivato dalla teoria della percolazione (Stauffer 1985). Nel modello la velocità del disturbo è analizzata come funzione dell'insieme degli habitat all'interno del paesaggio suscettibili al disturbo e della loro

distribuzione spaziale. Invece, gli effetti del disturbo sono stimati dalla proporzione di habitat della “landscape” influenzati dai disturbi e dai cambiamenti nella struttura della “landscape” stessa. Questo tipo di approccio solleva il problema di stabilire a quale scala di indagine l’ambiente è strutturalmente e funzionalmente omogeneo. Cartografare in modo statisticamente valido la distribuzione spazio-temporale dei pattern ricorrenti dei processi all’interno di un ecosistema potrebbe rappresentare un approccio utile alla soluzione del problema.

La geostatistica fornisce strumenti validi per interpretare i pattern spaziali degli organismi e dei componenti spaziali con i quali interagiscono, e per esplicitare la connessione spazialmente dipendente tra l’ambiente e i processi. Il tradizionale strumento geostatistico (il variogramma) ha dimostrato quanto sia incompleta e imprecisa l’analisi del pattern spaziale quando essa è fatta considerando semplicemente i cambiamenti relativi a media e varianza (Rossi J. P 1995). Il suo utilizzo nell’analisi della dipendenza spaziale e temporale nei dati ecologici ha registrato un significativo aumento nell’ultimo decennio. La geostatistica è stata applicata a molti campi dell’ecologia dalla distribuzione dei pest (Schotzko e Knudsen 1992, Speight et al. 1998) alla struttura delle foreste (bellehumeur et al. 1997), alla distribuzione di popolazioni (Ettema et al. 1998).

L’uso della cartografia nell’approccio funzionale in ecologia permette di affrontare un altro problema relativo alla gestione delle risorse naturali.: il “gap” esistente tra la capacità di prevedere le dinamiche dei fenomeni ambientali propria dell’ecologia accademica e la fruibilità di questa capacità da parte di chi deve operare concretamente nella gestione delle risorse naturali.

Presenta un elevato interesse in questo contesto la cartografia delle funzioni ecosistemiche tra cui quello relativo alle mappe dei tassi di decomposizione biologica della materia organica. Attraverso la decomposizione del detrito vegetale i nutrienti intrappolati nella materia organica durante il processo di produzione vengono mineralizzati e resi di nuovo disponibili nell’ambiente (Odum 1988). La decomposizione è un processo a livello di ecosistema e presenta, a differenza dei processi che si sviluppano ai più bassi livelli gerarchici, una forte inerzia fisica per cui risponde piuttosto lentamente ai cambiamenti ambientali. Tuttavia può mostrare piccole ma significative differenze spaziali tra i micro-habitat di un biotopo (Rossi et al submitted). Alcuni aspetti cruciali di questo problema non

sono ancora stati chiariti, ad esempio non è chiara l'origine della variabilità intra-habitat più volte osservata anche per i processi a livello di ecosistema.

La decomposizione risente delle caratteristiche abiotiche dell'ambiente soprattutto indirettamente attraverso l'influenza che queste hanno sugli operatori biotici. Infatti, detritivori invertebrati e decompositori microbici risentono delle condizioni dell'ambiente bentonico, e mostrano un controllo interattivo reciproco (Hanlon e Anderson 1980).

Il detrito vegetale di origine alloctona rappresenta una risorsa energetica fondamentale per molti ecosistemi lacustri (Molongoski e Klug 1980, Lewis 1987). Sistemi acquatici e terrestri sono spesso legati funzionalmente attraverso il flusso di materia organica mediato dal vento e dai movimenti dell'acqua nel ciclo idrologico (Hasler 1975). La materia organica passa dall'ambiente terrestre a quello acquatico principalmente sotto forma di detrito fogliare e di materia organica particolata e disciolta dilavata dal suolo o trasportata dalle inondazioni. L'impatto che questi input possono avere sui bilanci energetici e sulla struttura di comunità dipende da numerose variabili ambientali: il tipo di ambiente presente all'interfaccia terra/acqua, l'ammontare del dilavamento terrestre e le caratteristiche della linea di costa (Meyer e Tate 1983, Likens 1984, Schindler et al. 1996, Wetzel 1990). Spesso gli input eccedono la produttività in situ (Boling et al. 1975, Fischer e Likens 1975).

I movimenti di nutrienti, detrito, prede e consumatori tra gli habitat sono comuni in molti biomi e possono fortemente influenzare popolazioni, reti trofiche e dinamiche delle comunità (Polis et al. 1997). Il grado di connessione varia enormemente tra i sistemi reali e i fattori che influenzano i tassi di scambio tra le unità spaziali sono una questione centrale dell'ecologia del paesaggio (Turner 1989, Dunning 1992). I "tassi di scambio" possono dipendere da un insieme di caratteristiche ambientali come la geometria dell'habitat; la similarità, la distanza e la produttività relativa degli habitat che interagiscono. Le caratteristiche dei confini quindi governano input, produttività e dinamiche tra habitat limitrofi (Polis 1996).

La magnitudine e la qualità degli input di materia organica nel corpo d'acqua costituiscono fattori cruciali nella determinazione dei tassi decompositivi. Infatti, assimilando la decomposizione ad una reazione chimica, è prevedibile che sussista una relazione diretta tra quantità di substrato ed il tasso con cui esso si degrada (Saunders 1976).

L'influenza dell'input alloctono è stata in effetti riconosciuta come un fattore significativo nella determinazione dei tassi di decomposizione (Wardle et al. 1997) e nella strutturazione delle comunità bentoniche ed in particolare della guild dei macrodetrivori che a loro volta intervengono nel processo (Cummins et al., Dudgeon 1994, Malqvist e Oberle 1995).

Le caratteristiche della fascia litorale degli ecosistemi lacustri, quale interfaccia tra gli ambienti acquatico e terrestre, possono in tale prospettiva assumere un ruolo regolativo chiave nel processo di decomposizione del materiale organico alloctono. Le immagini satellitari costituiscono una fonte importante di informazioni per l'analisi morfologica del territorio oltre che per il monitoraggio e l'analisi ambientale su scala regionale, continentale e globale (Teillet et al. 1997). L'analisi di immagini "remote" permette la determinazione quantitativa del grado di copertura vegetale (e.g. Purevdorj et al. 1998) e le caratteristiche della vegetazione delle aree marine costiere (Belsher et al. 1990, Chauvaud et al. 1998). Le tecniche di analisi che utilizzano il remote sensing consentono di affrontare un sistema ecologico nelle sue caratteristiche di massima e nella relazione con i sistemi limitrofi con cui presumibilmente interagisce.

Da quanto affermato si possono riassumere alcuni punti essenziali nello sviluppo dell'ipotesi di lavoro della presente tesi:

- i processi di decomposizione del materiale alloctono dipendono da diversi fattori tra cui rilevante è l'input alloctono;
- l'input dipende dalla copertura vegetale e dalle caratteristiche della linea di costa.

Per la determinazione della variabilità intra-habitat lo strumento più efficace attualmente disponibile è la geostatistica una branca della statistica spaziale.

Per la determinazione delle caratteristiche di costa si è ritenuto appropriato utilizzare immagini da satellite e la geometria frattale.

Per lo sviluppo della ricerca è stato scelto un biotopo rappresentativo degli invasi del centro Italia che presenta un buon grado di visibile eterogeneità spaziale, almeno di tipo strutturale.

Le finalità del lavoro sono peraltro riassumibili in 2 punti fondamentali:

- produrre uno strumento di analisi dell'habitat facilmente fruibile dai gestori;

- definire un metodo quantitativo per la definizione della variabilità spaziale di un processo ecosistemico fondamentale per la sopravvivenza degli ecosistemi lacustri del tipo studiato.

PARTE GENERALE

1. I PATTERN SPAZIALI IN ECOLOGIA

L'Ecologia in quanto scienza che realizza lo studio delle relazioni tra gli organismi e il loro ambiente (Ricklefs 1973, McNaughton e Wolf 1973) e i livelli di organizzazione che ne derivano (Odum 1975) considera fenomeni e processi dipendenti da spazio e tempo. Ad esempio, i modelli di dispersione delle popolazioni in ambienti differenti e a tempi diversi (Pielou 1977) evidenziano pattern che spesso riflettono dipendenza spaziale, non indipendenza.

Molti fenomeni naturali esibiscono variabilità sia nello spazio che nel tempo (Levin 1992). La dipendenza spaziale o temporale riguarda sia gli aspetti biologici sia quelli abiotici: le densità delle popolazioni cambiano da un anno all'altro e sono raramente identiche da una località a quella vicina; i tassi di dispersione variano con la densità della popolazione e quindi sono differenti da un anno al successivo e da una popolazione ad un'altra; le condizioni meteorologiche variano sia annualmente sia localmente in funzione della fisiografia dell'ambiente. Da ciò è evidente che l'eterogeneità spazio-temporale è funzionale nell'ecosistema, non è il risultato di casualità o di errori e il suo studio è di grande interesse poiché essa rappresenta una componente importante degli ecosistemi (Legendre 1993).

L'interesse per lo studio dell'eterogeneità dei sistemi ecologici è documentato dai lavori fondamentali su dinamica di popolazione (Levin 1974, Roughgarden 1976), organizzazione e stabilità delle comunità (Holling 1986, Kareiva 1987) e cicli degli elementi (Bormann e Likens 1979). Inoltre, lo sviluppo delle ricerche su questi temi è ampiamente documentato dall'ultimo congresso INTECOL (Farina, 1999) che ha dato ampio rilievo ai problemi di scala (ad es. Bertoni e Callieri 1999, Guilizzoni e Lami 1999, Gatto e Godfray 1999, in Farina 1999).

Il concetto di pattern in ecologia è connesso a quello di scala (Hutchinson 1953). Il termine "scala" indica in ecologia la dimensione spaziale (o temporale) di un oggetto o di un processo caratterizzati da una "grana" e da un'estensione" (Turner 1989). La descrizione di un pattern è la descrizione di variazioni, e la quantificazione delle variazioni richiede la determinazione delle scale di osservazione (Denman e Powell 1984, Powell 1989). Ogni individuo e ogni specie sperimentano l'ambiente solo su un determinato range

di scale, e quindi rispondono alla variabilità in modo individuale (Bertoni e Callieri 1999).

In alcuni casi la scala di osservazione può essere deliberatamente scelta per spiegare le caratteristiche chiave di un sistema naturale; più frequentemente le scale sono imposte dalle nostre capacità percettive o dalle costrizioni logistiche e tecnologiche (Steele 1978). In ogni caso la variabilità del sistema sarà condizionata dalla scala di osservazione (Stommel 1963, Hauray et al. 1978). A scale spaziali e temporali molto piccole, fenomeni stocastici (o deterministicamente guidati dal caos) possono rendere il sistema ricco di dinamiche esplosive; ma se focalizziamo l'attenzione su scale spaziali più grandi, o su scale temporali più lunghe, i comportamenti statistici macroscopici sono più regolari. Cambiando scala noi ci muoviamo da imprevedibili e irripetibili casi individuali a un'insieme di casi il comportamento dei quali è regolare. Così facendo perdiamo eterogeneità e dettagli guadagnando in prevedibilità.

Dayton e Tegner (1984) sostengono che molti ecologi si focalizzano nei loro studi sulle piccole scale assoggettandone i test sperimentali e non considerano i processi a più grande scala che possono spiegare i pattern spaziali nei loro studi. Allo stesso modo esistono esempi in cui i processi a larga scala vengono enfatizzati a spese di quelli che si realizzano a piccole scale. Rothschild e Osborn (1988) mostrano come le turbolenze su piccola scala possono influenzare i tassi di contatto preda-predatore, e quindi le dinamiche di scale a livelli superiori. In generale, si dovrebbe riconoscere che differenti processi sono probabilmente importanti su differenti scale, e trovare il modo per ottenere la loro integrazione (Denman e Powell 1984, Mackas et al. 1985, Levin et al. 1989, Menge e Olson 1990).

Le conseguenze dei pattern spaziali e della "patchiness" per il biota sono numerose. È noto per esempio, che la distribuzione spaziale delle risorse è fondamentale per stabilire come una specie sfrutta il suo ambiente (Schoener 1971, Wiens 1976, Pulliam 1989) e che l'eterogeneità ambientale fornisce una variabilità di risorse che possono permettere la coesistenza di competitori che non potrebbero convivere in un ambiente omogeneo (Levin 1970, Horn e MacArthur 1972); ma il problema di come quantificare questa eterogeneità rimane ancora rilevante.

In altri termini è noto che gli ambienti sono eterogenei, ma come questa eterogeneità sostiene la rilevante diversità biotica? La questione è centrale nell'ecologia di comunità

(MacArthur 1970, May e MacArthur 1972, Whittaker e Levin 1977), e va al cuore del problema della scala. Le specie possono suddividersi l'ambiente spazialmente, concentrandosi su parti differenti di una stessa pianta (Broadhead e Wapshere 1966) o differenti strati della vegetazione (MacArthur et al. 1966), o temporalmente (Levin e Paine 1974). Così la ripartizione delle risorse può risultare in pattern costanti nel tempo ma spazialmente non uniformi, o spazialmente costanti e non uniformi nel tempo, o in mosaici spazio-temporali (Levin e Paine 1974, Whittaker e Levin 1977, Paine e Levin 1981, Tilman 1988). Gli sforzi tesi a comprendere come gli ecosistemi e le comunità funzionino ruotano intorno al tentativo di scoprire i pattern che possono essere quantificati all'interno dei sistemi. Così, soprattutto in questi ultimi due decenni, sono state attentamente considerate tutte le tecniche adatte a descrivere i pattern ecologici (Burroug 1981, Gardner et 1987, Milne 1988, Sugihara e May 1990, Rossi et al. 1992, Koenig 1999).

Una volta che i pattern sono stati rilevati e descritti il passo successivo consiste nel cercare di scoprire i fattori che li determinano, e i meccanismi che li generano e li mantengono.

La conoscenza dei pattern ripetitivi in termini dei processi che li producono è l'essenza stessa della scienza, ed è la chiave di sviluppo dei principi di gestione. Solo la conoscenza dei meccanismi consente di estrapolare su base scientifica e quindi di conoscere e gestire.

I pattern sono in parte estrinsecamente determinati, e il primo passo consiste nell'identificare i fattori che dall'esterno li influenzano (Denman e Powell 1984). Le similarità statistiche nelle distribuzioni delle variabili rappresentano il naturale punto di partenza, e le correlazioni forniscono forti evidenze; tuttavia il passaggio successivo deve necessariamente comprendere l'analisi delle cause. La costruzione di modelli può giocare un potente ruolo nel suggerire i possibili meccanismi, nell'esplorare le possibili conseguenze di fattori individuali che non possono essere facilmente separati sperimentalmente, e nel relare a dati su piccola pattern su grande scala.

Poiché non esiste una singola scala alla quale gli ecosistemi possono essere descritti, allora non esiste una singola scala alla quale i modelli possono essere costruiti. Metodi dalle statistiche e dalla teoria dei sistemi dinamici possono giocare un importante ruolo nell'aiutare a determinare la dimensionalità dei meccanismi che li sottintendono, e di modelli appropriati (Schaffer 1981, Takens 1981, Sugihara et al. 1990). Noi abbiamo

bisogno di avere a disposizione un insieme di modelli di differenti livelli di complessità. Modelli che non sono sufficientemente dettagliati possono ignorare un'eterogeneità interna critica, come quella responsabile per il mantenimento della diversità (Holling 1986); è chiaro per esempio che il modello della circolazione generale ignora dettagli che possono essere rilevanti per la conoscenza dell'influenza biotica sui sistemi climatici e viceversa. D'altro canto, modelli molto dettagliati forniscono poche informazioni su quelle che sono le forze essenziali.

Per lo sviluppo di modelli previsionali necessari per la gestione, o semplicemente per reagire al cambiamento, è indispensabile capire come connettere le disparate scale di interesse degli scienziati che studiano questi problemi a livelli differenti.

Per “scalare” dalla foglia all'ecosistema al paesaggio e oltre noi dobbiamo capire come l'informazione è trasferita dalla piccola scala a quelle a più alto livello e viceversa. Noi dobbiamo imparare come aggregare e semplificare, ritenendo le informazioni essenziali senza arenarsi in dettagli irrilevanti. L'essenza della costruzione di modelli è, infatti, facilitare l'acquisizione di queste conoscenze attraverso l'estrazione e l'incorporazione del giusto numero di dettagli per produrre i pattern osservati. Un buon modello non mira a riprodurre ogni dettaglio dei sistemi biologici, piuttosto l'obiettivo di un buon modello dovrebbe essere quello di capire come molti dettagli possono essere ignorati senza produrre risultati che contraddicano specifici set di osservazioni, su particolari scale d'interesse. Un punto cruciale nella conoscenza di come le informazioni si trasmettono attraverso le scale è capire quali informazioni sono preservate e quali sono perse nel passaggio da una scala all'altra.

Tecniche come il remote sensing in associazione con le statistiche spaziali, possono essere usate per descrivere distribuzioni su grande scala della vegetazione e i fattori che possono influenzarla. Studi teorici, incluse simulazioni al computer (Li e Reynolds 1994), possono essere usate per collegare studi sperimentali su piccola scala, in modo da produrre e testare ipotesi su come i processi a piccola scala interagiscono con quelli ad altre scale per produrre i pattern osservati. In quest'ottica è utile avere a disposizione modelli a crescente complessità, in questo modo si possono considerare tutti i dettagli ed esplorare quanto le informazioni su piccola scala sono rilevanti nella descrizione dei pattern a scale superiori. A un estremo ci sono modelli che tendono a catturare tutti i dettagli possibili, all'interno delle

costrizioni imposte dai problemi propri dei parametri stimati; all'altro estremo ci sono i modelli che semplificano in modo spinto, prendendo in considerazione un ristretto numero di caratteristiche del sistema reale con l'obiettivo di valutare sistematicamente e in modo isolato l'influenza di particolari fattori. Combinare questi modelli per riassemblare l'ecosistema è il passo successivo (Levin 1992).

Il fatto che non ci sia una singola scala corretta o un livello al quale descrivere un sistema non significa che tutte le scale servono allo stesso modo o che non esiste una legge per misurare le scale, piuttosto che l'identificazione dei meccanismi che legano pattern e processi richiede necessariamente esperimenti multiscala (Petersen et al. 1999). Questa è la principale lezione della teoria dei frattali (Mandelbrot 1977, Milne 1988, Sugihara e May 1990). Il potere dei metodi di statistica spaziale come i frattali, i semivariogrammi e i correlogrammi (Burroug 1981, 1983, Sokal et al. 1989) o l'analisi spettrale (Chatfield 1984) o l'allometria (Calder 1984, Harvey e Pagel 1991) è nella loro capacità di descrivere come i pattern cambiano attraverso le scale

Molti ecologi riconoscono che l'interazione di fenomeni come la dispersione, il disturbo e il "mosaicismo" spaziale possono profondamente alterare la natura stessa delle interazioni tra le specie; di conseguenza il valore ecologico della dimensione spaziale e della eterogeneità spaziale si sta imponendo necessariamente nella coscienza ecologica (Kareiva 1994).

Il riconoscimento dell'importanza dell'eterogeneità spaziale (e temporale) ha guidato, soprattutto negli ultimi anni, lo sviluppo delle metodologie di campionamento, dei metodi statistici e dei modelli ecologici che affrontano specificatamente questo tipo di variazioni (Bebber 1999).

1.1 L'importanza del concetto di scala in ecologia

Nella letteratura ecologica il termine “scala” ha numerosi significati, ma corrisponde a un limitato numero di usi, spesso con definizioni molto precise. Esempi sono “scala di un fenomeno”, “scala di una quantità”, “scala di una misura”; quello che crea confusione è l'uso della parola scala come abbreviazione di una di queste frasi.

Nella tabella 1.1 sono riportate le definizioni di alcuni termini inerenti al concetto di scala in ecologia.

Tabella 1.1 Termini e definizioni inerenti l'uso del concetto di scala in ecologia (da Turner 1989)

Termine	Definizione
Scala	La dimensione spaziale o temporale di un oggetto o un processo caratterizzato da una grana e da una estensione
Livello di organizzazione	La posizione all'interno della gerarchia biotica (e.g. organismo, deme popolazione)
Scala cartografica	Il grado di riduzione spaziale che indica la lunghezza utilizzata per rappresentare la più grande unità di misura; il rapporto tra la distanza sulla mappa e la distanza sulla superficie terrestre rappresentata dalla mappa, comunemente espressa come 1:10000
Risoluzione	Precisione della misura: taglia della grana, se la misura è spaziale
Grana	Il più basso livello di risoluzione possibile all'interno di un set di dati, e.g. la taglia del pixel per dati rasterizzati
Estensione	La grandezza dell'area di studio o la durata dello studio
Estrapolare	Inferire per la conoscenza di valori; trasferire informazioni da una scala ad un'altra, o da un sistema ad un altro nell'ambito della stessa scala.
Scala assoluta	La distanza, la direzione, la forma e la geometria attuale
Scala relativa	Una trasformazione di una scala assoluta a una scala che descrive la distanza, la direzione o la geometria basate su alcune relazione funzionali (e.g. la distanza relativa tra due localizzazioni basata sugli sforzi richiesti da un organismo per muoversi tra di essi)

La scala denota la risoluzione all'interno del range di una quantità misurata; questa definizione di scala può essere applicata ai componenti spaziali, temporali e di massa di qualsiasi quantità (Schneider 1994).

Intuitivamente, la scala spaziale di un problema è definibile sulla base della distanza che si deve percorrere prima che la quantità di interesse cambi significativamente (Powell 1989). Spesso si parla di scala spaziale come l'area (o la lunghezza o il volume) dello spazio considerato, e di scala temporale come la durata della nostra attenzione al fenomeno.

Molti ecologi considerano la scala come una capacità intrinseca dell'organismo (Dayton e Tegner 1984, Wiens et al. 1986, Manguire 1985, Bock 1987, Carlile et al. 1989), altri la considerano come uno strumento per misurare un fenomeno senza una specifica influenza su processi e modelli (Allen e Starr 1982, Maurer 1985). Si definisce scala di osservazione quella che possiamo utilizzare per definire un processo, e la scala di un processo o scala intrinseca quella esibita da fenomeni naturali e indipendenti dal nostro controllo (Turner et al. 1989).

Il concetto di scala, in realtà, è molto più complesso ed è comprensivo sia dell'ampiezza spaziale e temporale delle osservazioni, *extent* (estensione), sia della dimensione dell'unità di risoluzione più piccola delle osservazioni, *grain* (grana) (Milne 1992) (Figura 1.1).

L'“estensione” è l'area globale dello studio considerato, mentre la “grana” è la taglia dell'unità individuale di osservazione, cioè i campionatori (quadrati o celle) degli ecologi che lavorano sul campo o le unità di campionamento degli statistici. “Estensione” e “grana” definiscono i limiti superiore e inferiore di risoluzione di uno studio: essi sono gli analoghi della dimensione globale di un setaccio e della dimensione della sua maglia rispettivamente. La nostra abilità di rilevare i pattern è una funzione dell'estensione e della grana dell'investigazione (O'Neill et al. 1986).

Le inferenze circa la dipendenza dalla scala di un sistema sono definite dall'“estensione” e dalla “grana” dell'investigazione, non si può generalizzare al di là dell'estensione senza accettare l'assunzione dell'uniformità e della scala indipendenza dei pattern e dei processi, e non si possono rilevare elementi dei pattern al di sotto della “grana”.

Una modificazione della scala di osservazione può condurre sia ad un incremento sia ad

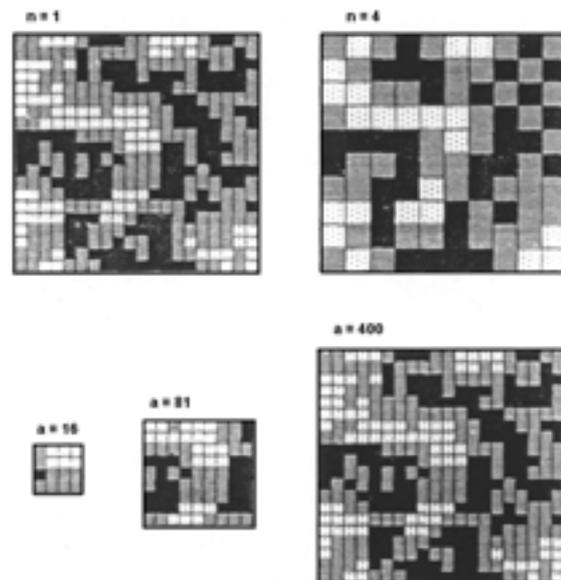


Figura 1.1 Le due componenti della scala spaziale: grana ed estensione. (a) La grana indica la dimensione del componente più piccolo (pixel), nella figura la grana aumenta da 1 a 4. (b) L'estensione è l'area considerata, nell'esempio l'incremento è da 16 a 400. (da Turner et al. 1989b).

una riduzione dell'eterogeneità ambientale. Per quantificare l'eterogeneità si deve tenere conto della variabilità dei parametri studiati in relazione ai due aspetti fondamentali della scala: ampiezza e grana. Quando la scala di osservazione di una variabile è modificata, anche la varianza dei parametri cambia (Wiens 1989). Le modalità dei cambiamenti della varianza dipendono da come vengono modificate ampiezza e grana dell'osservazione. Mantenendo invariata l'ampiezza, un aumento della grana provoca generalmente una riduzione della varianza spaziale o temporale. In un'area perfettamente omogenea la relazione tra la varianza di un parametro e la grana di osservazione (su un grafico

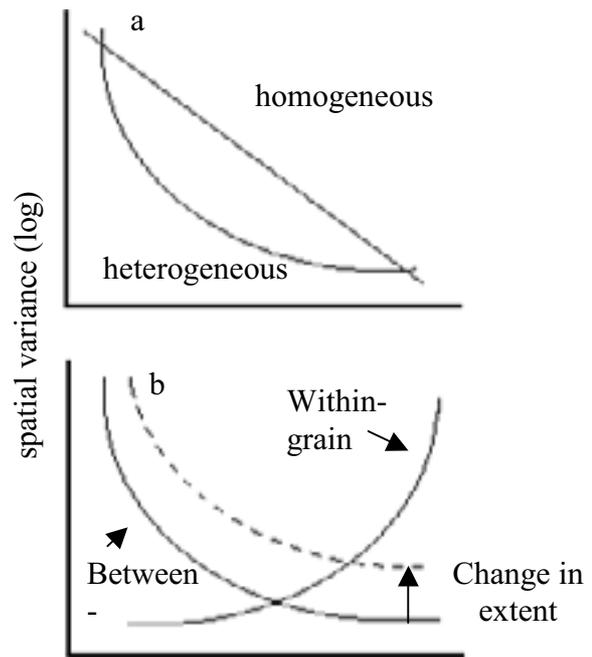


Figura 1.2 Relazioni tra la varianza e la “grana” mantenendo invariata l’ampiezza (a). Varianza all’interno (within-grain) e tra (between-grain) le unità di risoluzione in relazione al cambiamento della grana e dell’ampiezza (Da Wiens 1989)

bilogarithmico) è descritta da una retta con pendenza -1 (Figura 1.2), tale linearità è osservata per ogni parametro studiato e suggerisce l'autosimilarità dei processi osservati attraverso un ampio spettro di scale (Mandelbrot 1982, Levin 1989).

In un ambiente eterogeneo, invece, la relazione segue un andamento curvilineo dovuto appunto a meccanismi distinti che operano a differenti scale (Levin, 1989). Quando viene aumentata la grana, una proporzione più grande di eterogeneità del sistema è incorporata nell'unità di risoluzione perdendo la possibilità di rilevarla. In sintesi, la varianza all'interno dell'unità di risoluzione aumenterà mentre la varianza tra le unità diminuirà. La varianza dipende anche dall'ampiezza della scala adottata. Un incremento dell'ampiezza, mantenendo costante la “grana”, comporterà l'inclusione di una maggiore varietà di patch nell'area di studio ed un conseguente aumento della varianza tra le unità di risoluzione.

Sebbene il concetto di “grana” ambientale sia stato già introdotto da MacArthur e Levins (1964), per definire gli organismi che distinguono i differenti patch presenti

(coarse-grained) e gli organismi che vedono l'ambiente come omogeneo (fine-grained), tale distinzione ignora gli effetti della scala. Kotliar e Wiens (1990) propongono un approccio gerarchico alla struttura dei patch attraverso un range di scale ed una definizione di “grana” e ampiezza dei patch in funzione degli organismi considerati. Un patch ad una data scala ha una struttura interna che è il riflesso dei patch rilevabili ad una scala più fine, ed il mosaico contenente quel patch ha una struttura che è determinata dalla patchiness ad una scala più ampia. In tale contesto un organismo può essere indifferente alle differenze tra i patch (fine-grained) ad una certa scala di osservazione ma essere sensibile alle differenze (coarse-grained) rilevabili ad un'altra scala di eterogeneità. La “grana” è quindi la scala più piccola alla quale un organismo distingue la differenza tra patch, a scale inferiori l'organismo percepisce l'ambiente come omogeneo e non risponde alla struttura dei patch esistenti (Kolasa, 1989). Il limite più basso di percezione della “grana” ambientale è regolato dalle caratteristiche fisiologiche dell'organismo. L'ampiezza è invece la scala di eterogeneità più grande alla quale un organismo risponde. Tale limite è determinato dal caratteristico home range degli individui. Questi due estremi nella scala costituiscono un confine naturale nella gerarchia dei patch per un dato organismo (Kotliar e Wiens, 1990). Per esempio, per una data gerarchia dei patch, un organismo può rispondere alla differenza tra i patch in un ristretto range di scala, un altro organismo può avere la stessa “grana” ma un'ampiezza maggiore, mentre un terzo può avere come “grana” l'ampiezza di un altro organismo. Specificazioni di “grana” ed ampiezza relativamente agli organismi studiati sono essenziali poiché delimitano il contesto di indagini ad una particolare scala entro una gerarchia di patch, e perché forniscono un quadro teorico in cui il confronto relativo alla suddivisione in patch tra differenti sistemi può essere standardizzato (Kotliar e Wiens, 1990). Spesso il problema della scala è più complicato dell'atteso, infatti molte specie hanno la capacità di cambiare scala in funzione alla stagione o a loro ritmi interni. La “coarse” o “fine” percezione dell'ambiente può cambiare con la stagione, per esempio alcune specie di uccelli (e.g. *Erithacus rubecola*) riconoscono un sito a grana grossa durante la stagione della procreazione e a grana fine fuori dal periodo riproduttivo (Farina 1998). Durante il periodo della riproduzione questi uccelli selezionano foreste completamente prive di zone cespugliose o aree aperte, in questo caso il loro comportamento è a grana grossa; ma fuori da questo periodo gli uccelli selezionano molti habitat differenti poiché hanno una

percezione dell'ambiente a grana fine.

Molti animali interagiscono con l'ambiente usando scale differenti, ad esempio per *Apodemus sylvaticus* e *A. Flavicollis* (Muridi, mammiferi) la scelta dell'habitat è legata a due meccanismi: su piccola scala la disponibilità di cibo sembra essere il fattore più importante, ma a grande scala il fattore discriminante è la percentuale di campi coltivati (Angelstam et al. 1987).

Meentmeyer e Box (1987) hanno richiamato l'attenzione sullo sviluppo di una "scienza della scala" in ecologia, in cui la scala sia considerata una esplicita variabile di stato nell'analisi dei dati. Ciò implica la definizione di distanza, area, direzione e correlazione spaziale delle variabili rilevate nello spazio e/o nel tempo (Meentmeyer e Box 1987). Allen e Starr (1982) suggeriscono che la variazione del livello di eterogeneità o della struttura correlativa tra i parametri misurabili in relazione alle dimensioni dell'universo di campionamento (ampiezza) e di ogni campione (grana) possono individuare la scala di diversi fenomeni.

La scala di una investigazione può avere profonde conseguenze sui pattern trovati. Per esempio sulla base degli studi condotti alla scala di superficie fogliare individuale, i fisiologi vegetali hanno concluso che sono i meccanismi a livello di stomi a regolare la traspirazione, mentre secondo i meteorologi che lavorano a più ampie scale è il clima il fattore di controllo principale.(Jarvis e McNaughton 1986). Le affermazioni sono entrambe vere, in genere la regolazione di un processo avviene a più livelli. Allo stesso modo, molta della variazione nei tassi di decomposizione fogliare tra differenti tipi di substrati fogliari a scala locale è spiegata dalla proprietà delle foglie e dei decompositori, ma su grande scala sono le variazioni climatiche regionali a spiegare la maggior parte della variazione nei tassi decompositivi.

1.2 La misura della varianza spaziale in ecologia

Lo studio della varianza spaziale esibita dai fenomeni ecologici è vecchio quasi un secolo, durante il suo percorso il concetto ha subito una significativa evoluzione, passando dall'essere trattato come un errore statistico all'essere riconosciuto come una quantità biologicamente importante (Horne e Schneider 1995).

I recenti sviluppi degli hardware, l'introduzione di software adatti all'analisi spaziale (e.g. Geographic Information Systems) e il largo incremento di studi scala-sensibili (Wiens 1989, Menge e Olson 1990, Holling 1992, Levin 1992) hanno accelerato la conoscenza dei pattern di varianza spaziale dei parametri biologici.

La dipendenza dei pattern di varianza spaziale dalla scala di misura è stata per la prima volta investigata nel campo dell'agricoltura, in esperimenti opportunamente pianificati un elevato numero di aree di differenti dimensioni sono stati testati per isolare la scala di osservazione "migliore" (Mercer e Hall 1911). I risultati di questo esperimento sono stati successivamente utilizzati per sviluppare una relazione empirica tra la taglia delle aree e la variabilità tra esse (Fairfield Smith 1938, Bliss 1941).

L'analisi di pattern scala-dipendenti ricorre in diversi studi negli anni successivi, ma sono quattro contributi nel 1978 a consolidare il concetto di scala nella varianza spaziale delle osservazioni ecologiche. Primo, Smith (1978) esplicitamente rileva la possibile scala-dipendenza di una misura e pone l'accento sull'importanza di scegliere un appropriato gruppo di misure relative all'organismo di interesse.

Il secondo contributo è quello di Shugart (1978) il quale propone che il range spaziale e temporale di una quantità biologica dipende dal suo livello di organizzazione e introduce il concetto di gerarchia di Simon (1962) in ecologia.

Haury et al. (1978) adottano il diagramma schematico di Stommel (1963) per dimostrare come le varianze delle quantità biologiche sono legate alle scale spaziali e temporali dei processi fisici.

Steele (1978) estende il legame di scala spaziale e temporale includendo la massa di un organismo.

Varianza spaziale a singola scala - La varianza è comunemente utilizzata come misura della dispersione dei valori attorno alla media. La varianza σ^2 di una quantità X è una misura di dispersione ed è definita come la media della somma dei quadrati delle devianze dei

campioni dalla media.

La varianza in ecologia è utilizzata anche per quantificare il grado al quale gli organismi sono aggregati. La tecnica più comune consiste nel confrontare un indice osservato di aggregazione con il valore atteso sulla base della distribuzione di Poisson. Questi indici sono basati sul rapporto tra varianza e media (Pielou 1969, Ripley 1981, Greig-Smith 1983); in una distribuzione di Poisson il valore atteso di varianza è uguale alla media e quindi il loro rapporto è uguale all'unità. Curtis e Macintosh (1950) dimostrano la dipendenza di diversi indici dalla scala di misura e Hurlbert (1990) sostiene che essi non rappresentano una misura interpretabile di aggregazione spaziale.

Tra questi indici particolarmente utilizzato soprattutto in passato è l' I_0 sviluppato da Morisita (1954, 1959) sulla misura di Simpson (1949) di diversità λ .

$$I_0 = q \frac{\sum_{i=1}^q n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

dove n_i è il numero di individui in q quadrati e N è il numero totale di individui osservati.

L'indice di Morisita compara varianze di densità di organismi appartenenti a differenti patch, i valori dell'indice sono inferiori a 1 per distribuzioni regolari, uguali a 1 per distribuzioni casuali, superiori a uno per distribuzioni contagiose. I valori dell'indice, però, sono indipendenti dalla taglia del campione solo finché la dimensione del campione è più piccola di quella dei patch. Questo indice assume che i quadrati campione siano inclusi all'interno di grandi patch e che la distribuzione degli organismi sia casuale o regolare all'interno dei patch.

Come alternativa allo sviluppo di un indice dal rapporto tra varianza e media, Taylor (1961) descrive la varianza di una quantità come funzione della media. La "legge del potere" di Taylor sostiene che la varianza di una densità locale di una popolazione è proporzionale alla densità media attraverso un esponente determinato empiricamente:

$$\sigma^2 = ax^b$$

il parametro a è riportato come "fattore di campionamento o di calcolo". La grandezza di a dipende dalla dimensione dell'unità di campionamento e dal metodo usato per calcolare la

varianza. L'esponente b è stato proposto come un indice di aggregazione delle popolazioni, bisogna notare che l'interpretazione biologica di b non è indipendente dal valore di a . Una distribuzione regolare è indicata da valori di a uguali a 0; valori di a e b vicini all'unità indicano una distribuzione casuale; valori più grandi di 1 indicano una distribuzione contagiosa. Questa relazione è stata verificata su un set di popolazioni (Taylor 1961, Taylor et al. 1978) e richiede uno speciale trattamento per bassi valori di abbondanze medie (Taylor e Woiwod 1982, Routledge e Swartz 1991). Taylor e Taylor (1977) hanno sviluppato una serie di modelli per dimostrare che la "power law" risulta da un bilancio densità-dipendente di comportamenti attrattivi e repulsivi tra individui che sono impegnati a massimizzare il consumo delle risorse.

Un altro metodo per quantificare la varianza spaziale nelle abbondanze a una singola scala è l'uso di un parametro K derivato da una distribuzione binomiale negativa (Waters 1959). L'applicazione di K come un indice di dispersione è stato adottato da Barlett (1947) come espressione generale di varianza:

$$\sigma^2 = c\bar{x} + \frac{\bar{x}^2}{K}$$

bassi valori di K indicano una distribuzione aggregata, alti valori sono indicativi di una distribuzione casuale. Diversi studi hanno cercato con insuccesso di determinare i valori della costante K di popolazioni (Taylor et al. 1979). Se trovato, un indice robusto di aggregazione come è K può essere usato per comparare distribuzioni di popolazioni a differenti ubicazioni e tempi.

Contemporaneamente all'affermazione di queste misure empiriche, ci sono stati continui tentativi di usare distribuzioni di frequenze teoriche per descrivere la varianza spaziale. Questa linea di ricerca è stata seguita da Rogers (1974), Douglas (1979), e da Greig-Smith (1983). La necessità di fittare distribuzioni teoriche a osservazioni empiriche deriva dall'esigenza di descrivere una popolazione con un limitato numero di parametri, e di interpretare valori di parametri come indicazione di processi che determinano la struttura spaziale.

La dipendenza della varianza spaziale dalla scala di misura ha però ristretto l'applicazione delle distribuzioni di frequenza teoretiche a dati di densità di organismi. È

stato osservato che la risoluzione dei campioni può influenzare il “fit” di alcune distribuzioni di frequenza teoriche e di conseguenza l’interpretazione dei pattern spaziali della varianza. Alterando la risoluzione dei campioni si può alterare il “fit” di una distribuzione di frequenza teorica ai dati, o incrementare il numero di distribuzioni che fittano i dati ugualmente bene. Identificazioni ambigue di un’appropriata distribuzione di frequenza teorica limitano il loro uso a descrizioni sommarie.

In realtà tutti i metodi utilizzati per quantificare la varianza spaziale della distribuzione di organismi a singola scala sono dipendenti dalla scala di misura. Tuttavia, il confronto degli indici di aggregazione tra popolazioni restano validi se fatti alla stessa scala spaziale. Il logico passo successivo è esaminare la varianza spaziale nella dispersione delle popolazioni come funzione della scala.

Varianza spaziale a differenti scale - L’analisi dei pattern (Greig-Smith 1952) è stato il primo metodo formale proposto per valutare la varianza spaziale in funzione della scala di osservazione. Per analizzare la struttura di una comunità di piante gli organismi sono contati in una griglia di quadrati contigui, con la risoluzione della griglia decrescente di un fattore due a ciascuna reiterazione del conteggio. La varianza è plottata contro la risoluzione del campione (e.g. l’inverso della dimensione del quadrato). Se la distribuzione degli organismi è casuale su tutta la griglia la deviazione quadrata media è indipendente dalla risoluzione e la varianza sarà uguale alla media. Una distribuzione a patch, invece, produce un picco della media quadrata in corrispondenza della taglia di un patch. Kershaw (1957) estende questo metodo usando transetti lineari di celle rettangolari contigue piuttosto che una griglia di quadrati. L’approccio di Kershaw è stato usato per esaminare la varianza spaziale in numerose comunità di piante (i. e. Greig-Smith 1983) e adattato ad altre misure di variabilità spaziale (e. g. Morisita 1959, Iwao 1972).

L’analisi dei pattern ha il vantaggio, sopra ogni altro metodo di includere esplicitamente la scala spaziale nell’analisi. Esso può essere usato per stabilire la scala di campionamento negli esperimenti di manipolazione, per individuare i processi che generano varianza e associare le scale dominanti della varianza biologica ai processi fisici alla stessa scala spaziale.

Plottare la varianza come funzione della taglia dei campionatori ha delle limitazioni

(Pielou 1969), prima fra le quali la sensibilità della media e della varianza stimate alla taglia del campionario originale e alla localizzazione della griglia di campionamento (Skellam 1952).

Un metodo che simultaneamente esamina un ampio range di scale e non è sensibile alla posizione del campione di partenza è l'analisi spettrale (Platt e Denman 1975). La varianza di una variabile registrata con continuità (e.g. densità di organismi) è rappresentata da un set di valori di seno e coseno su un range di frequenze misurate. Le risultanti stime di densità spettrale sono plottate come funzione della frequenza, l'inverso della scala spaziale e temporale. Picchi nello spettro sono interpretati come scale dominanti dei pattern. Questa tecnica è stata ampiamente utilizzata dagli oceanografi e dai limnologi per analizzare la varianza spaziale scala-dipendente di traccianti passivi dei fluidi (es temperatura superficiale dell'acqua – Fasham e Pugh 1976, Richerson et al. 1978) o di organismi in ambienti acquatici (es fitoplancton – Platt et al. 1970, Powell et al. 1975). L'equivalenza dell'analisi spettrale ad altri indici di aggregazione è stata dimostrata da Ripley (1981) e da Schneider (1994). Le tecniche spettrali non sono molto adatte all'analisi di distribuzioni a patch. Processi continui sono ben descritti dalle funzioni seno e coseno, ma le caratteristiche non gaussiane dei processi a punti, come la conta di organismi mobili, limita l'uso di modelli spettrali (Bartlett 1975). I dati di densità biologica raramente forniscono lunghe serie spaziali e temporali e spesso violano altre assunzioni di intervalli di campionamento regolari e di stazionarietà delle medie. La partizione della varianza tra le frequenze dall'analisi spettrale è sensibile alle medie basse (Fasham 1978) e alla presenza di zeri nei dati (Horne 1995).

Nell'ultimo decennio un certo sforzo è stato indirizzato nel tentativo di prevedere il cambiamento della varianza spaziale a singola scala e attraverso le scale. Previsioni di cambiamento nella varianza spaziale sono state formulate usando processi biologici o fisici che sono capaci di generare o ridurre la varianza spaziale della variabile considerata. L'abilità di prevedere il cambiamento nella varianza spaziale scala – dipendente è importante in diversi contesti ecologici, tra cui l'effetto dei predatori sulla stabilità delle popolazioni di prede (Pacala 1990, Hassell et al. 1991), gli effetti della frammentazione dell'habitat sulla stabilità delle popolazioni (Kareiva 1990); gli effetti densità dipendenti dell'affollamento sulla riproduzione e l'accrescimento (Connell 1961), e gli effetti della

ricerca del predatore (Salt 1974) e dell'incontro delle risorse (Possingham 1989).

Una seconda applicazione della stima della varianza spaziale a diverse scale consiste nel plottare la varianza spaziale come funzione della scala per identificare domini di omogenea varianza spaziale (Wiens 1989). I confini dei domini di varianza spaziale possono essere individuati usando la geometria frattale (Mandelbrot 1982). Le pendenze dei plot della varianza spaziale sono convertiti nella dimensione frattale o di Hausdorff (Schroeder 1991) per quantificare il grado di autosimilarità attraverso le scale spaziali. Un valore costante o vicino alla costanza su un range di scale indica che la varianza spaziale dei pattern osservati può essere generata da un singolo processo (Sugihara e May 1990). Grandi cambiamenti nella dimensione frattale (Krummel et al. 1987) individuano confini e indicano scale dove ci può essere uno spostamento nei processi che generano la varianza spaziale (Mandelbrot 1982).

I domini della varianza spaziale hanno due importanti implicazioni. Innanzitutto i modelli dei processi ecosistemici non possono essere estrapolati al di là dei confini dei domini, così come un modello di regressione non può essere generalizzato al di là dei limiti dei dati campionati (Sugihara e May 1990).

Una seconda applicazione pratica dei domini di varianza spaziale è la riduzione dei costi del campo di osservazione attraverso la definizione della risoluzione del campione uguale alla più piccola scala spaziale all'interno di un dominio.

I progressi nella stima della varianza spaziale delle quantità ecologiche sono stati segnati dalla transizione dalle conoscenze verbali ai modelli grafici, e dai grafici ai modelli formali di pattern e processi; queste transizioni sono avvenute in maniera sincrona in tutte le aree dell'ecologia (Horne e Schneider 1995).

L'analisi dei dati spazialmente referenziati è maturata dalla descrizione verbale a scale discrete alla rappresentazione grafica della varianza spaziale come funzione continua. Ciò ha avuto inizio con lo sviluppo dell'analisi dei pattern (Greig-Smith 1952) e si è ulteriormente ampliato con l'affermarsi di misure della varianza spaziale plottate come funzione della scala di osservazione. Le difficoltà pratiche relative all'analisi spaziale dei dati sono state considerevolmente ridotte in questi ultimi anni grazie all'introduzione sul mercato di pacchetti di software adatti a questo tipo di analisi. Un grande numero di dati

spazialmente esplicitati, spesso incorporati in sistemi di informazione geografica (GIS), sono analizzati di routine usando tecniche geostatistiche (Rossi et al. 1992). In oceanografia l'analisi spettrale è comunemente usata per descrivere pattern biologici scala-dipendenti nel dominio di frequenza (Mackas e Boyd 1979, Weber et al. 1986).

La varianza spaziale biologica in ambienti sia acquatici che terrestri è spiegata combinando pattern biologici a processi fisici alla stessa scala. L'assunzione chiave in questo approccio è che il pattern sia direttamente accoppiato all'azione dei processi fisici (Horne e Schneider 1994). Una seconda assunzione è che l'associazione della varianza spaziale ecologica a ogni processo generante viene fatta a una scala caratteristica. Caratteristiche scale spaziali sono state riportate per sistemi terrestri (Greig-Smith 1952, Kershaw 1957) e acquatici (Schneider 1989, Rose e Leggett 1990) a piccole scale temporali. Una terza assunzione è che la varianza spaziale biologica sia generata esclusivamente da processi fisici. In realtà anche processi biologici possono influenzare la varianza spaziale su un range di scale. La taglia critica del patch nel phytoplankton è un esempio classico: è determinata da forze opposte di diffusione orizzontale e di tassi di riproduzione (Kierstead e Slobodkin 1953) e dal grazing degli erbivori (Wroblewski et al. 1975).

Lo sviluppo recente più importante nella caratterizzazione della varianza spaziale è stata l'idea di esprimere formalmente pattern biologici e processi che generano varianza come una funzione di scala. Indici empirici di varianza spaziale (rapporto media – varianza, l'indice di Lloyd, l'indice di Morisita) che erano implicitamente calcolati a singola scala ora sono esplicitamente calcolati in funzione della scala (Schneider e Piatt 1986). Allo stesso modo, l'esponente b della legge del potere di Taylor e la pendenze dei plot della densità spettrale possono essere usati per quantificare i cambiamenti della varianza spaziale al variare della scala.

L'analisi di questi indici o delle distribuzioni di frequenza fornisce informazioni limitate in quanto non prendono in considerazione la posizione di ciascun punto di campionamento rispetto a tutti gli altri. Questi approcci sono di fatto limitati all'analisi delle distribuzioni degli organismi all'interno di unità di analisi. Stimare i pattern a grande scala richiede la considerazione della posizione spaziale dei punti di campionamento all'interno dell'area investigata. Generalmente, una variabile è detta regionalizzata o autocorrelata se la misura in un punto fornisce informazioni relative ai punti vicini. Se l'autocorrelazione è

presente tra i dati, la statistica convenzionale non è più valida.

La geostatistica costituisce un gruppo di trattamenti matematici che sono sviluppati con l'obiettivo di descrivere quantitativamente le variabili strutturate spazialmente (i. e. autocorrelate).

1.3 L'autocorrelazione spaziale di fenomeni ecologici

Le variabili ecologiche spesso fluttuano sincronicamente su più o meno ampie aree geografiche, un fenomeno noto come autocorrelazione o sincronia spaziale.

L'autocorrelazione spaziale può essere definita come la proprietà di una variabile di avere valori, in coppie di punti posti ad un certa distanza, che sono più simili (autocorrelazione positiva) o meno simili (autocorrelazione negativa) rispetto a paia di osservazioni associate casualmente (Legendre 1993). L'autocorrelazione è una proprietà comune delle variabili ecologiche, e in realtà, di tutte le variabili ecologiche osservate lungo serie temporali (autocorrelazione temporale) o attraverso lo spazio geografico (autocorrelazione spaziale).

Un esempio esplicativo in tal senso è offerto dalla composizione in specie in un dato ambiente. È abbastanza intuitivo che il valore di questa variabile in dato luogo può essere influenzato dalla struttura dell'assemblaggio di specie di località confinanti, a causa di processi contagiosi come l'accrescimento, la riproduzione, la mortalità, la migrazione e così via. In questi casi il valore in una data località può essere previsto, almeno in parte, dai valori nei punti confinanti, per cui essi non sono stocasticamente indipendenti l'uno dall'altro. Questo pone dei limiti all'uso della statistica classica che ha tra le sue assunzioni di base proprio l'indipendenza delle osservazioni.

Sulla base della teoria gerarchica (Allen e Starr 1982) possiamo guardare all'ambiente come strutturato primariamente attraverso processi fisici a larga scala – processi geomorfologici sull'ambiente terrestre, correnti negli ambienti acquatici – che attraverso gli inputs energetici, generano gradienti e strutture a patch separate da interfacce. Queste strutture a larga-scala inducono la formazione di pattern temporali e spaziali simili nei sistemi biologici. All'interno di queste zone relativamente omogenee, processi biotici contagiosi a più piccola scala causano la comparsa di ulteriori strutture spaziali attraverso riproduzione e morte, interazioni preda-predatore, disponibilità di cibo e così via, in generale discernere i pattern delle variazioni spazio-temporali nelle variabili ecologiche può essere complicato (Thomson et al. 1996).

L'analisi dell'autocorrelazione nei pattern spaziali in ecologia comprende diversi tipi di approccio.

L'Analisi Puntuale dei Pattern riguarda la distribuzione di oggetti individuali attraverso lo spazio – per esempio piante o animali. L'obiettivo principale di questo tipo di analisi è determinare se la distribuzione geografica dei dati puntuali è casuale o no e di descrivere il tipo di pattern per inferire su quale tipo di processo può aver creato la struttura osservata.

L'Analisi Superficiale dei Pattern dall'altro lato, riguarda lo studio dei fenomeni spazialmente continui. La distribuzione della variabile è resa nota dal campionamento in siti discreti, ciascun punto di osservazione rappresenta la sua circostante porzione di spazio.

Un'ampia varietà di strumenti può essere utilizzata per valutare la continuità spaziale, i più noti sono gli h-scatterplot, i variogrammi e i correlogrammi.

Un h-scatterplot è semplicemente un grafico in cui vengono plottate tutte le coppie di dati separati da un dato intervallo (lag) di distanza. Se due dati separati da una distanza h sono identici, allora essi cadranno sulla bisettrice dell'h-scatterplot. Poiché questo si verifica raramente, i punti definiscono una “nuvola” di punti intorno alla bisettrice (*Figura 1.3*).

Se i dati presentano continuità spaziale all'aumentare della distanza o lag la nuvola diventa più diffusa poiché i dati più vicini sono in media più simili di quelli più lontani. Gli h-scatterplot sono strumenti utili, ma falliscono nell'obiettivo di rappresentare in modo preciso e succinto la continuità spaziale. Una misura della continuità spaziale in tal senso più efficace è il variogramma, la sua formulazione è in relazione sia con la covarianza spaziale che con le funzioni di correlazione, e rappresenta inoltre una efficace sintesi degli h-scatterplot per tutte le possibili coppie di dati, quindi il variogramma permette lo studio del fenomeno dell'autocorrelazione come una funzione della distanza.

Prima di stimare il variogramma, è necessario assicurarsi che i dati rispettino l'ipotesi intrinseca” secondo la quale le differenze tra tutte le paia di punti separate da una data distanza hanno media e varianza costanti su tutta la superficie campionata. Questa forma di assunzione di stazionarietà rende possibile l'uso dell'analisi della semivarianza negli studi ecologici.

Le variazioni di una variabile che cambia in modo continuo da un punto a un altro possono essere descritte da una funzione matematica : la semivarianza.

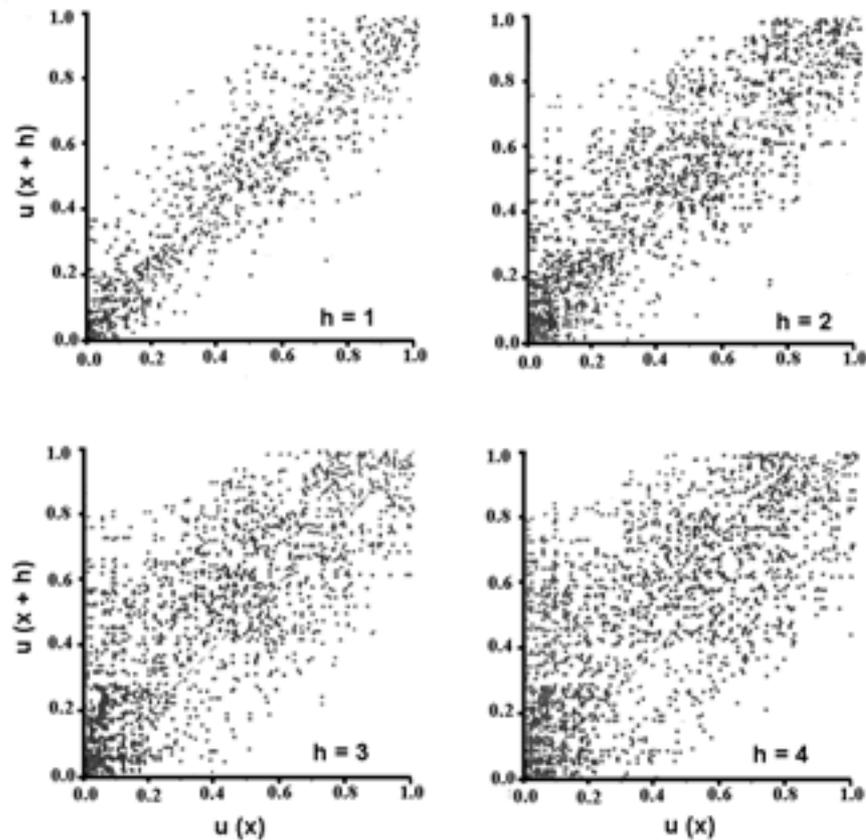


Figura 1.3 H-scatterplot per lag da 1 a 4 (da Hengeveld, 1979)

La semivarianza (γ) è stimata a ciascun intervallo di distanza h e il risultante grafico di γ contro il lag h è chiamato semivariogramma. Al lag h la semivarianza è metà della differenza al quadrato tra i valori registrati in punti separati da distanza h .

$$\gamma(h) = 1/2M(h) \sum_{i=1}^{M(h)} \left\{ \left[Z(x_i) - Z(x_i + h) \right]^2 \right\}$$

Dove $M(h)$ è il numero di comparazioni al lag h a $Z(x_i)$ e $Z(x_i + h)$ i valori della variabile in due punti separati dal lag h .

Il lag h è un vettore definito da una distanza e da una direzione. L'effetto della direzione (anisotropia) è esaminata attraverso la stima del variogramma lungo diverse direzioni (Burgess e Webster 1980). I grafici risultanti sono confrontati e se non sono rilevate differenze significative, le variazioni sono considerate isotropiche. In caso contrario

gli algoritmi saranno modificati (Webster 1985).

Vediamo alcune caratteristiche generali del variogramma (*Figura 1.4*), generalmente le curve sono limitate, $\gamma(h)$ aumenta con h sino ad un certo valore chiamato range al di là del quale la semivarianza è massima e rimane costante. Questo valore di semivarianza è chiamato sella ed è teoricamente uguale alla varianza del set di dati. Coppie di dati separati da una distanza minore del range sono statisticamente dipendenti (i.e. la misura in un dato punto fornisce informazioni sul valore aspettato in un altro punto separato dal primo da una distanza minore del range). L'indipendenza tra i punti è dunque raggiunta se la distanza che separa questi punti è maggiore del range.

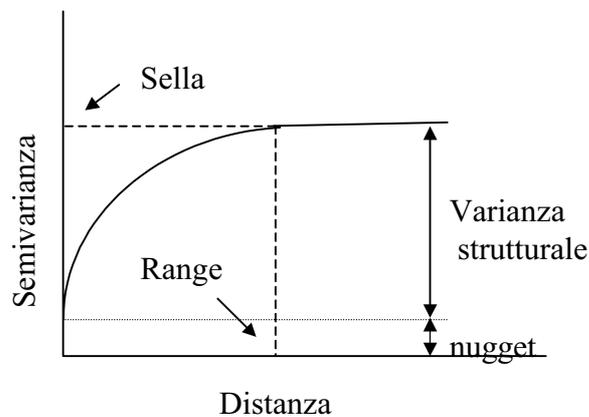


Figura 1.4 Comportamento tipico di un variogramma.

Un'altra caratteristica del variogramma è l'effetto nugget. Se $\gamma(h)=0$ quando $h=0$, in realtà è raramente osservato, l'effetto nugget è nullo. Generalmente l'intercetta è un valore positivo chiamato varianza di nugget. Questo rivela la presenza di una variazione residua ai più piccoli intervalli di campionamento.

La varianza di nugget è la somma di due fonti di variazioni: gli errori di misura (identificato anche come nugget umano), e variazioni all'interno degli intervalli di campionamento.

La differenza tra la sella e la varianza di nugget è chiamata varianza spaziale o strutturale, è la parte di varianza totale che può essere attribuita all'autocorrelazione spaziale. Molti variogrammi di campioni esibiscono il 100% di varianza di nugget e sono piatti (Wallace e Hawkins 1994; Robertson e Freckman 1995). Questo significa che non è rilevabile nessuna struttura spaziale. Tuttavia, cambiando la scala di osservazione potrebbe

essere rilevato un pattern prima nascosto (Burroug 1983).

Due variabili sono definite cross-correlate se il valore di una a un dato punto dipende (in senso statistico) dal valore di un'altra in localizzazioni vicine (Myers 1982, McBratney e Webster 1983, Warrick et al. 1986). Tali variabili sono anche dette coregionalizzate con riferimento alla teoria della regionalizzazione di Matheron (1971). L'analisi del cross-variogramma è una tecnica di analisi spaziale nella quale due variabili sono usate con lo scopo di esaminare la co-struttura che intercorre tra di esse.

Dunque, coregionalizzazione e cross-variogramma sono strumenti adeguati allo studio della interrelazione tra variabili fisico-chimiche e variabili biotiche (Rossi et al. 1992). Consideriamo due variabili spazialmente strutturate, la loro interdipendenza spaziale può essere espressa con la cross-varianza stimata come:

$$\gamma_{vw}(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [V(x_i) - V(x_i + h)][W(x_i) - W(x_i + h)]$$

dove $N(h)$ è il numero di tutte le possibili paia di dati separati da una distanza h il cross-variogramma è il plot della cross-semivarianza contro la distanza h . Esso presenta le stesse caratteristiche dell'autovariogramma eccetto per il fatto che la cross-semivarianza può essere negativa se c'è una correlazione negativa tra le variabili (McBratney e Webster 1983).

Il variogramma risulta non adatto nell'analisi dei patterns spaziali quando medie e varianze locali cambiano. Una valida alternativa, in questi casi, è rappresentata dal correlogramma nel quale i valori di autocorrelazione sono plottati sull'ordinata contro le classi di distanza tra le stazioni campionate sull'ascissa.

I valori di correlazione per ciascun lag sono stimati come:

$$\hat{\rho} = \frac{1}{N(h)} \frac{\sum_{i=1}^{N(h)} \{ [z(x_i) - m_{-h}][z(x_i + h) - m_{+h}] \}}{s_{-h}s_{+h}} = \frac{\hat{C}(h)}{s_{-h}s_{+h}}$$

dove $z(x_i)$ e $z(x_i + h)$ sono i valori in due punti separati da un vettore di distanza h , $z(x_i)$

rappresenta la testa del vettore e $z(x_i + h)$ la coda; $N(h)$ sono il numero totale di coppie di dati separate da un lag h , m_{-h} e m_{+h} sono le medie dei punti che si trovano, rispettivamente, alla testa e alla coda del vettore; s_{-h} e s_{+h} sono le deviazioni standard rispettivamente dei valori di coda e dei valori di testa del vettore.

$\hat{C}(h)$ è la covarianza spaziale relativa a ciascun lag, Isaaks e Srivastava (1988) definiscono questa covarianza spaziale come “non ergodica” (Olea, 1990), la covarianza ergodica tradizionale considera $m_{+h} = m_{-h} = m$ la covarianza non ergodica tiene conto delle differenze tra le medie alla coda e alla testa del vettore h .

Il correlogramma può variare tra -1 e $+1$ a seconda che la correlazione tra i punti campionati nello spazio sia positiva o negativa

La continuità spaziale misurata come covarianza non ergodica e quindi con il correlogramma filtra le medie e le varianze per lag, rimuovendo gli effetti del cambiamento delle medie all'interno dello spazio campionato. La rimozione di questo fattore di influenza può abbassare la sella e ridurre il range, cioè diminuisce la variabilità lag-to-lag e accorcia la correlazione spaziale. Quindi, i correlogrammi non ergodici sono funzioni di covarianza che prendono in considerazione e rimuovono gli effetti del cambiamento delle varianze sull'area di campionamento. In effetti, i variogrammi esprimono la variabilità lag-to-lag i covariogrammi considerano anche i cambiamenti locali di media e varianza, non c'è un modello sbagliato, sono solo differenti, sebbene possano suggerire modelli di continuità spaziali considerevolmente differenti (Rossi et al. 1992). In effetti il variogramma può essere una caratterizzazione casuale e inesatta della continuità spaziale se i dati sono altamente dispersi o strettamente raggruppati, ma quando una assunzione di costanza di medie e varianze all'interno dei lag considerati è sostenibile (ipotesi di stretta stazionarietà) il variogramma è appropriato. Finché queste condizioni non si verificano, una procedura prudente consiste nel calcolare sia il variogramma che il correlogramma. Il confronto dei risultati rivelerà sia la variabilità spaziale lag-to-lag sia ogni pattern regionale dovuto ai cambiamenti nelle medie e varianze locali.

Un altro metodo utilizzato per analizzare l'autocorrelazione spaziale in set di dati rappresentati da serie di misure sovrapposte nel tempo prese in siti multipli su un'area geografica, che può essere piccola (e.g. dati di accrescimento annuale di alberi all'interno di un appezzamento di un ettaro di terreno) o grandi (e.g. densità di popolazione di una specie

nell'emisfero Nord) è il Mantel test (Fortin e Gurevitch 1993).

Anche questo tipo di analisi testa la relazione tra distanza e similarità tra i siti. A tale scopo sono calcolate due matrici: (1) una “matrice di distanza” costituita dalle distanze tra tutte le paia di siti e (2) una “matrice di correlazione” costituita dalle similarità tra tutte le coppie di siti. I coefficienti di correlazione vengono poi plottati contro le distanze, i pattern evidenziati vengono testati, nella procedura di Mantel, attraverso un test di randomizzazione nel quale una delle matrici è ricombinata casualmente, e il coefficiente di regressione risultante è comparato con l'osservato (matrice originale). Il prodotto finale è un valore (Mantel z) che indica se o no la sincronia (o l'autocorrelazione) cambia con la distanza. Una modificazione di questa procedura divide le distanze in categorie e testa se il grado di autocorrelazione esibito dai valori accoppiati all'interno della categoria è più grande o meno dell'autocorrelazione media globale tra i siti. Plottando i successivi valori di z -Mantel si costruisce un correlogramma di Mantel. I correlogrammi di Mantel testano l'autocorrelazione relativa in un set globale di dati, un correlogramma completo di Mantel produce sempre approssimativamente lo stesso numero di valori positivi e negativi indipendentemente dal sottostante pattern di sincronia spaziale. In contrasto con ciò, è il pattern di sincronia assoluta che frequentemente interessa. Diversi metodi sono stati proposti per l'analisi e il confronto di questo tipo di dati, compreso un approccio di regressione basato su tutte le possibili 2x2 disposizioni di sovrapposizione dei dati tra i siti (Hatch 1996); indici specie-specifici basati sull'intercetta di una regressione delle distanze con i coefficienti di correlazione (Hanski e Woiwod 1993), e le tecniche di clasterizzazione (Reams e Van Deusen 1993, Lindèn 1988). Un metodo recente si basa su correlogrammi modificati, nei quali i coefficienti di correlazione sono divisi in categorie di distanza e ciascun set è testato usando la procedura di randomizzazione nella quale i dati di ogni sito sono usati una sola volta. I set dei coefficienti di correlazione derivati dalla procedura di randomizzazione sono mediati e testati per la significatività basandosi sulla proporzione di prove che hanno prodotto valori più grandi (o meno grandi di zero). Questa tecnica produce coefficienti di correlazione medi per ciascuna categoria di distanza e calcola se essi sono significativamente differenti da zero. Se il fattore ecologico è stato testato contro se stesso (autocorrelazione), i valori non possono essere significativamente minori di zero, mentre se un fattore ecologico è stato testato contro un altro (cross-correlazione), i valori possono

essere significativamente positivi o negativi. Con un ampio set di dati possono essere ottenuti valori statisticamente significativi anche se il grado di correlazione, in senso assoluto, è basso; se tale bassa autocorrelazione è biologicamente significativa deve essere considerato caso per caso.

Koenig (1999) sostiene che le tecniche variografiche ben si adattano alla misura a alla comprensione dell'eterogeneità spaziale di dati relativi a un particolare momento nel tempo mentre generalmente non si adattano bene a fenomeni che variano su scale temporali annuali. Quando sono disponibili campioni multipli relativi a un lungo periodo di tempo è preferibile testare la sincronia spaziale tra i campioni o tra i siti separati da una certa distanza. Facciamo un esempio, se abbiamo a disposizione campioni relativi a una campagna sperimentale annuale sulla produzione di semi da parte di alberi di conifere i metodi variografici possono essere utilizzati per analizzare l'eterogeneità spaziale per rispondere alla domanda se i semi raccolti sono più simili tra siti vicini. Ma, se disponiamo di dati prelevati in ciascun sito per diversi anni allora la procedura di Mantel può anche valutare se la sincronia tra siti distanti anche 1000 Km è statisticamente maggiore di zero (Koenig e Knops 1998).

QUALI FATTORI DETERMINANO L'AUTOCORRELAZIONE SPAZIALE OSSERVATA NEI FENOMENI ECOLOGICI?

La risposta a questa domanda passa necessariamente attraverso l'evidenza critica dell'importanza dei fattori biotici e abiotici nella regolazione delle popolazioni.

Spesso indizi possono essere derivati dalla relazione tra sincronia spaziale e distanza. Per esempio, consideriamo l'ipotesi che l'attività solare sincronizzi la connessione della popolazione di lepri *Lepus americanus* con il clima (Sinclair et al. 1993). Se questo fosse vero, potrebbero essere fatte due previsioni, innanzitutto tutte le popolazioni dovrebbero essere sincrone nel tempo e inoltre la sincronia non dovrebbe diminuire sistematicamente con la distanza. Queste considerazioni derivano dal fatto che il fattore estrinseco postulato (attività solare) è lo stesso, almeno relativamente, in tutti i punti del globo in un particolare anno; il confronto delle popolazioni di lepri all'interno e tra continenti fallisce nel tentativo di supportare questa ipotesi, infatti le popolazioni risultano asincrone e c'è una chiara diminuzione della sincronia all'aumentare della distanza tra i siti. Il declino della sincronia tra siti con l'incremento della distanza tra di essi è il pattern più comune che emerge

dall'analisi dell'autocorrelazione spaziale. Possiamo formulare almeno tre ipotesi per spiegare questo pattern in questo specifico caso: (1) la presenza di predatori che continuamente si spostano tra aree ad alta densità di prede; (2) la dispersione che declina in frequenza con l'aumento della distanza tra i siti; e (3) la sincronia ambientale che declina con la distanza, cioè che il pattern riflette un declino spaziale nella sincronia in cibo o altre caratteristiche critiche per la popolazione. Tutte e tre queste ipotesi sono state messe in causa in differenti casi di studio. Lo spostamento del predatore, suggerito come un potenziale importante fattore di sincronizzazione di popolazioni (Ydenberg 1987) ha ricevuto ampio supporto da modelli teoretici (Ims e Steen 1990).

Maggiore attenzione è stata focalizzata sull'importanza relativa delle perturbazioni ambientali, anche note come effetto Moran, secondo il quale la dispersione rappresenta la causa principale del declino nella sincronia spaziale osservata nelle densità di popolazioni di molte specie (Ranta et al. 1995).

Anche il ruolo potenziale dei fattori ambientali nella riduzione della sincronia con la distanza è stato estesamente sviluppato, ma le conclusioni non sono univoche. Haydon e Steen (1997) analizzano il ruolo delle perturbazioni ambientali sulla sincronia tra popolazioni e concludono che la sincronia è generata principalmente dalle variazioni, piuttosto che dall'incidenza, delle perturbazioni ambientali su grande scala, e non può essere mantenuta dalla sola dispersione quando i coefficienti di variazione dei processi ambientali che influenzano le dinamiche delle popolazioni sono piccoli.

Il pattern di autocorrelazione degli stessi fattori ambientali, come la pioggia e la temperatura, determinano il ruolo dell'effetto Moran nella sincronia delle dinamiche delle popolazioni. Sorprendentemente pochi lavori analizzano la sincronia geografica dei fattori ambientali, e ancor meno le similarità tra tali fattori e le popolazioni che verosimilmente ne subiscono l'influenza. Sutcliffe et al. (1996) suggeriscono che la sincronia tra le popolazioni di farfalle è legata alla regionalizzazione dei pattern meteorologici, ma non fanno riferimento a dati che provino l'ipotesi. Questo tipo di analisi può contribuire a risolvere le controversie sulla regolazione delle popolazioni e le cause della sincronia spaziale all'interno delle popolazioni. Per esempio, Pollard (1991) sostiene che fattori esterni su grande scala piuttosto che interazioni locali, come competizione, predazione o parassitismo, giocano un ruolo dominante nel determinare i pattern di fluttuazione delle popolazioni.

L'analisi dell'autocorrelazione spaziale può essere relativa a una sola specie (autocorrelazione) ma può essere applicata a popolazioni di differenti specie potenzialmente legate da fenomeni ecologici (cross-correlazione). La cross-correlazione può aiutare a rivelare le cause di una varietà di fenomeni ecologici potenzialmente interconnessi.

Ulteriori analisi sono necessarie sia per stabilire, sia per discriminare nel modo più opportuno, l'importanza della dispersione e dell'autocorrelazione spaziale delle condizioni ambientali nelle autocorrelazioni spaziali nelle dinamiche delle popolazioni.

1.4 La modellizzazione e l'interpretazione della dipendenza spaziale in ecologia.

Il riconoscimento dell'importanza dell'eterogeneità spaziale (e temporale) ha guidato lo sviluppo delle metodologie di campionamento e dei metodi statistici che affrontano specificatamente questo tipo di variazioni.

Le procedure statistiche sono spesso usate per organizzare e riassumere i dati in modo tale che possano essere fatte le inferenze più significative relativamente al fenomeno di interesse. Comunemente in ecologia le basi di tali inferenze sono affidate a test statistici come t, F, χ^2 test o a procedure come l'analisi della varianza (ANOVA).

La dipendenza spaziale è particolarmente importante in una analisi della variazione spaziale delle distribuzioni degli organismi e delle variabili ambientali, molte misure statistiche tradizionali tendono ancora ignorare ciò.

La geostatistica è una branca delle statistiche applicate che include metodi per la rilevazione, la modellizzazione e la stima dei pattern spaziali. Il suo utilizzo nell'analisi della dipendenza spaziale e temporale nei dati ecologici ha registrato un significativo aumento nell'ultimo decennio. La geostatistica è stata applicata a molti campi dell'ecologia dalla distribuzione dei pests (Schotzko e Knudsen 1992, Speight et al. 1998), alla struttura delle foreste (Bellehumeur et al. 1997), alla distribuzione di popolazioni nell'ambiente (Ettema et al 1998) alla dinamica di un processo funzionale in un ecosistema acquatico (Rossi et al. submitted). Philips (1985) usa i variogrammi e la loro rappresentazione frattale per monitorare il tasso di erosione della linea di costa della baia Delaware del New Jersey per testare l'ipotesi che una canna comune accelerasse il processo. Robertson (1987) riporta due esempi di applicazione geostatistiche: alla variabilità temporale della densità di *Rhodomonas* sp nell'epilimnio di un lago; e alla variabilità spaziale dell'azoto minerale in un vecchio campo del Michigan.

L'analisi geostatistica è una procedura che comporta due fasi. Nella prima la struttura spaziale di una variabile è esaminata attraverso l'analisi della semivarianza. Una volta che la struttura spaziale è stata identificata e accuratamente descritta da un modello adatto, la procedura di kriging provvede a una interpolazione ottimale della variabile nei siti non campionati.

RILEVAZIONE E DESCRIZIONE DELLA STRUTTURA SPAZIALE

La rilevazione della dipendenza spaziale si realizza in geostatistica con l'uso della variografia. Come il test di Mantel, la variografia usa le differenze in valore tra due punti di campionamento la cui distanza di separazione nello spazio e nel tempo è nota. La somma delle differenze in valore tra tutte le paia di punti separati da una certa distanza (o lag) è plottata contro il lag. Le sommatorie statistiche includono la semivarianza, la covarianza non-ergodica, la semi deviazione media assoluta. Se c'è una positiva dipendenza spaziale, allora i punti vicini avranno valori più simili dei punti più lontani, e la semivarianza o i parametri prima menzionati saranno più bassi per valori più piccoli del lag. Ciascuna coppia di punti è usata solo una volta, con ciò si supera il timore di Koenig (1999) delle pseudoreplicazioni. Variogrammi e correlogrammi sono molto versatili – essi sono in grado di rilevare anisotropie nella direzione della dipendenza spaziale e la misura dell'autocorrelazione spaziale, e tengono di conto le variazioni locali di media e varianza (Rossi et al. 1992).

Il passo successivo all'analisi della semivarianza è il tentativo di fittare una funzione matematica ai valori di semivarianza stimati a intervalli di distanza crescenti. I parametri dell'eventuale modello sono poi utilizzati nel metodo di interpolazione: il kriging.

Non tutte le funzioni che sembrano fittare i valori osservati sono utili; la funzione variogramma può essere “condizionale negativa semi-definita” (CNSD) (Armstrong e Jabin 1981).

In geostatistica sono utilizzati diversi modelli “approvati” e tra essi viene scelto quello che nel fitting mostra il più livello di correlazione. Questi modelli sono definiti funzioni “autorizzate”. Ci sono due classi di modelli: limitati che esibiscono un plateau (la sella) e non limitati dove la varianza sembra incrementare senza limite.

Il più semplice modello non limitato è il modello lineare (*Figura 1.5*) secondo il quale la semivarianza incrementa con la distanza secondo la relazione lineare:

$$\gamma(h) = C_0 + wh$$

dove h è la distanza, C_0 è la varianza di nugget e w la pendenza. Una retta è “fittata” ai valori osservati, la sua intercetta rappresenta il nugget.

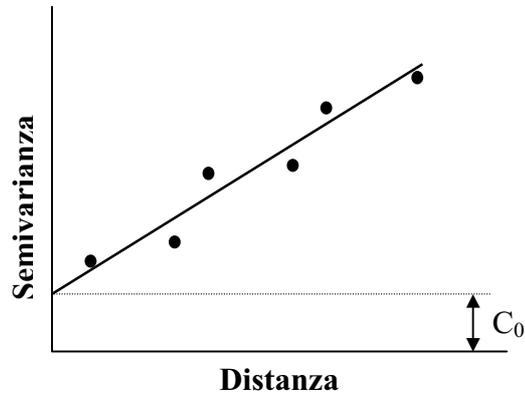


Figura 1.5 Semivariogramma “fittato” dal modello lineare ($C_0 = \text{nugget}$).

Il più comune modello limitato è il modello sferico (Figura 1.6). Che è rappresentato dalla funzione:

$$\gamma(h) = C_0 + C \left\{ \frac{3h}{2a} - \frac{1}{2} \left(\frac{h}{a} \right)^3 \right\} \quad \text{per } h < a$$

$$\gamma(h) = C_0 + C \quad \text{per } h > a$$

dove h è la distanza, C_0 è la varianza del nugget, C è la varianza spaziale (sella meno nugget) e a il range. Quando le distanze eguagliano il range, la semivarianza raggiunge la sella.

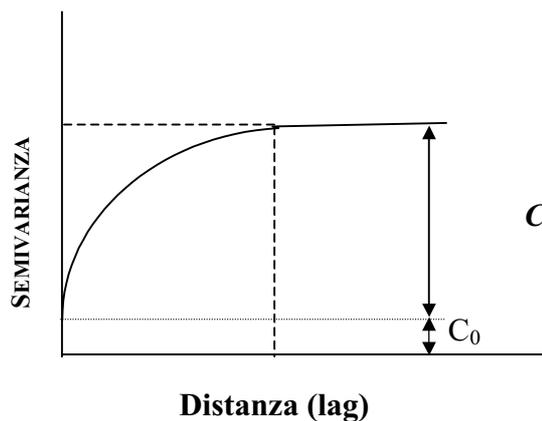


Figura 1.6 Semivariogramma fittato dal modello sferico ($C_0 = \text{nugget}$, $C = \text{varianza strutturale}$).

Un altro modello è quello esponenziale (*Figura 1.7*), il quale descrive in modo accurato dati fisico–chimici (Yost et al. 1982, Voltz 1986, Oliver e Webster 1987) e variabili ecologiche (Rossi et al. 1995).

Esso è rappresentato dalla formula:

$$\gamma(h) = C_0 + C \{1 - \exp(-h / r)\}$$

r è un parametro di distanza che definisce la scala spaziale della variazione. La sella è approssiata asintoticamente e non ci sono range in senso stretto. Generalmente è preso in considerazione come range $a^* = 3r$ la distanza inter–campioni alla quale la semivarianza raggiunge approssimativamente $C_0 + 0.95C$ (Webster 1985).

La scelta e il “fitting” di un modello teorico al variogramma è una fase importante dell’analisi geostatistica (McBratney e Webster 1986). Il metodo dei minimi quadrati è quello maggiormente utilizzato come procedura di regressione. Il peso assegnato a ciascuna stima della semivarianza è proporzionale al numero di coppie di dati coinvolti nella stima (Cressie 1985, McBratney e Webster 1986). Cressie (1985) propone una procedura di fitting che prende in considerazione i numeri differenti di paia di dati coinvolti in ciascuna semivarianza stimata e che dà più peso alle stime a più piccole distanze.

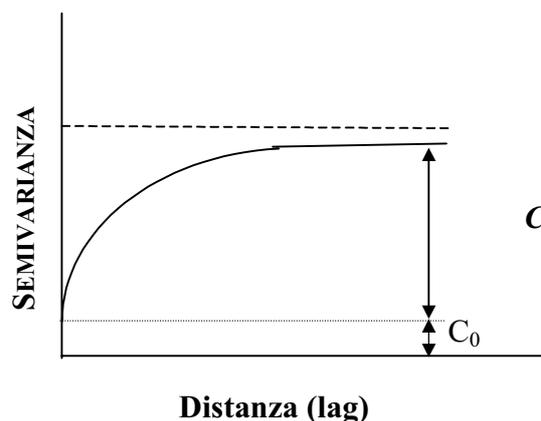


Figura 1.7 Semivariogramma fittato dal modello esponenziale (C_0 = nugget, C = varianza strutturale).

Una volta determinato il modello teorico che meglio descrive la struttura spaziale evidenziata dal variogramma questo viene utilizzato nella stima dei valori della variabile

regionalizzata considerata nelle localizzazioni non campionate

Il metodo di interpolazione migliore è il Kriging (Matheron, 1963); questa tecnica mira a produrre una serie di stime per le quali l'errore associato è minimo, cioè è minima la differenza tra il valore stimato ed il valore vero della variabile regionalizzata in una localizzazione non campionata (Issacs e Srivastava 1989).

Il Kriging è un metodo di interpolazione che consiste nella soluzione di un sistema di n equazioni in n incognite in cui sono state uguagliate a zero le n derivate parziali rispetto alle n incognite (Posa 1995). L'equazione polinomiale fornisce i valori della variabile nei siti non campionati, questi sono poi utilizzati per costruire le isoplete delle mappe.

Il kriging è un metodo di interpolazione locale che produce mappe dettagliate in quanto esso usa i dati dei punti localizzati nelle vicinanze del punto da stimare e la struttura di autocorrelazione della variabile così come è descritta dal variogramma.

Algoritmi specifici sono poi utilizzati per costruire le mappe a partire da una fitta griglia di punti interpolati.

La costruzione di mappe rappresenta il punto di partenza di molti studi di fenomeni strutturati spazialmente.

Le mappe sono un veicolo di informazioni più potente e facilmente interpretabile dei classici database in forma tabulare (Miller, 1994). In una mappa i limiti delle caratteristiche strutturali di un habitat sono più facilmente definibili rispetto a quanto è riscontrabile in natura. Infatti, i limiti della maggior parte delle caratteristiche naturali (pattern di distribuzione delle specie e dell'habitat) non sono generalmente facilmente definibili.

Una caratteristica fondamentale dell'organizzazione strutturale del mondo naturale è l'ampia varietà delle condizioni climatiche, geologiche e topografiche i dati che definiscono lo status di questi elementi degli ecosistemi esibiscono di conseguenza un range di variazione particolarmente ampio.

Molte questioni riguardanti pattern spaziali e temporali in ecologia possono essere risolti usando le robuste, ben testate e flessibili tecniche geostatistiche. Gli ecologi potranno acquisire molte informazioni con esse, e potranno organizzare i loro lavori in campo e i loro esperimenti dando la giusta importanza allo spazio (Bebber 1999).

2. PATTERN E PROCESSI NEI SISTEMI A BASE DETRITO

2.1 Il detrito organico di origine vegetale: un'importante fonte di energia per molti sistemi acquatici

Negli ambienti acquatici il detrito organico, in particolare di origine vegetale, può costituire una porzione considerevole del bilancio energetico (Kaushik e Hynes 1971, Cummins 1973, Hodkinson 1975, Rau 1976), potendo rappresentarne fino al 99% del bilancio totale (Cummins et al. 1966, Fisher e Likens 1973, Cummins 1989).

Data l'importanza, il ruolo della materia organica nell'energetica degli ecosistemi fluviali e lacustri è stato estesamente documentato; l'analisi della letteratura sul processo di decomposizione e le dinamiche del detrito negli ambienti acquatici rivela, tuttavia, che ci sono numerose definizioni di detrito nella letteratura degli ultimi 20 anni e che ci sono forti differenze tra queste definizioni (*Tabella 2.1*).

Tabella 2.1 Definizioni di detrito organico derivate dalla letteratura, sono riportati gli autori e gli anni delle pubblicazioni considerate (da Velimivor 1991)

Fonte	Definizione
Odum e De La Cruz, 1963, 1967	Tutta la materia organica particolata coinvolta nella decomposizione degli organismi morti, compresi microrganismi eterotrofi ad esso associati
Darnell 1964, 1967	Tutti i tipi di materiale "biogenico" in vari stadi di decomposizione microbica
Newell 1965	<i>Debris</i> (frammenti) di natura organica con i microrganismi associati
Rodina 1967	Frammenti visibili di animali o macrofite o particolato che si modifica così che risulta difficile determinarne le origini
Mann 1972	Materia organica morta di origine vegetale e animale con i microrganismi ad essa associati
Seki 1972	Materiale costituito da <i>debris</i> organico e microrganismi vivi.
Brown e Parsons 1972	Particolato composto da fitoplancton assieme a grandi quantità di batteri e fanghiglia organica
Lenz 1972	La parte non vivente della materia organica sospesa, compresa una varietà di composti i quali possono essere classificati in accordo alla natura, all'origine, al peso specifico o ad altri parametri
Wetzel et al. 1972	Perdite non predatorie di carbonio organico da ogni livello trofico (incluse egestioni, secrezioni, escrezioni) o input da fonti esterne all'ecosistema che entrano nel sistema (carbonio organico alloctono)
Parson 1975	Differenze tra carbonio totale e carbonio legato all'ATP
Harrison e Mann 1976	<i>Debris</i> fogliare non vivente e microrganismi viventi associati
Berries 1979	Aggregazioni flocculanti che possono originare da materiale fecale, muco, o condensazione di DOM; sufficientemente amorfa a questo stadio di degradazione da essere di origine ambigua, con pochi frammenti identificabili
Velimirov et al. 1981	Materia organica particolata morta la cui origine non può essere definita
Jumars et al. 1984	Cibo particolato la cui massa è generalmente composta di animali, piante o protoplasma batterico

Il termine detrito deriva dal latino *detetere* che vuol dire consumare con l'uso, indica quindi un prodotto di disintegrazione. Come sottolineato da Odum e De la Cruz (1963) e da Odum (1971, 1983) il termine detrito tradizionalmente utilizzato in geologia per definire "le perdite di materiale risultanti direttamente dalla disintegrazione e dalla abrasione delle rocce", indica in ecologia tutta la materia organica coinvolta nella decomposizione degli organismi morti.

Nella tabella 1 sono presentate un certo numero di definizioni di detrito che emergono da studi specifici, pur non essendo completa essa rappresenta un campione rappresentativo delle definizioni formulate negli ultimi 20 anni. Un confronto rivela forti discrepanze, il detrito è apparentemente qualcosa che tutti conoscono ma che nessuno sa definire in modo preciso (Velimirov 1991).

Le definizioni di molti autori derivano dai metodi usati per quantificarlo (Parsons 1975, Lenz 1977) e molti autori si limitano a definire solo una frazione ristretta della materia organica morta (Odum e De la Cruz 1963, 1967, Darnell 1964, 1967, Rodina 1967, Mann 1972, Brown e Parsons 1972, Lenz 1972, Berrie 1974, Velimivor et al. 1981, Jumars et al. 1984). Un'altra tendenza rilevabile nelle definizioni è quella dell'uso, da parte di alcuni autori, del termine *debris* (che letteralmente in italiano significa frammenti) per indicare il detrito senza definirlo in termini di forma (Seki 1972, Harrison e Mann 1976) e di includere i microrganismi eterotrofi che colonizzano la materia organica nella definizione di detrito, combinando in tal modo componenti viventi al non vivente (Mann 1972, Seki 1972, Brown e Parson 1972, Odum e De la Cruz 1967).

Con l'eccezione di Wetzel et al (1972) nessuno degli autori include in maniera esplicita la materia organica disciolta (DOM) nella loro definizione, sebbene essa sia inclusa implicitamente nella definizione di Parsons (1975), cioè la differenza tra il carbonio totale e il carbonio legato all'ATP; ed è menzionata da Berrie (1979) come particolato prodotto dalla condensazione, (cioè precipitato organico). Molti autori definiscono un particolare tipo di materia organica particolata standardizzando i loro esperimenti e si limitano alla descrizione del tipo di detrito dominante all'interno della loro area di studio.

Una definizione funzionale di valore generale di detrito può essere considerata quella di Wetzel et al. (1972), secondo cui il detrito è "l'insieme di tutte le perdite non predatorie di carbonio da qualsiasi livello trofico di un particolare sistema". Questi output consistono di

egestioni (la parte di materia organica consumata che non è digerita), escrezioni e prodotti secretori (la parte del materiale digerito che è passato attraverso l'organismo) e di tutto l'ammontare di materia organica persa come conseguenza di morte non dovuta alla predazione. Quest'ultima componente fa riferimento agli eventi di morte naturale dovuta alla senescenza legata alla longevità fisiologica dell'organismo, o anche, alla morte dovuta a fattori chimico-fisici limitanti, che Odum (1983) definisce come mortalità "ecologica o realizzata". Questi *output* rappresentano la fonte autoctona di carbonio organico, che deriva dai processi di fotosintesi che si verificano all'interno del sistema; una definizione completa di detrito deve però includere anche la fonte alloctona, che fa riferimento al carbonio organico che prodotto all'esterno entra nel ciclo del sistema considerato.

Negli ambienti acquatici il detrito, si presenta sotto forma di un *continuum* dimensionale che va da frammenti grossolani, che si depositano sui fondali, a particelle microscopiche sospese nel corpo d'acqua. Le diverse dimensioni riflettono sia l'origine che lo stato di decomposizione del detrito, negli studi sulla dinamica decompositiva viene comunemente utilizzata, per semplicità, una suddivisione in classi dimensionali discrete (Cummins e Klug 1979):

- CPOM (Coarse Particulate Matter) materiale detritico con diametro superiore a 1mm;
- FPOM (Fine Particulate Matter) materiale con diametro compreso tra 0.5µm e 1mm;
- DOM (Dissolved Organic Matter) materiale organico disciolto nel corpo d'acqua con diametro inferiore a 0.5 µm.

Il CPOM è costituito principalmente da materiale fogliare alloctono o autoctono, mentre le altre due classi sono costituite da materiale fitoplanctonico o da prodotti di degradazione del CPOM. Mann (1988) sostiene che esistono cinque differenti percorsi attraverso cui l'energia e la materia della produzione primaria può essere trasferita agli invertebrati e ai vertebrati negli ambienti acquatici, tre dei quali coinvolgono i microrganismi come intermediari (*Figura 2.1*).

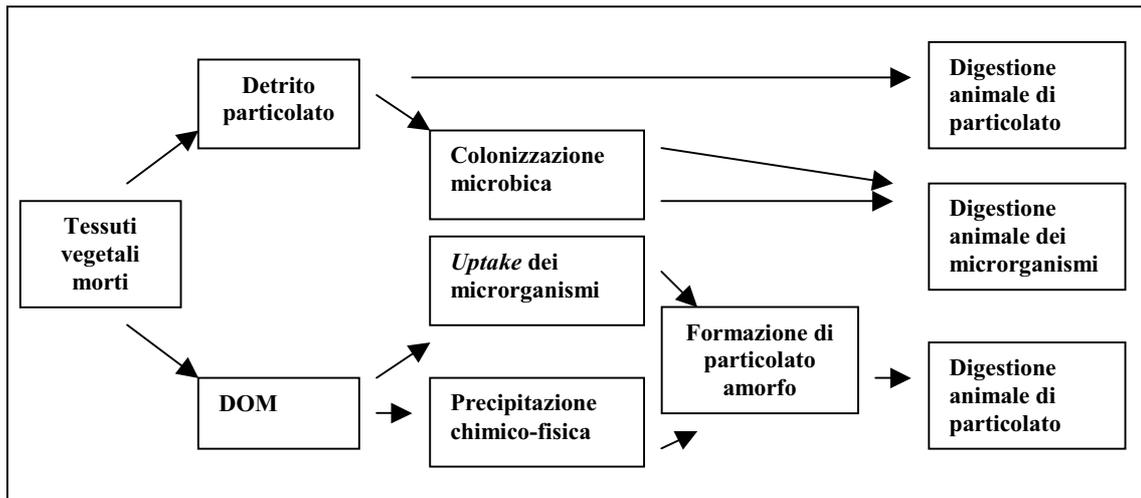


Figura 2.1 Rappresentazione schematica dei percorsi attraverso i quali la materia organica morta viene trasferita nella catena trofica a base detrito negli ambienti acquatici (Mann 1988).

Quando il materiale vegetale morto inizia a decomporsi, si verifica una rapida perdita di materia organica solubile. Questa prima fase della decomposizione è denominata lisciviazione e rappresenta una rapida rimozione abiotica di amminoacidi, carboidrati, fenoli e altre sostanze solubili. Sebbene il materiale grossolanamente particolato rilasci componenti solubili per un lungo periodo mentre viene ridotto a materiale finemente particolato, la lisciviazione può portare alla perdita dal 30% del peso iniziale del detrito nelle prime 24-48 h di immersione (Cummins et 1972, Cummins 1974, Petersen e Cummins 1974, Suberkropp et al. 1976, Webster e Benfield 1986). La quantità di DOM prodotto dipende anche dalle condizioni del POM, cioè dal grado di lisciviazione subito nell'ambiente terrestre prima dell'introduzione nell'ambiente acquatico.

Quando il substrato fogliare è fresco piuttosto che secco la lisciviazione è ridotta (Gessner e Schwoerbel 1989, Chergui e Pattee 1992) infatti anche le piante vive producono materia organica disciolta in quantità più o meno grande in funzione di fattori come la disponibilità di nutrienti o le condizioni di luminosità (Azam e Ammerman 1984). La colonizzazione fungina procede più velocemente su materiale secco piuttosto che su foglie fresche (Bärlocher 1991) presumibilmente perché le sostanze solubili che sono trattenute nel tessuto fogliare fresco inibiscono l'accrescimento dei funghi (Bärlocher 1990, 1992, Sridhar e Bärlocher 1993).

Come risultato di questo processo, un flusso continuo di DOM si riversa all'interno dell'ambiente acquatico. Una porzione di questo DOM è rapidamente assimilata dai batteri (i quali possono a loro volta possono rappresentare risorsa alimentare per gli invertebrati e i vertebrati della catena alimentare); i batteri possono anche depositare materia organica in forme particolari di aggregazione. Un'altra frazione del DOM è convertita in particolata da processi fisico-chimici che si verificano all'interfaccia con le piante, le rocce, i sedimenti particolati e in generale con tutte le superfici all'interno del corpo d'acqua. Il detrito forma in questo modo strutture non cellulari facilmente distinguibili dal detrito vegetale. Bowen (1984) distingue due tipi di materia organica particolata (POM) una che presenta un morfologia definita, e una amorfa, e sostiene che la materia amorfa è spesso facilmente digeribile dagli animali senza l'aiuto dei microrganismi. Camilleri e Ribí (1986) dimostrano che il DOM rilasciato dalle foglie di mangrovia può essere convertito in fiocchi, che possono essere utilizzati come risorsa alimentare da copepodi, anfipodi e isopodi.

La materia organica grossolana viene colonizzata dai microrganismi, in particolare funghi, batteri e in minor misura protozoi (Suberkropp e Klug 1976). Una significativa porzione della colonizzazione è completa nelle prime due settimane di immersione ed è funzione dal grado di precondizionamento del substrato nell'ambiente terrestre e dal regime di temperatura. In estate, a temperature superiori a 15 °C, le spore e le ife dei funghi terrestri, presenti sul CPOM che entra nell'acqua, giocano un ruolo più significativo nella fase iniziale del processo di decomposizione.

Il CPOM lisciviato e colonizzato è ridotto a FPOM attraverso un'azione meccanica operata da abrasione fisica e da due processi biotici interdipendenti: attività trofica degli animali e il metabolismo microbico. Il tasso di conversione a FPOM dipende dalla temperatura, dal livello di pre-condizionamento terrestre, e dalle caratteristiche di qualità del CPOM. Un considerevole range di tassi di decomposizione sono stati riportati per differenti tipi di substrati vegetali. Tassi di perdita esponenziali più bassi dello 0.5% al giorno sono caratteristici di substrati a "lenta" decomposizione, mentre tassi più alti dell'1% di substrati a "veloce" decomposizione, sono considerati a "media" velocità di decomposizione i substrati con tassi intermedi tra questi due estremi (Petersen e Cummins 1974).

Gli invertebrati identificati come shredder, si alimentano su CPOM convertendo solo circa il 40% di quello che ingeriscono nei loro tessuti e in CO₂, la restante parte è eliminata

come feci. Il ruolo principale degli shredder negli ambienti acquatici è la riduzione del substrato organico vegetale grossolano, come le foglie della lettiera, in particolato più piccolo, questo particolato fine ha generalmente dimensioni più piccole del millimetro. L'FPOM che gli shredder generano è costituito dai frammenti non digeriti, ma soprattutto dalle feci. La produzione di FPOM da parte degli shredder può essere significativa, considerando che il 60% del cibo che ingeriscono è convertito in feci, e gli animali ogni giorno consumano più del loro peso corporeo (Cummins 1973).

Durante la colonizzazione e l'accrescimento la comunità microbica attacca anche il CPOM, il quale dopo la lisciviazione, costituisce un substrato ad alto contenuto di carbonio, ma a basso contenuto di azoto. Utilizzando il CPOM come fonte di carbonio e l'azoto organico e inorganico disciolto la microflora metabolizza il substrato e si accresce, producendo anche FPOM in forma di frammenti. Sebbene la microflora possa ridurre il materiale fogliare particolato in FPOM in assenza di shredder, la presenza di questo gruppo di detritivori determina un incremento del 20% della conversione di CPOM in FPOM (Petersen e Cummins 1974, Boling et al. 1975). Una considerevole frazione del pool di FPOM è prodotto attraverso la riduzione fisica e biologica del CPOM, FPOM entra direttamente in acqua trasportato dal sistema rivierasco.

L'FPOM generato dagli shredder rappresenta una componente significativa della risorsa alimentare di base del gruppo funzionale di invertebrati definito collector, per la riaggregazione di piccole particelle risultante dalla loro attività di ingestione.

È ampiamente provato che gli shredder facilitano i collector attraverso il loro ruolo di produzione di particolato fine a partire da detrito grossolano (Vannote et al. 1980, Wallace et al. 1982, Minshall et al. 1985, Cuffney et al. 1990, Malmqvist 1993, Heard e Richardson 1995). Vari meccanismi sono utilizzati da questo gruppo di detritivori che presentano adattamenti morfologici e comportamentali che permettono loro di filtrare piccole particelle sospese nella colonna d'acqua o di raccoglierle dalla superficie o dagli interstizi dei sedimenti (Cummins e Wilzbach 1985). I collector possono incrementare o diminuire la taglia delle particelle all'interno del pool dell'FPOM, ma spesso le feci hanno taglia simile alle particelle ingerite. L'FPOM è riciclato attraverso i collector, con una riduzione della associata attività respiratoria e del metabolismo microbico.

Altri gruppi funzionali sono gli scraper i quali si nutrono principalmente di organismi

sessili fissati sui sedimenti, e i predatori i quali catturano prede che appartengono a tutti e tre i gruppi funzionali.

Nella Figura 2.2 è riportato uno schema riassuntivo della struttura e del funzionamento del sistema a base detrito in un ambiente acquatico fin qui descritto.

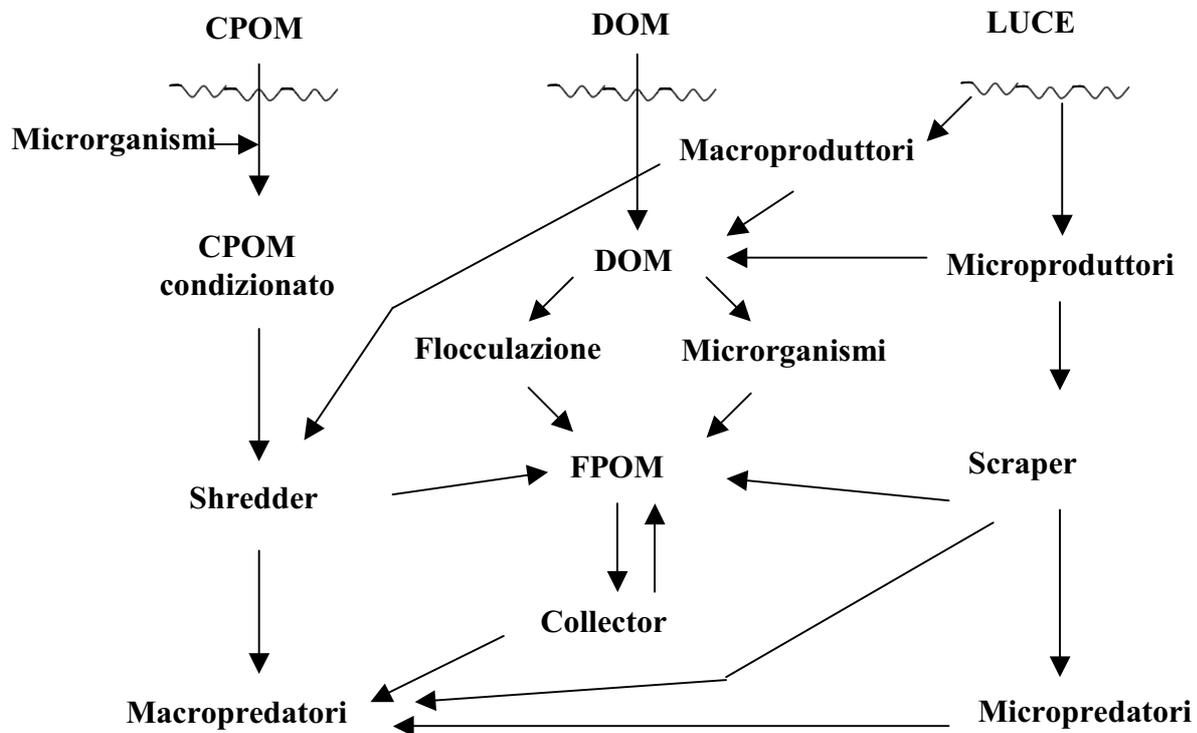


Figura 2.2 Modello concettuale della struttura e del funzionamento del sistema a base detrito in un ambiente acquatico.

L'input di materiale organico nel compartimento detritico dei sistemi acquatici è quasi esclusivamente di origine vegetale, esso deriva sia delle catene di pascolo interne al sistema (input autoctono) sia dagli ambienti terrestri limitrofi (input alloctono).

Il detrito alloctono entra nei sistemi acquatici essenzialmente attraverso tre vie: 1) attraverso la vegetazione ripariale; 2) attraverso immissari che trasportano sia materiale particolato che disciolto; 3) attraverso il trasporto superficiale di materiale particolato e disciolto con le acque di precipitazione.

Negli ambienti acquatici, sia salmastri che d'acqua dolce, può fluire più energia e materia attraverso la catena alimentare del detrito che attraverso quella del pascolo; la maggior parte della produzione primaria totale di un sistema passa agli altri livelli trofici

come tessuti vegetali morti in decomposizione piuttosto che come tessuti vivi consumati dagli erbivori.

Le macrofite acquatiche spesso contribuiscono con un'elevata proporzione alla produzione primaria di questi ambienti, ma generalmente solo una piccola parte della loro produzione è direttamente consumata dagli erbivori a causa del relativamente alto contenuto di fibre difficilmente digeribili e del basso contenuto di azoto.

Macrofite litorali e vegetazione terrestre ripariale rappresentano la principale fonte di materia organica grossolanamente particolata negli ambienti acquatici, questo è particolarmente vero per le zone litorali di laghi e fiumi.

L'input di detrito dipende anche dalle caratteristiche dell'intero bacino lacustre (Mann 1972, 1988, Odum 1988). I laghi che presentano bacini caratterizzati da coste rocciose hanno aree minime di habitat litorale e di macrofite associate, mentre nei laghi piccoli che hanno zone litorali con un'estensione che può essere anche la metà di quella del lago, la produzione delle macrofite è dominante e quasi tutta la produzione di invertebrati e pesce è supportata dalla catena alimentare di detrito.

In generale i laghi caratterizzati da un'elevata sinuosità della zona costiera e da una densa copertura della fascia ripariale, una significativa frazione del carbonio disponibile sul fondo del lago è di origine alloctona mentre il ruolo del materiale autoctono aumenta con la superficie e la profondità del lago (Wetzel e Otsuki 1974, Vanni e De Ruiter 1996). Un lago piccolo e poco profondo può ricavare una percentuale piuttosto grande della sua energia da fonti terrestri poiché il perimetro, attraverso cui passa la lettiera terrestre, è grande rispetto all'area della superficie del lago stesso. Di contro un lago grande e profondo può ricavare dall'esterno soltanto una quantità limitata di sostanza organica e anche la produzione litorale, limitata ai margini, può essere bassa.

2.2 Interazioni biologiche nella decomposizione del detrito in ambiente acquatico.

Il detrito alloctono, cioè proveniente dalla vegetazione ripariale, costituisce una sostanziale porzione del carbonio e dell'energia necessari per sostenere le catene trofiche a base detrito in molti ambienti acquatici.

Il materiale organico che entra a far parte del sistema bentonico degli ambienti acquatici consiste principalmente di componenti strutturali che sono ricchi di energia ma difficilmente degradabili. Il valore nutrizionale diretto di questo materiale organico è generalmente molto basso per gli animali, poiché la maggior parte dell'energia è intrappolata in sostanze come cellulosa e lignina, che insieme possono rappresentare anche più del 50% del substrato vegetale, e studi enzimatici sui detritivori hanno dimostrato la mancanza di enzimi necessari alla completa degradazione di tali componenti strutturali delle piante (Monk 1976, 1977, Bjarnov 1972, Martin et al. 1980, Chamier e Willoughby 1986). Al contrario un gran numero di batteri e di funghi sono capaci di sfruttare questa fonte di energia. Foglie o altre porzioni delle piante che entrano nell'acqua sono rapidamente colonizzate dai microrganismi i quali producono enzimi idrolizzanti che decompongono il materiale vegetale e rilasciano composti solubili e particellato fine nella colonna d'acqua.

È stato dimostrato che i funghi, in particolare gli ifomiceti acquatici, sono il gruppo microbico responsabile della fase iniziale della decomposizione delle foglie nei corpi d'acqua (Suberkropp e Klug 1976, Gessner e Chauvet 1994) e della modificazione del detrito fogliare in una risorsa alimentare più conveniente per i detritivori invertebrati (Bärlocher 1985, Suberkropp 1992). Studi in laboratorio hanno dimostrato che questi microrganismi sono in grado di produrre un certo numero di enzimi in grado di degradare cellulose, emicellulose e sostanze pectiche presenti nei tessuti vegetali (Suberkropp e Klug 1980, Chamier e Dixon 1982, Suberkropp et al. 1983, Zemek et al. 1985). Inoltre lavori sul campo hanno dimostrato che l'attività degli stessi enzimi litici incrementa durante la decomposizione (Sinsabaugh et al. 1981, Golladay e Sinsabaugh 1991). Il tasso di decomposizione del detrito vegetale sembra quindi essere principalmente sotto il controllo dei microfunghi saprofiti, che possono esercitarlo sia attraverso diretta attività di decompositori che guidano la frammentazione, la lisciviazione, e l'assimilazione del materiale fogliare, sia come intermediari mediante il condizionamento fogliare che promuove l'alimentazione sul detrito degli shredder (Suberkropp 1992a).

“Condizionamento” è il termine utilizzato per indicare i cambiamenti qualitativi che il detrito fogliare subisce durante il processo di colonizzazione microbica (Boling et al. 1975, Golladay et al. 1983, Bärlocher 1985). Durante questo periodo il contenuto di azoto e di fosforo del detrito aumenta e le concentrazioni di polisaccaridi strutturali diminuiscono (Suberkropp et al. 1976, Meyer 1980, Rosset et al. 1982, Chauvet 1987, Graça et al. 1992), contemporaneamente la durezza della matrice fogliare diminuisce e il detrito diventa meno resistente alla frammentazione (Bärlocher 1985, Rossi 1985, Suberkropp 1992). Bärlocher e Kendrick (1975) sostengono che sono due i principali meccanismi responsabili degli effetti del condizionamento: la produzione microbica (soprattutto proteine e lipidi fungini), e la catalisi microbica (degradazione fungina di polisaccaridi resistenti del tessuto vegetale in oligo, di, e monosaccaridi facilmente digeribili dagli animali). Questi cambiamenti rendono la foglia una risorsa alimentare energeticamente conveniente per i detritivori (e.g. Lawson et al. 1984).

Durante il condizionamento del detrito la biomassa e l'attività microbica aumentano sino ad un valore massimo e poi subiscono un declino (Suberkropp e Klug 1976, Rosset et al. 1982, Findlay e Arsuffi 1989, Suberkropp 1991). In corrispondenza del valore massimo il detrito è considerato pienamente condizionato (“full conditioned”). In questa fase i funghi rappresentano la maggior parte della biomassa microbica associata con il detrito fogliare (Findlay e Arsuffi 1989). I successivi cambiamenti che si verificano nel detrito fogliare, cioè il declino della biomassa e dell'attività microbica, portano a una riduzione della qualità alimentare e alla fase di post-condizionamento.

Le dinamiche delle curve di condizionamento dipendono dalle caratteristiche chimiche e fisiche delle specie fogliari e dai parametri ambientali (e.g. temperatura) che influenzano i tassi di decomposizione. Diversi fattori infatti possono influenzare l'attività fungina sul detrito fogliare inclusi la qualità la quantità e l'accessibilità della fonte di carbonio, la disponibilità di nutrienti all'interno del substrato o nell'ambiente, l'impatto di sostanze presenti nelle foglie che inibiscono l'accrescimento dei funghi, o l'efficacia delle barriere fisiche del tessuto fogliare.

Il contenuto di lignina del substrato fogliare è stato inizialmente proposto come indicatore della sua degradabilità e di conseguenza questo parametro è stato considerato utile per prevedere il tasso di decomposizione dei vari tipi di detrito vegetale in ecosistemi

terrestri (Melillo et al. 1984, Taylor et al. 1991, Gallardo e Merino 1993), e acquatici (Gessner e Chauvet 1994). La lignina è infatti particolarmente resistente alla degradazione enzimatica, per cui più è elevato il contenuto di questo componente in una specie fogliare, minore sarà la quantità relativa di carbonio prontamente disponibile. In aggiunta l'associazione della lignina con le fibre di cellulosa risulta in un mascheramento di una grande quantità di carboidrati che sarebbero in altro modo accessibili per i microrganismi associati al substrato detritico. Il contenuto di lignina può anche essere visto anche come un indice inverso della disponibilità di carbonio per i decompositori. Oltre alla lignina anche il contenuto di tannini sembra influenzare allo stesso modo i tassi di decomposizione del detrito (Gessner e Chauvet 1994).

La concentrazione dell'azoto è considerata critica nella determinazione dei tassi di decomposizione del detrito particolato (Mann 1988) incluso il substrato fogliare (Taylor et al. 1989), sebbene molti studi falliscano nel tentativo di dimostrare questa relazione (Newbold et al. 1983, Peterson et al. 1993). Gli effetti dei nutrienti sulla decomposizione delle foglie sono più difficili da stimare rispetto a quelli sui processi autotrofi poiché i detritivori possono usare sia i nutrienti localizzati all'interno del materiale fogliare sia quelli presenti nel mezzo in cui il detrito è immerso (Sinsabaugh et al. 1993, Suberkropp e Chauvet 1993).

I funghi che dominano la comunità microbica associata alle foglie nelle prime fasi della decomposizione sono gradualmente rimpiazzati dai batteri quando le particelle diventano più piccole e più refrattarie. Questa osservazione è stata inizialmente derivata da esperimenti con antibiotici (Kaushik e Hynes 1971) e da misure della attività riproduttiva dei funghi acquatici accoppiate alla conta delle cellule batteriche associate al substrato fogliare (Suberkropp e Klug 1976, Bärlocher 1982, Chamier 1987, Findlay e Arsuffi 1989). Ulteriori supporti derivano dalle misure dirette dei tassi di accrescimento dei batteri, è stato osservato che questi aumentano nella fase finale del processo di decomposizione (Findlay e Arsuffi 1989). Recenti evidenze sembrano sostenere che i funghi rappresentano i principali responsabili del processo di decomposizione e che essi dominano l'assemblaggio microbico associato con il detrito organico per tutto il processo di decomposizione (Gessner e Chaveaut 1994, Badly et al. 1995). Inoltre, i funghi più dei batteri influenzano la palatabilità del detrito fogliare per gli shredder (Kaushik e Hynes 1971, MacKay e Kalff 1973, Kostalos e Seymour 1976).

Diversi fattori possono influenzare le interazioni tra microfunghi e detritivori, numerose specie di funghi e di invertebrati possono essere coinvolte e il risultato dell'interazione può variare in funzione delle specie coinvolte, le interazioni sono dinamiche e cambiano nel tempo man mano che il detrito si degrada e viene condizionato. Poiché l'attività degli shredder generalmente segue una iniziale fase di colonizzazione fungina delle foglie, le proprietà delle specie fogliari (i.e. caratteristiche strutturali, composizione chimica, etc.) possono influenzare la natura delle interazioni. In aggiunta, caratteristiche dell'habitat (e.g. chimica dell'acqua, temperatura) possono influenzare sia lo *standing crop* che la massima attività fungina su un dato tipo di substrato fogliare, così come i taxa di detritivori che possono essere presenti nell'habitat.

PERCHÉ I DETRITIVORI SI NUTRONO SU MATERIALE FOGLIARE CONDIZIONATO?

Gli invertebrati che si nutrono sul detrito tendono a selezionare materiale che è stato precedentemente colonizzato dai funghi, e sono in grado di localizzare patches di cibo condizionato in un ambiente eterogeneo (Graça 1992).

Evidenze sperimentali suggeriscono che per i detritivori è più vantaggioso alimentarsi su foglie condizionate. Per esempio, l'isopode *Asellus aquaticus* L. mostra un'efficienza di conversione netta (accrescimento/assorbimento) più bassa quando si alimenta su detrito non condizionato; ciò indica che in assenza di microrganismi l'isopode spende la maggior parte dell'energia assorbita per il processamento del materiale fogliare più che per l'accrescimento (Graça 1990). Minori tassi di sopravvivenza (Kostalos e Seymour 1976, Rossi e Fano 1979, Bueler 1984), di fecondità (Graça 1990), e di accrescimento (Lawson et al. 1984) sono stati riportati per i detritivori che si nutrono su materiale fogliare non condizionato rispetto a controlli che si alimentano su foglie condizionate. Queste osservazioni supportano l'ipotesi che il condizionamento microbico è un fattore importante nella regolazione delle strategie alimentari dei detritivori.

La scelta alimentare può essere dovuta a più fattori che non necessariamente si escludono a vicenda. (1) Innanzitutto gli animali potrebbero rivolgersi alla microflora come effettiva risorsa alimentare piuttosto che alla matrice fogliare a cui questa è attaccata e che risulta povera dal punto di vista nutrizionale; (2) gli enzimi dei funghi rompono i componenti della complessa struttura fogliare riducendola in frammenti più piccoli che sono più facilmente assimilabili dai detritivori; (3) gli enzimi microbici ingeriti insieme al materiale

fogliare rimangono attivi nell'intestino degli shredder, aiutando la digestione del materiale fogliare; (4) gli enzimi fungini sono coinvolti nell'eliminazione di sostanze allelochimiche prodotte dalle piante che interferiscono con la digestione dei detritivori.

I detritivori sono sprovvisti degli enzimi necessari alla completa degradazione dei componenti strutturali delle piante (Monk 1976, 1977, Bjarnov 1972, Martin et al. 1980, Chamier e Willoughby 1986), per cui essi difficilmente possono ottenere direttamente energia dai tessuti fogliari. Inoltre, il detrito vegetale è povero di azoto (Mattson 1980) che può essere un fattore limitante negli ecosistemi acquatici. Questo implica che i detritivori potrebbero per esigenza nutrizionale cercare selettivamente materiale ricco di proteine, rappresentato dai funghi e dai batteri che colonizzano il detrito. In effetti, il condizionamento microbico incrementa in modo significativo il contenuto di azoto sulle foglie (Bueler 1984, Suberkropp e Arsuffi 1984, Butler e Suberkropp 1986).

Non c'è dubbio che le foglie possano essere utilizzate come risorse alimentari da alcuni shredder, è stato dimostrato che le foglie incondizionate sono assimilate da *Pteronarcys proteus* (Golladay et al. 1983) e da due specie di gammaridi (Bärlocher e Kendrick 1973a, Willoughby e Sutcliffe 1976, Sutcliffe et al. 1981). Tuttavia vi sono diverse evidenze sperimentali del fatto che il valore nutritivo dei funghi, in termini della loro capacità di promuovere accrescimento e sopravvivenza è più alto di quello dei tessuti fogliari sterili. Bärlocher e Kendrick (1975a) riportano che l'anfipode *Gammarus pseudolimnaeus* assimila più efficientemente i funghi (43-76% peso secco, 73-96% proteine e il 68-83% dell'energia del cibo offerto) rispetto alle foglie (10% peso secco, 14-18% proteine e il 17-19% dell'energia). Rossi e Fano (1979) osservano che gli isopodi *Asellus aquaticus* e *Proasellus coxalis* non sopravvivono quando hanno a disposizione come risorsa alimentare solo detrito vegetale sterile, ma che il loro tasso di sopravvivenza e di accrescimento è relativamente elevato quando si nutrono di micelio fungino. Osservazioni simili sono state riportate per gli anfipodi *Hyaella azteca* (Hargrave 1970), e *Gammarus minus* (Kostallos e Seymour 1976).

Arsuffi e Suberkropp (1988) hanno osservato che quando vengono fatti crescere in un mezzo ricco di carboidrati i funghi utilizzano questi come fonte di energia e non producono enzimi che decompongono la matrice fogliare, nel controllo senza l'aggiunta dei carboidrati, i funghi producono enzimi provocando la lacerazione del substrato fogliare; in un esperimento di selezione del cibo, larve di *Psychoglypha* sp. (Tricoptera) selezionano

substrati con un'elevata biomassa fungina, invece di foglie condizionate, evidenziando in tal modo che si nutrono selettivamente di funghi.

Diversi autori hanno suggerito che la biomassa fungina non sia presente sul detrito vegetale in concentrazioni sufficienti per soddisfare pienamente le esigenze di energia, di carbonio e di azoto degli animali che si nutrono di detrito (Bärlocher e Kendrick 1981, Lawson et al. 1984, Findlay et al. 1986a, b). In effetti, non ci sono molte stime della quantità di biomassa fungina associata con le foglie in decomposizione, soprattutto negli studi dove i tassi di accrescimento e di assimilazione degli shredder sono stati determinati. Inoltre bisogna considerare che i livelli massimi di biomassa fungina osservabili sul substrato fogliare possono variare in funzione delle caratteristiche chimiche dell'acqua e delle specie fogliari (Rosset et al. 1982, Suberkropp 1991).

Le stime della biomassa fungina basate sulla determinazione microscopica del biovolume delle ife che colonizzano il substrato fogliare variano dall'1 al 5% della massa detritica (Bärlocher e Kendrick 1981, Findlay e Arsuffi 1989). Se l'ATP delle foglie colonizzate in ambienti acquatici è convertito interamente in biomassa fungina le stime possono raggiungere il 10 – 12% della massa fogliare (Rosset et al. 1982, Lawson et al. 1984). Stime analoghe sono ottenute attraverso le misure delle concentrazioni di ergosterolo associate con le foglie in decomposizione nei corpi d'acqua (Gessner e Chauvet 1990).

Se la biomassa fungina non è presente in quantità sufficienti a soddisfare le esigenze dei detritivori allora il condizionamento microbico deve migliorare la qualità trofica del detrito vegetale in altri modi. Sono stati proposti diversi meccanismi: la degradazione, operata dall'attività enzimatica fungina, dei polimeri strutturali della matrice vegetale in forme più digeribili per gli animali; la prolungata attività degli enzimi litici fungini nei tratti digestivi dei detritivori, la neutralizzazione da parte degli enzimi fungini di sostanze chimiche che interferiscono con l'alimentazione dei detritivori.

In effetti, i risultati appena menzionati sembrano enfatizzare il ruolo dei funghi come modificatori del substrato vegetale piuttosto che come risorsa alimentare. Infatti, la palatabilità delle foglie può essere sperimentalmente intensificata attraverso l'idrolisi chimica o enzimatica in assenza di funghi (Bärlocher e Kendrick (1975b).

È stato dimostrato che alcuni enzimi fungini continuano ad essere attivi dopo l'ingestione del fungo all'interno dell'intestino di animali come *Gammarus fossarum*

(Anfipoda) (Bärlocher 1982), *Pteronarcys proteus* (Plecoptera) (Sinsabaugh et al. 1985), *Gammarus tigrinus* (Anfipoda) e *Hydropsyche betteni* (Tricotera) (Bärlocher e Porter 1986).

Arsuffi e Suberkropp (1984) osservano che foglie condizionate da differenti specie di funghi per differenti periodi di tempo diventano appetibili solo dopo la rilevazione dell'attività della pectinasi nel mezzo di coltura. Questo suggerisce che o i detritivori fanno affidamento sull'attività enzimatica dei funghi per utilizzare il materiale fogliare o fanno uso di enzimi propri.

Sostanze come tannini, altri polifenoli, terpenoidi comuni nei tessuti vegetali hanno proprietà antinutrizionali poiché interferiscono con la disponibilità di azoto legando le proteine (inclusi gli enzimi digestivi nell'intestino degli animali) e rallentano la digestione (Mattson 1980, Bernays 1981). Alcune di queste sostanze sono presenti nel detrito vegetale e inibiscono la sua utilizzazione da parte dei detritivori (Valelia et al. 1979, Middleton 1984). Bärlocher (1982) dimostra che estratti intestinali di *Gammarus fossarum* (Anfipoda) rilasciano sostanze riducenti dalle foglie di ontano solo dopo la rimozione dei fenoli solubili dalle foglie. Le foglie subito dopo l'abscissione sono probabilmente ricche di queste sostanze che possono essere neutralizzate dagli enzimi dei funghi (Martin 1979). La presenza di queste sostanze sembra spiegare il ritardo osservato nella colonizzazione microfungina del detrito fogliare fresco rispetto a quello secco (Bärlocher 1990, 1992). Le foglie fresche mantengono per un tempo più lungo intatta la loro struttura e rilasciano in acqua una quantità maggiore di sostanze solubili che possono avere un effetto inibitorio anche sui funghi.

La performance degli shredder sulle diete di micelio fungino è stata trovata essere migliore (Cargill e Lowry 1985, Arsuffi e Suberkropp 1988), simile (Kostallos e Seymour 1976), o peggiore (Marcus e Willoughby 1978, Sutcliffe et al. 1981) rispetto alla loro performance su diete di foglie condizionate. Questo mette in evidenza la natura complessa delle interazioni tra funghi e shredder e indica che vari fattori possono rendere difficoltosa l'interpretazione dei risultati.

Vi sono evidenze sperimentali a supporto di entrambe le ipotesi e probabilmente l'importanza di ciascun meccanismo varia tra i detritivori. I detritivori possono ottenere nutrimento sia dalle foglie in decomposizione sia dai microrganismi associati, in particolare i funghi, il contributo relativo di ciascuna di queste due componenti all'assimilazione totale

dei detritivori può variare ed è sicuramente influenzato dallo stadio del condizionamento, dalle specie fungine che colonizzano il substrato e dagli adattamenti digestivi degli invertebrati.

CAPACITÀ DEI DETRITIVORI DI SELEZIONE TRA I FUNGHI

Studi hanno dimostrato che i detritivori mostrano preferenze per alcuni tipi di foglie (Bärlocher e Kendrick 1973b, Herst 1982) e per funghi specifici presenti sulle foglie in decomposizione (Suberkropp et al. 1983, Arsuffi e Suberkropp 1984, 1985) suggerendo che funghi e foglie possono avere differenti valori nutrizionali per i detritivori. Tra questi due fattori le specie fungine sembrano avere la maggiore influenza sull'appetibilità del detrito, le preferenze dei detritivori per uno specifico substrato fogliare variano in funzione dei funghi che lo colonizzano, inoltre la crescita e la sopravvivenza degli shredder variano in modo significativo in funzione delle specie fungine presenti nella dieta (Bärlocher e Kendrick 1973a, Rossi e Fano 1979, Arsuffi e Suberkropp 1986). Questi risultati suggeriscono che i funghi possono differire considerevolmente nella loro qualità alimentare per anfipodi, isopodi e tricotteri (Arsuffi e Suberkropp 1986).

La maggior parte degli shredder testati ha un'elevata preferenza per i funghi: *Heliscus lugdunensis*, *Anguillospora longissima* e in particolar modo *Tricladium angulatum* (Suberkropp e Arsuffi 1984, Arsuffi e Suberkropp 1986, 1989, Graça 1993). Al contrario, *Lemnoniera aquatica* risulta poco appetibile per *Psychoglypha* sp., *Hesperophylax magnus*, *Asellus aquaticus* e *Gammarus pulex* (Arsuffi e Suberkropp, Graça 1993). Inoltre *Asellus aquaticus* e *Gammarus pulex* esibiscono una scarsa performance di accrescimento quando si nutrono su micelio puro di *L. aquatica* (Macus e Willoughby 1978, Sutcliffe et al. 1981).

Gli shredder dell'ordine Tricottera possono distinguere e selezionare alcune specie fungine quando viene loro offerta la possibilità di scegliere tra foglie colonizzate da funghi differenti. In un confronto tra dieci specie fungine, Suberkropp et al. (1983) osservano che tutti i funghi crescono bene su foglie di pioppo, ma conferiscono una diversa palatabilità. Le foglie possono rimanere non appetibili anche quando sono colonizzate da funghi che esibiscono un alto tasso di crescita e una elevata capacità di degradazione. Per esempio le foglie di cerro e di pioppo restano inappetibili per le larve di Tricottera quando sono colonizzate da *Lemnoniera aquatica* che cresce bene su entrambi i tipi di substrato fogliare (Suberkropp et al. 1983, Butler e Suberkropp 1986). Allo stesso modo, foglie di acero

rimangono inappetibili per *Gammarus pseudolimnaeus* quando sono colonizzate da *T. marchalianum* che determina un incremento del contenuto di proteine più alto di molti altri funghi che risultano essere più appetibili (Bärlocher e Kendrick 1973b).

Diversi studi hanno fallito nel tentativo di trovare correlazioni tra le preferenze degli invertebrati e indicatori di biomassa e di attività fungina (Arsuffi e Suberkropp 1984, Butler e Suberkropp 1986, Friberg e Jacobsen 1994, Graça et al. 1994). Ci sono almeno due possibili spiegazioni: (1) le specie di invertebrati possono differire nelle loro richieste nutritive, e uno studio più diretto, basato sull'analisi della loro fisiologia nutrizionale, è necessario per rivelare le connessioni tra la qualità del cibo e la sua selezione; (2) la selezione del cibo non è determinata esclusivamente dalle concentrazioni di macronutrienti, ma anche da sostanze specifiche prodotte dai funghi che possono attirare o respingere gli animali.

Le preferenze potrebbero essere dovute a sostanze prodotte dai funghi che agiscono come stimolanti o deterrenti dell'alimentazione (Arsuffi e Suberkropp 1989). I funghi differiscono nella capacità di sintetizzare micronutrienti essenziali per i detritivori. Poche informazioni sono disponibili sui micronutrienti richiesti dai detritivori acquatici, oltre all'azoto, il tessuto fungino è una buona fonte di nutrienti come vitamine, amminoacidi e steroli i quali sono presenti in quantità sufficiente per soddisfare le richieste di molti consumatori (Martin 1979). Cargill et al. (1985a) dimostrano che i lipidi, soprattutto gli acidi grassi insaturi a 18 e 20 atomi di carbonio, oltre agli acidi liberi e ai trigliceridi, agiscono come stimolanti trofici per diverse specie di tricotteri. Tuttavia non sono state effettuate comparazioni dirette sull'appetibilità di lipidi estratti da differenti funghi, per cui non è possibile sapere con certezza se è questo il meccanismo che consente ai tricotteri di distinguere i vari funghi.

Suberkropp et al. (1983) e Arsuffi e Suberkropp (1989) hanno proposto l'ipotesi che gli ifomiceti acquatici siano in grado di produrre sostanze tossiche come protezione contro l'attività dei detritivori. La produzione e l'accumulo di composti secondari con effetti tossici è molto diffusa nei funghi, e non c'è ragione per supporre che non esista negli ifomiceti acquatici, questo potrebbe spiegare perché *L. aquatica* è sistematicamente rifiutata dai detritivori. D'altra parte, le preferenze alimentari nei gasteropodi e nei crostacei marini sono state correlate con varie quantità di composti secondari prodotti da differenti specie di alghe

(Steinber 1985).

Come già detto le piante sono capaci di produrre un certo numero di sostanze chimiche come difesa contro gli erbivori, cioè amminoacidi, alcaloidi, terpenoidi, molte di queste sostanze sono polifenoli e possono inibire l'attività trofica dei detritivori. Se i funghi differiscono nella loro abilità di neutralizzare queste sostanze, è possibile che la selezione osservata tra i detritivori sia legata all'eliminazione di questi composti.

Un altro fattore che influenza la palatabilità delle foglie colonizzate dai funghi è la lunghezza del periodo di condizionamento. La palatabilità delle foglie di pioppo aumenta man mano che i funghi crescono e modificano le foglie (Arsuffi e Suberkropp 1984). Poiché i funghi crescono a differenti tassi, e i loro tassi di crescita sono influenzati da numerosi fattori inclusi le specie fogliari, la temperatura e le concentrazioni di nutrienti presenti nell'acqua in cui le foglie sono immerse, cambiamenti di questi fattori possono influenzare il tempo richiesto alle foglie per raggiungere la massima palatabilità.

Gli shredder differiscono nelle loro scelte alimentari, pochi lavori hanno cercato di determinare fino a quale livello tassonomico esistano tali differenze. Per i tricoteri, è stato dimostrato che rappresentanti di cinque generi appartenenti a tre famiglie mostrano preferenze simili (Arsuffi e Suberkropp 1984, 1989). Mentre le scelte alimentari dei tricoteri risultano essere differenti da quelle degli anfipodi e dei plecoteri, quando a tutti sono offerte le stessa possibilità di scegliere tra foglie colonizzate da varie specie fungine (Arsuffi e Suberkropp 1989). Due specie di isopodi (*Asellus aquaticus* e *Proasellus coxalis*) mostrano tassi di accrescimento e sopravvivenza differenti in funzione delle specie fungine di cui si nutrono, Rossi e Fano (1979) suggeriscono che questi isopodi potrebbero ripartirsi le risorse trofiche negli ambienti dove popolazioni di entrambe le specie coesistono e che tali differenze possano rappresentare una strategia di ripartizione delle risorse trofiche. Alcuni studi hanno infatti dimostrato che popolazioni di queste specie che vivono in allopatria hanno diete meno diversificate rispetto alle popolazioni che vivono in simpatria (Rossi et al. 1983).

Le parziali ma sostanziali differenze nelle nicchie trofiche di due specie che coesistono rappresentano un meccanismo che mitiga la competizione, la specializzazione trofica è una strategia di isolamento ecologico spesso osservata in specie che co-habitano (Basset e Rossi 1981, Kimura 1980, Rossi et al. 1983). Così non è sorprendente che su un substrato

eterogeneo come i funghi che colonizzano il detrito vegetale, le specie possano evolvere differenti preferenze.

Esistono, in linea generale, due modi con i quali specie simili che vivono insieme possono suddividersi l'habitat. Le specie possono evolvere separatamente e adattarsi a differenti condizioni ambientali; quando esse successivamente si trovano a co-habitare, ciascuna specie si stabilisce nella parte del sito alla quale si è pre-adattata. Le specie possono evolvere sotto pressione competitiva divergendo l'una dall'altra, cosicché ognuna di esse occuperà una parte differente del sito (MacArthur 1972, May 1974).

Allo stesso modo popolazioni appartenenti alla stessa specie possono esibire differenti specializzazioni trofiche in funzione del loro habitat e di competitori potenziali. Tali adattamenti messi in evidenza dalla variazione fenotipica nella performance su differenti diete fungine trovate all'interno di popolazioni di isopodi (Rossi 1985) indicano la presenza all'interno di una popolazione di diversi tipi di genotipi che hanno diverse esigenze trofiche, soddisfatte dalle differenti caratteristiche nutrizionali dei vari funghi (Rossi e Fano 1979).

Una foglia in un fiume rappresenta un mosaico di aree colonizzate dai funghi o patches. I patches possono differire per la composizione della comunità fungina e per lo stadio di decomposizione. Essi, dunque rappresentano risorse spazialmente eterogenee potenzialmente di qualità differente per i detritivori.

Poiché la composizione in specie della comunità fungina e la durata della colonizzazione fungina influenza la palatabilità delle foglie, aree all'interno di una foglia colonizzate da differenti specie fungine rappresentano verosimilmente "unità di risorsa" di qualità potenziale diversa per gli shredder. Osservazioni in campo indicano che gli shredder sfruttano aree localizzate del detrito fogliare (Bärlocher e Kendrick 1974) e che abbandonano il frammento di foglia prima che sia esaurito (Otto 1981). Queste osservazioni suggeriscono che gli shredder foraggiano tra patches all'interno della foglia e che tutti i patches non sono allo stesso modo palatabili. Se essi possono rilevare e selezionare cibo su differenti aree all'interno di una foglia, allora i patterns di foraggiamento degli shredder sono a grana più grossa di quanto non si pensasse (MacArthur e Levins 1964, MacArthur e Wilson 1967).

La capacità degli shredder di alimentarsi selettivamente suggerisce che le decisioni prese da questi animali possono essere influenzate dalla distribuzione a patch delle risorse trofiche.

È stato dimostrato che la distribuzione a patch delle risorse influenza il foraggiamento degli animali in altri ambienti (Pyke et al. 1977).

DUE ARGOMENTI POCO ESAMINATI: LA LOCALIZZAZIONE DEL CIBO E L'IMPORTANZA DEI FUNGHI CHE NON APPARTENGONO AL GRUPPO DEGLI IFOMICETI ACQUATICI

Sebbene sia stato ormai da molto tempo riconosciuto che il materiale alloctono è una fonte significativa di energia per molti sistemi acquatici, ci sono ancora molte lacune nelle conoscenze dei processi chiave nel trasferimento di energia dal detrito agli animali. Ad esempio, come i detritivori localizzano il cibo? E qual è l'importanza dei funghi diversi dagli ifomiceti acquatici nella decomposizione del substrato vegetale?

Una significativa porzione della biomassa vegetale è costituita di componenti strutturali. Gli ifomiceti acquatici producono enzimi (e.g. pectinasi, emicellulasi e cellulasi) in grado di trasformare gli zuccheri strutturali in carboidrati a catena breve, come maltosio e fruttosio, e acidi carbossilici a catena corta che sono poi assorbiti (Suberkropp e Klug 1980, Chamier e Dixon 1982a, b, Chamier 1985, Sterry et al. 1985). Naturalmente alcuni di questi composti diffondono nella colonna d'acqua e la loro presenza potrebbe essere utilizzata come segnale per la localizzazione di materiale alimentare facilmente digeribile. I detritivori potrebbero aver sviluppato la capacità di "sentire" questi segnali chimici per individuare materiale vegetale in decomposizione.

La presenza di chemiorecettori per acidi carbossilici e per zuccheri a basso peso molecolare, che potenzialmente possono essere rilasciati da materiale in decomposizione, è stata dimostrata in un certo numero di gasteropodi sottoponendo gli animali a gradienti di concentrazione di questi composti (Thomas 1986, Daldorph e Thomas 1988). È stato osservato che *Biomphalaria glabrata* è in grado di captare maltosio anche quando è presente a basse concentrazioni (5×10^{-6} M).

Anfipodi e isopodi, gli shredder più comuni negli ambienti acquatici, come tutti gli altri crostacei, possiedono chemiorecettori sul primo paio di antenne, e vi sono evidenze del fatto che composti a basso peso molecolare, come acidi organici, nucleotidi e zuccheri possono agire come stimolanti durante il foraggiamento (Zimmer-Faust 1989). Infatti, l'alimentazione in *Gammarus pulex* e *Asellus aquaticus* è intensificata dal pre-trattamento di dischi fogliari con una soluzione di zucchero, suggerendo che gli animali possono essere in grado di

rispondere a questi stimoli chimici (Graça 1990).

Gli ifomiceti acquatici sono considerati il gruppo microbico più importante nella degradazione della materia organica negli ambienti acquatici, ma anche altri funghi come *Alternaria* sp., *Cladosporium* sp., *Penicillium* sp., *Tricoderma* sp., *Pythium* sp., *Saprolegnia* sp. e *Epicoccum* sp. sono stati osservati su detrito in ambienti acquatici (Kaushik e Hynes 1968, Willoughby 1974, Park 1980, Godfrey 1988).

È stato suggerito che la dominanza degli ifomiceti acquatici sia dovuta alla loro capacità di rimanere attivi a basse temperature fino ad un minimo di 5 °C (Bärlocher e Kendrick 1974). Questo rilancia la questione del ruolo degli altri funghi nella decomposizione del detrito nelle regioni calde.

Inoltre sebbene gli ifomiceti acquatici siano stati riportati in diverse regioni geografiche la loro predominanza sul detrito acquatico potrebbe semplicemente riflettere le tecniche utilizzate per l'isolamento (Padget 1976, Shridhar e Kaveriappa 1988, Chandrashekar et al. 1989, Thomas et al. 1989, Chergui 1990).

In uno studio sulla microflora nel fiume Wallen (Inghilterra centrale), Graça (1990) trova ifomiceti acquatici associati con la decomposizione fogliare, usando il metodo descritto da Shearer e Webster (1985a, c), ma quando è utilizzata la tecnica dell'isolamento su piastre di agar altri funghi vengono trovati associati alle stesse foglie.

Altri studi sulla microflora acquatica hanno rilevato comunità fungine molto diverse associate con le foglie in decomposizione.

EFFETTI DEGLI SHREDDER SUI FUNGHI

Poche informazioni sono disponibili relativamente all'effetto del *grazing* degli shredder sulla comunità microfungina. È noto che i funghi che colonizzano il detrito influenzano l'attività trofica degli shredder, ma pochi studi hanno tentato di esaminare gli effetti di tale attività sulla comunità microbica (Bärlocher 1980, 1982a, Rosset et al. 1982, Suberkropp e Wallace 1992).

Bärlocher (1982) riconosce due gruppi di ifomiceti acquatici, distinguibili per il tempo di sporulazione sul detrito. I funghi "colonizzatori precoci" sporulano in modo diffuso sulla foglia in decomposizione e dominano la comunità microfungina in termini di produzione di spore. Altre specie che sporulano sulle foglie dopo il picco di sporulazione dei "colonizzatori precoci" sono caratterizzati come colonizzatori tardivi, queste specie non diventano mai

abbondanti. L'attività trofica degli shredder influenza questi due gruppi in maniera diversa. Gli shredder agiscono come predatori sui "colonizzatori precoci" (Bärlocher 1982a, b). Bärlocher (1982a) riporta tassi di sporulazione di ifomiceti acquatici più bassi su detrito colonizzato dagli shredder rispetto al detrito su cui questa colonizzazione era esclusa, egli attribuisce tale riduzione al consumo diretto di micelio fungino da parte degli shredder. Al contrario gli shredder agiscono come competitori dei funghi "colonizzatori tardivi" attraverso la riduzione di substrato detritico disponibile alla colonizzazione (Bärlocher 1980).

Comunque, la scala di questi effetti può non essere sufficientemente grande da influenzare la ricchezza in specie fungina di un intero ecosistema acquatico (Suberkropp e Wallace 1992).

Cuffney et al. (1990) osservano che i tassi di decomposizione fogliare sono ridotti in ambienti lotici, quando gli shredder sono rimossi in seguito al trattamento con insetticidi, ma i tassi di respirazione microbica associati alla colonizzazione del substrato fogliare nei fiumi trattati non sono differenti da quelli osservati su detrito in fiumi non trattati.

Contrariamente a quanto osservato in altri studi (Bärlocher 1980, 1982a), Howe e Suberkropp (1994) sostengono che l'attività degli shredder non abbassa i tassi di sporulazione fungina direttamente attraverso il consumo di micelio, né riduce la ricchezza in specie attraverso la competizione per il substrato disponibile. Altri fattori come i periodi di secca estiva e le basse concentrazioni di nutrienti sono responsabili più probabili della attività e della ricchezza in specie della comunità fungina in molti ecosistemi acquatici.

CONSIDERAZIONI CONCLUSIVE

Le interazioni tra microfunghi e detritivori sono dinamiche e complesse, esse hanno un livello di complessità superiore alle convenzionali interazioni preda-predatore in quanto il substrato fogliare su cui i funghi crescono è utilizzato come risorsa alimentare sia da funghi che dai detritivori.

I cambiamenti che subisce il detrito come conseguenza dell'attività microbica influenza il suo utilizzo come risorsa da parte dei detritivori, tuttavia non tutti funghi trasformano il detrito in una risorsa alimentare più appetibile e nutriente. L'incremento della qualità alimentare delle foglie come conseguenza dell'accrescimento microbico e della degradazione dei polimeri della matrice fogliare può essere bilanciata dalla produzione di metaboliti

fungini che inibiscono l'alimentazione. Poiché vi sono sufficienti evidenze del fatto che i funghi variano considerevolmente in appetibilità e qualità alimentare, la composizione in specie della comunità microfungina è fondamentale nel determinare il risultato di queste interazioni. In più i taxa di detritivori differiscono nella loro selettività, nei meccanismi di scelta alimentare e nella loro capacità di assimilare diete differenti. L'attività trofica dei detritivori è inoltre influenzata dallo stadio del condizionamento, dalle caratteristiche del substrato fogliare e dai fattori ambientali durante il condizionamento, per una migliore comprensione delle interazioni tra funghi e detritivori è necessario che queste variabili vengano definite e controllate. Molte delle discrepanze incontrate in letteratura sembrano essere dovute alle differenze nella scelta delle specie fungine e nei metodi usati per condizionare le foglie per un particolare detritivoro.

Gli adattamenti digestivi dei detritivori suggeriscono che molti non sono adatti a digerire materiale fogliare non condizionato, per cui l'attività fungina, cioè l'accrescimento e la trasformazione enzimatica delle foglie in un cibo più digeribile, è necessaria.

L'attività trofica selettiva dei detritivori nei confronti dei funghi altera la composizione della comunità microfungina, come questo si verifica in natura non è ancora chiaro. Fattori come la densità dei detritivori, l'intensità del *grazing* e la quantità del detrito fogliare presente in un corpo d'acqua probabilmente influenzano l'impatto dell'attività trofica dei detritivori sulle popolazioni fungine.

PARTE SPERIMENTALE

3.1 - DESCRIZIONE DEL SITO DI STUDIO

Il Lago di Vico è un lago di origine vulcanica dell'Italia centrale (VT), situato nel versante meridionale dei Monti Cimini e incluso quasi completamente in una Riserva Naturale Regionale dal 1982 (Figura 3.1). I parametri morfometrici del lago sono riportati nella tabella 3.1.

Il lago appartiene al bacino imbrifero del Tevere, essendo connesso con questo fiume attraverso Rio Vicano e quindi il torrente Treia. Il livello dell'acqua è regolato da un emissario (Rio Vicano). I pochi affluenti situati a Nord e a Nord-Est del lago passano attraverso suoli coltivati (Barbanti, 1969). La modesta

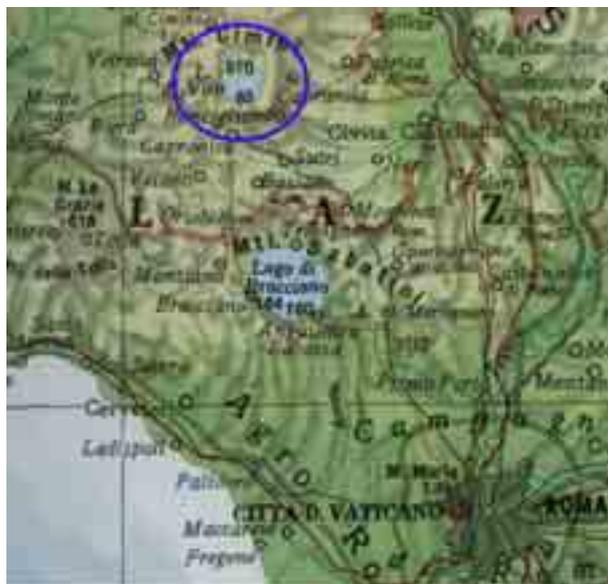


Figura 3.1 Localizzazione geografica del Lago di Vico

vivacità idrologica (portata media dell'emissario = $0.49\text{m}^3/\text{s}$, tempo teorico di turnover totale = 17 anni, Barbanti et al. 1971) che caratterizza il lago lo rende particolarmente suscettibile a cambiamenti della qualità dell'acqua e della produzione fitoplanctonica come conseguenza di carichi esterni di nutrienti. Inoltre, la pronunciata concavità del bacino – $L_1/L_2 = 9.38$, dove L_1 = range di altitudine del bacino emerso, L_2 = range di altitudine del lago; $A_1/A_2 = 2.38$, dove A_1 = area del bacino emerso, A_2 = area del lago; (Carollo et al. 1974) – lascia presupporre una significativa influenza dell'ambiente terrestre limitrofo sull'ecosistema lacustre.

Il lago è passato, negli ultimi 30 anni, da una condizione di oligotrofia (Carollo et al. 1974, Cordella 1981) a una di meso-eutrofia (Dyer 1993, Bazzanti et al. 1994). Nel periodo 1993-95 la concentrazione media annuale di P-PO_4 è stata stimata in $23.6 \mu\text{gP/l}$ con una trasparenza media di 4.85m (Franzoi et al., 1997) (Tabella 3.2).

Il lago di Vico è caratterizzato da una pronunciata stratificazione termica estiva, il termoclino si colloca nella posizione più superficiale (8-10 m) nel mese di luglio e raggiunge la profondità massima di 17-18 m alla fine di novembre (Tonolli 1974). La stratificazione molto pronunciata è probabilmente legata alla morfometria lacustre che si oppone all'azione rimescolatrice del vento, il lago infatti è riparato dalla cerchia di rilievi

che lo circonda praticamente da ogni lato. Il periodo invernale (in particolare da Gennaio a Marzo) è caratterizzato da omotermia con temperatura compresa nell'intervallo 6-6.5°C.

Tabella 3.1 Parametri morfometrici del Lago di Vico (Carollo, 1974)

Elevazione media (s.l.m.)	510 m
Perimetro	16.9 km
Area	12.1 km ²
Indice di sinuosità	1.37
Profondità massima	48.5 m
Profondità media	21.58 m

Tabella 3.2 Concentrazioni di P-PO₄, N-NO₃ ed ossigeno disciolto e valori di trasparenza rilevati nel 1993-95 a differenti profondità nel Lago di Vico (Franzoi 1997).

	Prof.	
Fosforo ortofosfato	1 m	13
	20 m	16
	>40m	37
Azoto nitrico (µg/l)	1 m	92
	20 m	90
	>40m	114
Ossigeno (mg/l)	1 m	8.99
	20 m	6.87
	>40m	4.65
Trasparenza (m)		4.9

La vegetazione del distretto botanico dei M.ti Cimini e del Lago di Vico è una “facies forestale-continentale” determinata da faggeti (*Fagus sylvatica*) intercalati a castagneti (*Castanea sativa*) e cerrete (*Quercus cerris*) (Montelucci, 1976-77). Il bacino di drenaggio del Lago di Vico è un mosaico di habitat che mostra un ampio gradiente di naturalità, passando da zone indisturbate ad aree coltivate o urbanizzate. Le zone a ridotta naturalità sono rappresentate fondamentalmente da coltivazioni di nocciolo (*Corylus avellana*).

La vegetazione all'interfaccia terra/acqua è caratterizzata dalla presenza di grandi elofite quali *Typha angustifolia*, *Schoenoplectus lacustris* e soprattutto *Phragmites australis*.

Il canneto caratterizzato dal dominio di *P. australis* si estende lungo gran parte delle sponde del lago, ad eccezione di quelle antropizzate o troppo acclivi. In alcuni tratti costituisce un continuo con la vegetazione ripariale retrostante, in altri dà luogo a una fascia larga 10-20 m, posta a una distanza dalla riva variabile da 10 a 30 m. Negli ultimi anni a causa dei frequenti tagli e dell'uso indiscriminato di diserbanti, questa cintura a *Phragmites* si sta impoverendo e diradando sensibilmente.

3.2 - MATERIALI E METODI

ANALISI DEL PROCESSO DI DECOMPOSIZIONE E DELLA COLONIZZAZIONE ANIMALE

L'analisi del processo di decomposizione, della colonizzazione della flora microbica e dei macroinvertebrati bentonici è stata condotta nel periodo 1997-1998 in 24 siti di studio (Figura 3.2).

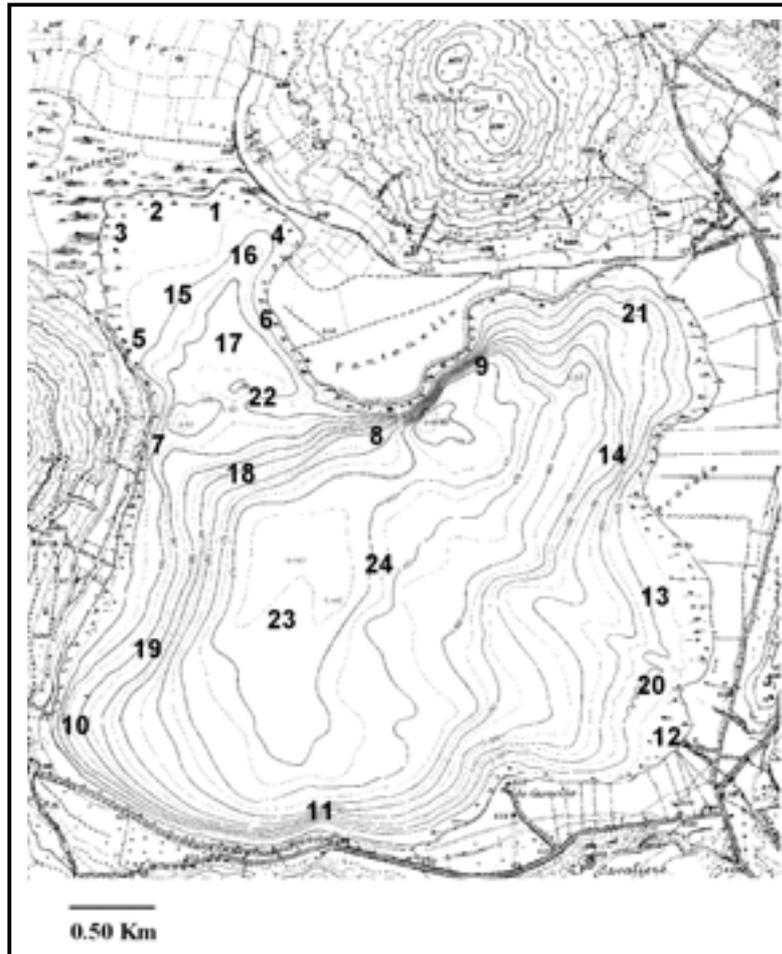


Figura 3.2 Lago di Vico: localizzazione dei siti di studio

I siti sono stati scelti sulla base di una griglia di maglia 400 metri, il numero dei siti e la loro localizzazione sono stati subordinati a criteri di campionamento stratificato e di validità geostatistica. Sono state considerate nella decisione di ubicazione dei siti di studio tutte le possibili fonti di eterogeneità in particolare la profondità, la distanza dalla costa, il contenuto di materia organica dei sedimenti del fondo, e la copertura di vegetazione della fascia ripariale. Va inoltre ricordato che 24 siti costituiscono il numero

minimo di punti per una realizzazione cartografica.

Per seguire la perdita in peso del detrito vegetale è stata utilizzata la tecnica dei pacchi fogliari che, già sperimentata in ambienti d'acqua dolce, si basa sulla simulazione sperimentale degli accumuli di detrito che naturalmente si costituiscono lungo le sponde e sul fondo degli ecosistemi acquatici (Basset e Rossi 1984, Rossi et al. 1987).

Come detrito vegetale è stato utilizzato substrato fogliare di *Phragmites australis* (Cav.) Trin., questa macrofita è molto abbondante lungo la fascia costiera lacustre e quindi di particolare importanza come fonte di detrito per il sistema bentonico del lago.

Phragmites australis appartiene alla famiglia delle graminacee, è caratterizzata da un rizoma orizzontale, con lunghi stoloni (6-10 m), talora epigei e radicanti ai nodi. Possiede un fusto eretto e robusto, foglioso fino all'infiorescenza. Le foglie sono lanceolate e di consistenza cartilaginea, larghe 2-3 cm e lunghe fino a 30-40 cm.

Foglie senescenti di *P. australis* sono state raccolte sul posto nell'autunno 1996 subito prima della naturale abscissione, in laboratorio sono state essiccate all'aria e tagliate in frammenti di circa 10 cm di lunghezza. Sono state usate foglie secche poiché rappresentano per questo tipo di studio il substrato più adatto, è stato infatti dimostrato che le foglie fresche contengono sostanze in grado di inibire la colonizzazione da parte dei microrganismi e degli invertebrati e quindi il processo di decomposizione (Middleton 1984, Bärlocher 1990, 1992).

Gli esperimenti relativi allo studio del processo di decomposizione sono stati condotti in due fasi sperimentali: una nel periodo gennaio-marzo 1997, l'altra nel periodo maggio-luglio 1997. Durante ciascuna fase sperimentale, per ogni sito di studio sono stati predisposti 2 set di campioni per misurare l'azione separata dei macrodetritivori e dei funghi imperfetti; sono stati pesati 48 pacchi fogliari di 1.5 ± 0.005 g (peso secco a 60°C), 18 di questi sono stati rivestiti con una rete a maglia stretta (0.4×10^{-3} cm²) per impedire la colonizzazione dei macrodetritivori bentonici e per valutare la perdita in peso dovuta esclusivamente all'attività microbica (pacchi fogliari protetti). I restanti pacchi fogliari sono stati rivestiti da una rete a maglia grossa (5mm) che pur impedendo la perdita di frammenti di detrito, non limitava l'accesso degli organismi colonizzatori (pacchi fogliari non protetti). In totale sono stati utilizzati 48 pacchi fogliari x 24 (siti) x 2 (fasi di campionamento) = 2304 pacchi fogliari.

In ogni sito i pacchi fogliari sono stati opportunamente zavorrati sul fondo e sono stati prelevati (5 non protetti e 3 protetti per data di campionamento in ogni sito) periodicamente (10°, 20°, 50°, 60°, 70°, 80° giorno) fino al 80° giorno di immersione nel campionamento invernale (gennaio-marzo) dell'esperimento e (10°, 20°, 30°, 35°, 40° giorno) fino al 40° giorno di immersione in quello estivo (maggio-luglio).

Al momento della raccolta, i pacchi di foglie e gli animali associati sono stati messi in singole buste di polietilene per il trasporto in laboratorio.

Da ogni pacco prelevato è stata separata la componente animale e gli invertebrati rinvenuti sono stati identificati al massimo approfondimento tassonomico possibile e successivamente enumerati. Di ogni taxon animale sono stati determinati il peso secco (a 60 °C per 72 h) e il contenuto in ceneri dopo combustione in muffola per 3 h a 800°C. Con lo stesso procedimento è stata determinata la perdita in peso al netto delle ceneri (AFDW) del materiale fogliare rimasto.

DETERMINAZIONE DEL CARBONIO ORGANICO NEI SEDIMENTI E DEI PARAMETRI DELLA COLONNA D'ACQUA

I campioni di sedimento raccolti in ciascun sito durante ogni campionamento sono stati separati mediante setaccio a maglia 1 mm nelle due frazioni granulometriche $x > 1\text{mm}$ e $x < 1\text{mm}$. Successivamente è stato determinato il peso secco (60°C per 72 h) ed il contenuto in ceneri delle frazioni di sedimento per incenerimento in muffola (800°C per 3h). La frazione di sostanza organica presente nei campioni con taglia maggiore di 1 mm sarà indicata come Coarse Particulate Organic Matter (CPOM), quella nei campioni con taglia minore di 1 mm come Fine Particulate Matter (FPOM). Per una data di campionamento (ultima del periodo estivo) dai campioni di sedimento di ogni sito è stato estratto l'ergosterolo per quantificare la biomassa fungina presente in ogni sito.

In ogni sito e per ciascuna data di campionamento sono stati inoltre determinati, mediante strumentazione da campo, i valori di ossigeno disciolto (Mettler-Toledo M0128), temperatura (Mettler-Toledo M0128) e pH (Delta-OHM HD8705) dell'acqua.

ANALISI DELLA COLONIZZAZIONE MICROBICA

Determinazione della richiesta di ossigeno della comunità microbica sul substrato fogliare. La richiesta di ossigeno del detrito fogliare è stata determinata durante ogni campionamento su frammenti fogliari prelevati da un pacco protetto e uno non protetto

recuperati da ciascun sito di campionamento. I frammenti fogliari dopo essere stati delicatamente risciacquati, allo scopo di rimuovere sedimento e animali, e legati a un filo sono stati inseriti in bottiglie Winkler riempite con acqua del sito di studio precedentemente sterilizzata per filtrazione e saturata di O₂. Alla stessa maniera sono state predisposte delle bottiglie di controllo che non contenevano alcun frammento fogliare. Tutte le bottiglie sono state incubate al buio per 3 h alla temperatura media registrata sul campo. Successivamente la quantità di ossigeno disciolto presente in ciascuna bottiglia è stata determinata mediante il metodo iodometrico o di Winkler. Per evitare interferenza chimica con i reagenti di Winkler i frammenti fogliari sono stati rimossi dalle bottiglie, tirandoli per il filo a cui erano appesi, subito prima della fissazione dell'ossigeno. La quantità di ossigeno consumato dal detrito fogliare è stata determinata per differenza con il contenuto di ossigeno delle bottiglie controllo ed è stato riferito all'unità di AFDM (massa secca libera da ceneri) fogliare.

ISOLAMENTO DEI MICROFUNGHI CHE COLONIZZANO IL SUBSTRATO FOGLIARE.

Per uno studio particolareggiato dei colonizzatori microfungini del substrato fogliare, sono stati selezionati 9 dei 24 siti di studio. La scelta è stata effettuata tenendo in considerazione tutte le possibili fonti di eterogeneità ambientale: profondità, distanza dalla costa, contenuto di materia organica dei sedimenti del fondo, temperatura, valori di ossigeno disciolto, pH.

L'isolamento dei microfunghi è stato effettuato su un pacco fogliare protetto e uno non protetto dalla colonizzazione dei macroinvertebrati prelevati dopo il 40° giorno di immersione nel periodo estivo. E' stata utilizzata la tecnica di isolamento per diluizione come proposto in letteratura da Rossi et al. (1983b): il pacco fogliare è stato tagliato in pezzi lunghi circa 1 cm ed è stato immerso in una beuta contenente 100 ml di acqua del posto, sterilizzata per filtrazione. Dopo aver agitato per 20 minuti da ciascuna beuta sono stati prelevati due subcampioni di sospensione da 0.5 ml che sono stati passati su due piastre Petri contenenti terreno solido di malto-agar acidificato con acido lattico allo scopo di inibire la crescita dei batteri e dei lieviti.

Sono state inoculate in totale 9(siti) x 2 (condizioni) x 2 (repliche) = 36 piastre Petri. Le piastre sono state incubate alla temperatura media registrata sul posto al momento del campionamento. I frammenti fogliari utilizzati per l'isolamento sono stati recuperati e di

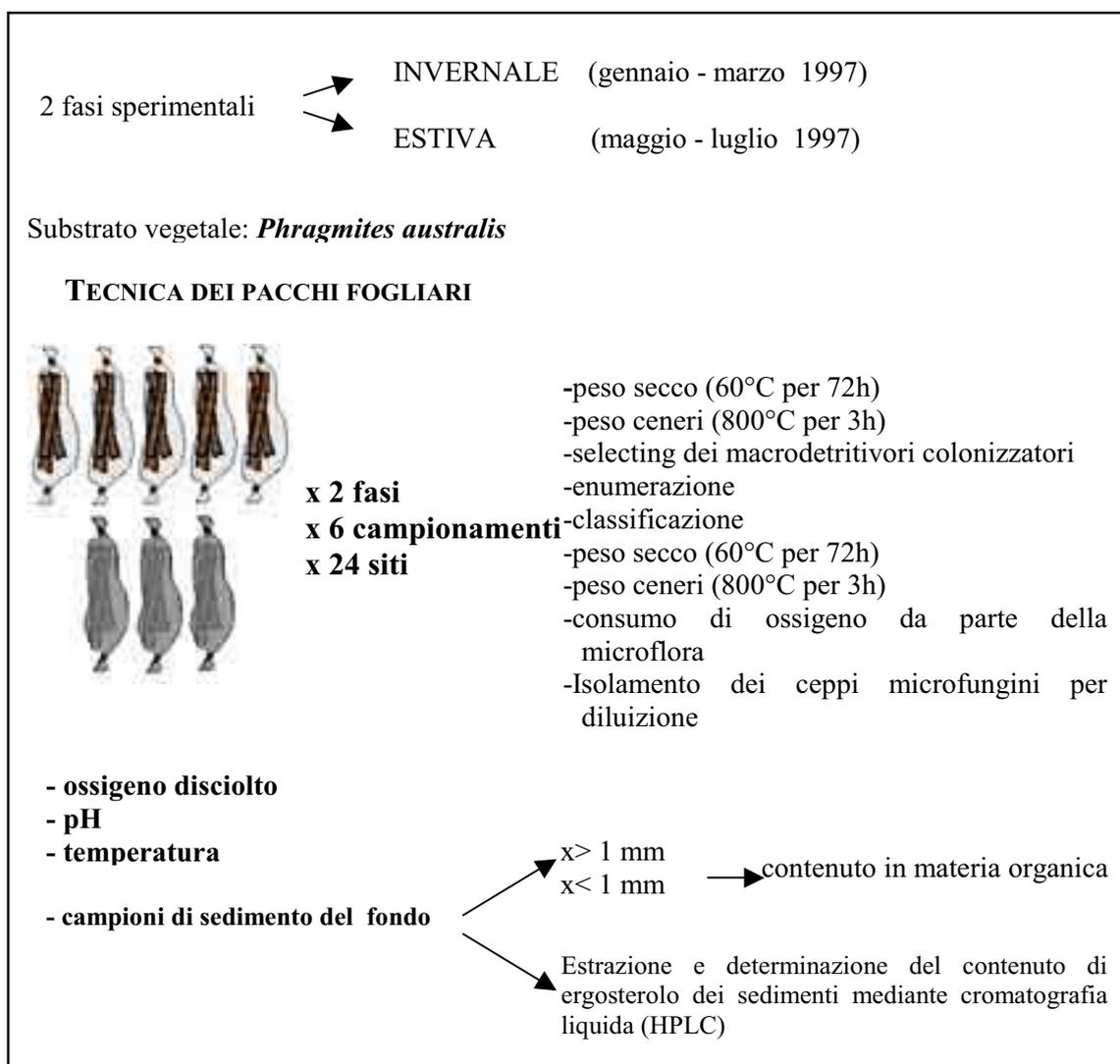
ciascun campione è stato determinato il peso secco (a 60 °C per 72 h) e il contenuto in ceneri (3 h a 800°C).

Lo sviluppo delle colonie microfungine è stato seguito nel tempo e il loro numero è stato registrato quotidianamente sino al decimo giorno, quando tutte le specie microfungine presenti in ciascuna piastra sono state isolate e identificate a livello di specie.

DETERMINAZIONE DELLA BIOMASSA FUNGINA ASSOCIATA AI SEDIMENTI DEL FONDO LACUSTRE.

L'ergosterolo è stato usato come indice molecolare della massa fungina (Newell et al. 1988; Gessner and Schwoerbel, 1991; Gessner et al. 1991; Gessner e Chauvet, 1993; Suberkropp et al. 1993; Anderson et al. 1994) presente nei sedimenti del fondo. Questo sterolo presente principalmente a livello della membrana, è un costituente cellulare esclusivo del regno dei funghi. Data la specificità dell'ergosterolo, la sua concentrazione in un particolare detrito può essere utilizzata per stimare la biomassa di microfunghi ad esso associata. Infatti, la concentrazione di ergosterolo consente di risalire direttamente alla quantità di biomassa fungina presente attraverso un fattore di conversione ($f=1/5.5 \times 1000$; Gessner e Chauvet, 1993). L'ergosterolo è stato estratto e quantificato utilizzando la tecnica per riflusso in metanolo (Newell et al. 1988). Da ciascun sito sono stati prelevati 5 campioni di sedimento (5 g peso fresco) 2 dei quali sono stati immediatamente immersi in metanolo assoluto (5 ml) e successivamente conservati al buio e alla temperatura di -20°C. Degli altri tre campioni è stato determinato il peso secco (a 60 °C per 72 h) e il contenuto in ceneri (3 h a 800°C). L'estrazione è stata effettuata, entro una settimana dal prelievo, per riflusso in metanolo assoluto per 2h alla temperatura di 80°C (Newell et al. 1988); per ridurre il rischio di ossidazione della molecola è stato utilizzato un antiossidante il BHT (butylated hydroxytoluene) (0.005%) (Gessner et al. 1991). Dopo aver rimosso il campione (centrifugazione 3000 rpm per 10 minuti), è stata aggiunta all'estratto una soluzione alcolica di KOH (2 molare in etanolo 96%) e il riflusso è stato continuato per altri 30 minuti. La saponificazione è stata terminata mediante l'aggiunta all'estratto alcolico di 1ml di acqua distillata. L'ergosterolo è stato rimosso dalla base alcolica per ripartizione in pentano. Il pentano viene aggiunto all'estratto e viene poi recuperato dopo aver agitato energicamente per 1 minuto. Tre successive addizioni di pentano (10ml, 5ml, 5ml) sono state effettuate, le tre frazioni di pentano recuperate sono state unite e il pentano è stato eliminato per

evaporazione a 30°C sotto flusso di azoto. L'ergosterolo portato a secco è stato sciolto in 1 ml di metanolo. 20 µl di estratto di ciascun campione sono stati iniettati in un Waters HPLC system: consistente di una pompa Waters 600 e di uno spettrofotometro Waters 996 che per questa analisi era settato a 280.5nm di lunghezza d'onda. La colonna utilizzata è una reversed-phase µBondapak C18 (3.9 x 150 mm), come eluente isocratico è stata utilizzata una miscela di metanolo-acqua (95:5); a un flusso di 1 ml/min l'ergosterolo eluiva a 8 minuti. L'analisi dello spettro di ciascun picco ha complementato l'identificazione del picco cromatografico dell'ergosterolo. La quantità di ergosterolo è stata derivata a partire dalle aree dei picchi relativi mediante retta di taratura costruita estraendo quantità note di ergosterolo standard.



Schema sperimentale riassuntivo

ANALISI DEI DATI

Tutti i dati prima dell'analisi statistica sono stati testati per l'omogeneità (Cochran test), e qualora necessario sono stati log-transformati o arcseno-transformati.

La fitness con i due classici modelli di decomposizione (Carpenter 1982) è stata determinata attraverso l'analisi di regressione tra l'AFDM del detrito rimasta e il tempo.

È stato utilizzato il modello esponenziale (1) (Olson 1963):

$$M_t = M_0 e^{-Kt} \quad (1)$$

Dove M_0 è la massa fogliare iniziale, M_t è AFDM rimasta al tempo t (in giorni) e K è il coefficiente di decomposizione espresso in giorni^{-1} .

L'equazione esponenziale semplice assume che una frazione costante K dell'intera massa di detrito si decompone nell'unità di tempo. A partire dall'equazione (1) è possibile ricavare il tempo di emivita (cioè il tempo necessario perché la massa fogliare di canna si riduca al 50% della sua AFDM iniziale) come $t_{172} = \ln 2/K$.

È stato inoltre utilizzato il modello esponenziale composto (2):

$$M_t = L e^{-K_L t} + R e^{-K_R t} \quad (2)$$

dove R è la frazione di detrito refrattaria alla decomposizione e L è la restante frazione labile. Le porzioni labile e refrattaria non sono interconvertibili durante il processo di decomposizione. Frazioni costanti K_r e K_l delle porzioni refrattaria e labile rispettivamente, decadono in ogni unità di tempo.

96 curve di perdita di massa nel tempo (24 siti x 2 trattamenti x 2 stagioni) sono state tracciate seguendo il modello che meglio si adattava ai dati raccolti.

Nel calcolo della diversità in specie delle comunità di invertebrati e microfungine è stato utilizzato l'indice di Shannon Weaver:

$$H_s = \sum_{i=1}^s \frac{n_i}{N} \ln \left(\frac{n_i}{N} \right)$$

dove n_i è il numero di individui della specie i -esima, N è il numero totale di individui, s è il numero di specie della comunità.

ANALISI SPAZIALE DEI DATI

Mappe e geostatistica L'eterogeneità spaziale delle variabili studiate è stata analizzata attraverso tecniche geostatistiche.

La Geostatistica (Matheron, 1963) fornisce un insieme di tecniche probabilistiche con l'obiettivo di:

- ricercare un modello che riesca a descrivere la dipendenza spaziale tra valori osservati;
- usare questo modello per stimare i valori della variabile spaziale in localizzazioni non campionate, con un errore che descriva l'incertezza di tale stima;
- usare questa informazione per effettuare decisioni.

L'analisi procede attraverso le seguenti fasi:

- descrizione del fenomeno: calcolo di media, varianza, coefficiente di variazione, istogramma;
- stima di una misura opportuna (semivariogramma) per identificare la correlazione spaziale ;
- ricerca di un modello teorico che riesca a descrivere la correlazione spaziale;
- costruzione di diagrammi di dispersione per identificare eventuali valori anomali che inficiano la stima della correlazione spaziale;
- stima della variabile spaziale in localizzazioni non campionate (in cui il valore della variabile spaziale non è noto) attraverso un metodo di interpolazione stocastica (kriging) con una stima dell'errore associato al valore stimato;
- costruzione di mappe che visualizzano il comportamento della variabile spaziale sull'intero dominio oggetto di studio.

La Geostatistica non "crea" nuovi dati, ma rappresenta semplicemente un insieme di metodi per analizzare informazioni di tipo spaziale: perciò essa si conformerà tanto più alla realtà, quanto più i dati rappresenteranno un'immagine fedele della realtà stessa.

Molti fenomeni naturali cambiano nel tempo e nello spazio, la maggior parte di essi è caratterizzata dalla presenza di variabili che interagiscono in maniera molto complessa: queste variabili inducono a pensare che certi comportamenti siano, in qualche modo, casuali.

La teoria dei modelli stocastici riconosce questa componente di incertezza e, anche se il termine aleatorio denota qualcosa di imprevedibile, l'approccio probabilistico è in grado, di

affrontare il problema della stima dei valori incogniti e determinare l'accuratezza di tale stima.

I fenomeni suddetti possono essere descritti utilizzando il concetto di variabile aleatoria (Posa, 1995), la totalità delle variabili aleatorie costituisce il processo stocastico.

Il problema è quello di stimare il valore di una grandezza in un punto in cui non è possibile effettuare misurazioni. Per raggiungere tale obiettivo, si farà uso delle osservazioni disponibili nei punti sperimentali, e assumendo l'esistenza di una relazione tra valori osservati e incogniti, si costruirà un modello che consentirà di estrapolare in localizzazioni in cui non è stata effettuata alcuna misurazione.

Il modello più semplice (comunemente chiamato procedura a zone) consiste nel suddividere il dominio in esame in un numero più o meno grande di sottoinsiemi disgiunti, in ognuno dei quali i parametri in esame vengono considerati uniformi.

Una seconda possibilità consiste nell'adattare una funzione matematica alla superficie (nel caso bidimensionale) dei valori osservati tuttavia, anche questo modello non tiene conto delle fluttuazioni della variabile osservata ed, in modo particolare, della correlazione spaziale.

Molte variabili spaziali che presentano fluttuazioni significative su piccola scala ad un esame più attento non mostrano un comportamento completamente caotico. Ci sono zone dove i valori osservati sono più elevati rispetto ad altre zone che mostrano valori relativamente inferiori.

La denominazione variabile regionalizzata è stata attribuita da Matheron (1971) a tali variabili spaziali per enfatizzare la loro particolare natura descritta da due aspetti tra loro complementari:

- un aspetto casuale, che tiene conto di irregolarità locali presentate dal fenomeno;
- un aspetto strutturale che riflette le caratteristiche globali dello stesso fenomeno.

Il modello fondamentale per una variabile regionalizzata $Z(u)$, osservata nella localizzazione u , può quindi essere scritto nel modo seguente:

$$Z(u) = m(u) + Y(u)$$

Questo modello probabilistico assume che la componente casuale sia descritta da $Y(u)$ e quella strutturale da $m(u)$; quest'ultima componente viene chiamata *trend*.

Quindi, se la componente casuale fosse assente, il fenomeno potrebbe essere descritto dal solo *trend* ed essere rappresentato da una funzione matematica.

La continuità presentata dai dati spaziali rappresenta il punto di riferimento della geostatistica. La descrizione della similarità o dissimilarità tra coppie di valori in funzione della loro distanza serve a sintetizzare ed evidenziare una delle caratteristiche più importanti di un insieme di osservazioni.

In geostatistica la correlazione spaziale viene descritta dal semivariogramma.

La funzione variogramma è definita come la varianza degli incrementi ($Z(u_i)-Z(u_j)$):

$$2\gamma(u_i, u_j) = \text{Var}(Z(u_i) - Z(u_j))$$

La funzione γ è denominata semivariogramma (a meno di un fattore 2 di proporzionalità, variogramma e semivariogramma sono equivalenti).

Per un valore fissato dell'angolo polare α , il semivariogramma misura la diversità dei valori al crescere della distanza tra le coppie dei punti. Al variare dell'angolo α , i semivariogrammi corrispondenti evidenziano le caratteristiche direzionali del fenomeno in esame.

Il modello di semivariogramma viene utilizzato nel sistema del kriging per studiare i valori della variabile regionalizzata in localizzazioni non campionate (Posa, 1995).

Nessun metodo di stima, comunque sofisticato, è in grado di fornire il valore vero di una variabile regionalizzata in una localizzazione non campionata. Tuttavia, un buon metodo di stima dovrebbe essere capace di manipolare in modo efficace l'informazione contenuta nei dati. L'accuratezza di una stima, per una variabile regionalizzata, dipende da diversi elementi:

- dal numero di osservazioni e dalla qualità dei dati;
- dalla posizione dei punti all'interno del dominio in esame;
- dalla distanza tra i punti;
- dalla regolarità della variabile spaziale oggetto di studio.

Il kriging è un metodo di stima che tiene conto di tutti i fattori sopra elencati.

Il kriging risulta essere uno stimatore non distorto, inoltre la varianza dell'errore è minima, dove per "errore" si intende la differenza tra il valore stimato ed il valore vero della variabile regionalizzata in una localizzazione non campionata.

ANALISI DI IMMAGINI SATELLITARI

Immagini satellitari Landsat V (pixel = 30x30 m) del Lago di Vico e dell'area emersa circostante (*Figura 3.4*) ottenute durante le quattro stagioni nell'anno 1997 sono state impiegate per determinare le caratteristiche della fascia ripariale lacustre.

ANALISI DELLA COMPLESSITÀ DELLA LINEA DI COSTA.

Come indice di complessità del profilo costiero è stata utilizzata la dimensione frattale (Allen e Hoekstra 1992).

Il termine frattale (da *fractus*=interrotto o irregolare) è stato coniato da Mandelbrot (1987) per descrivere un oggetto irregolare nel quale la irregolarità è presente a tutte le scale. Tecnicamente, un oggetto è un frattale se la dimensione di Hausdorff-Besicovitch eccede la dimensione Euclidea (Mandelbrot, 1982). Una definizione meno formale ma più accessibile è che un frattale è un oggetto che possiede dettagli a tutte le scale.

La linea di costa è un frattale perché è irregolare a tutte le scale e la sua misura dipende dalla scala di osservazione.

Per determinare la dimensione frattale della linea di costa del Lago di Vico la lunghezza della costa è stata determinata utilizzando un metodo proposto da Mandelbrot (1987) e già sperimentato da altri autori (Allen e Hoekstra 1992). Il metodo consiste nello stimare la lunghezza della costa utilizzando segmenti (unità di misura) di differenti dimensioni. Si inizia "percorrendo" la costa con passi (segmenti) di lunghezza η , ogni passo inizia dove finisce il precedente. Il valore di η moltiplicato per il numero di passi, darà una lunghezza approssimativa $L(\eta)$ della costa. Se si ripete l'operazione usando passi sempre più piccoli, si osserva che $L(\eta)$ tende ad aumentare.

La relazione tra le lunghezze del perimetro stimate e la lunghezze dei segmenti usati per la loro stima fornisce la dimensione frattale (D) della linea di costa:

$$L(\eta) \propto \eta^{1-D}$$

I segmenti usati per la stima del perimetro permettono di effettuare misure a differenti livelli di risoluzione. I segmenti più piccoli permettono di rilevare dettagli maggiori della forma e dell'irregolarità della costa questo spiega perché più è piccolo il segmento usato per la stima più è lungo il perimetro totale stimato. Se il pattern è semplice molti dei suoi dettagli vengono catturati dai segmenti stimatori relativamente lunghi, una riduzione della lunghezza del segmento non si riflette in un aumento della lunghezza totale della linea. Forme complesse invece sono approssimate male da segmenti stimatori grandi, la riduzione della dimensione del segmento in questo caso rileva molti più dettagli e la lunghezza totale stimata aumenta.

DETERMINAZIONE DELLA COPERTURA DI VEGETAZIONE RIPARIALE.

I dati derivati da immagini satellitari sono diventati un'importante fonte di informazioni per il monitoraggio delle condizioni della vegetazione e per la mappatura della copertura della vegetazione.

Gli indici multispettrali di vegetazione riducono un multivariato set di dati derivati da osservazioni spettrali in un singolo indice che è correlato ad alcuni parametri bio-fisici della vegetazione.

Questi indici risultano essere ben correlati con parametri di vegetazione come l'area fogliare verde (Wiegand et al., 1974; Clevers, 1989), la biomassa stabile (Tucker, 1979; Elvidge and Lyon 1985), la percentuale di copertura, la quantità di tessuto fotosinteticamente attivo (Wiegand et al., 1974), l'attività fotosintetica (Baret e Olioso, 1989), e la produttività (Asrar et al., 1985).

In questo lavoro è stato utilizzato il più popolare di questi indici l'NDVI (Normalized Difference Vegetation Index, Roderick 1996).

L'NDVI è uguale al rapporto tra la differenza tra la radiazione emessa nel vicino infrarosso e visibile e la somma di queste misure:

$$NDVI=(NIR-RED)/(NIR+RED)$$

Esso si basa sulla considerazione che la vegetazione in "buona salute" riflette il 40-50% dell'energia incidente nel vicino infrarosso (0.7-1.1 μ m) e assorbe 80-90% dell'energia incidente nel visibile (0.4-0.7 μ m) in particolare nella regione del rosso (0.6-0.7 μ m).

Per il calcolo dell'NDVI è stato utilizzato un software in grado di fornire una analisi multispettrale: ENVI (Environment for Visualizing Images).



Figura 3.3 Immagine satellitare del Lago di Vico e dell'area emersa circostante.

INDICE D'INFLUENZA RIPARIALE.

Per ciascun sito di campionamento, sono stati determinati: 1) distanza minima dalla costa (d); 2) dimensione frattale (D) e copertura vegetale (NDVI) della fascia ripariale che influenza il sito, la cui estensione è stata determinata sulla base dei risultati dell'analisi precedentemente condotta sull'intera linea di costa del lago. Per valutare l'influenza combinata di tali parametri sul processo di decomposizione per ciascun sito, è stato sviluppato un indice sintetico (RL: riparian load): $RL = (D \cdot NDVI) \cdot d^{-1}$

4 - RISULTATI E DISCUSSIONE

Analisi dei parametri ambientali

COMPLESSITÀ DELLA LINEA DI COSTA. L'analisi del frattale della linea costiera lacustre (Figura. 4.1) ha evidenziato una relazione bi-logaritmica tra le stime della lunghezza del perimetro del lago e la lunghezza dei segmenti utilizzati per stimarle, descrivibile da due rette con pendenze statisticamente differenti. Infatti, la pendenza della retta per i valori di scala minori (segmenti più brevi) è più bassa rispetto a quella riscontrata per scale maggiori (-0.0245 vs. -0.0578, F-test: $p < 0.01$).

Il profilo costiero del Lago di Vico è un oggetto frattale, la sua lunghezza totale dipende dalla scala di risoluzione alla quale la misura è condotta. La deviazione della relazione log-log dall'andamento lineare indica che questo frattale naturale devia però dall'auto-similarità lineare, esso appartiene alla categoria di frattali definiti "random" (Farina 1996) propri di quei pattern che mostrano differenti gradi di complessità a differenti scale d'indagine.

Nella relazione tra perimetro e lunghezza dei segmenti la costanza della pendenza è un indicatore di autosimilarità statistica della struttura all'interno di un determinato range di scale (Milne 1988). L'autosimilarità individua i limiti spaziali entro cui ricorre una struttura omogenea ossia un range di scala in cui la linea di costa ha caratteristiche geometricamente omogenee (Allen e Hoekstra 1992). In questo modo è possibile individuare un set di sottosistemi omogenei all'interno di una struttura generale e analizzare la relazione tra il processo che si svolge localmente e le proprietà dell'area circostante. Nella relazione bilogaritmica è possibile individuare un punto di passaggio tra le due dimensioni frattali in corrispondenza del segmento con dimensione di 300m. Questo limite individuato dalla

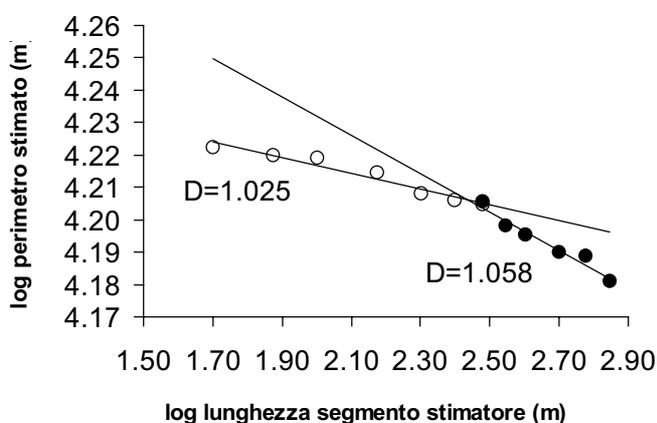


Figura 4.1 Relazione bilogaritmica tra la lunghezza dei segmenti utilizzati per stimare il perimetro del lago e le lunghezze stimate.

rottura di pendenza nella relazione tra perimetro ed unità di stima potrebbe individuare la scala d'indagine più adatta allo studio specifico delle caratteristiche della costa.

La complessità della linea di costa del bacino risulta scala-dipendente (*Figura 4.2*): la dimensione frattale aumenta con la scala d'indagine: l'habitat ripariale del Lago di Vico risulta altamente eterogeneo ad una scala d'indagine elevata, mentre ad una risoluzione più fine si rivela una minore eterogeneità spaziale.

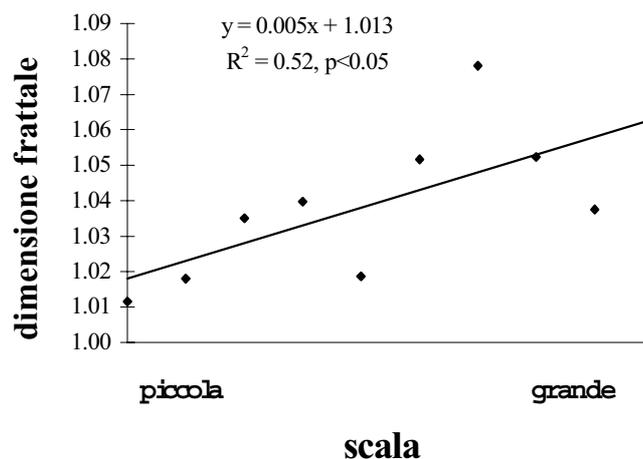


Figura 4.2 Variazione della dimensione frattale in relazione al range di scala utilizzato.

L'analisi delle caratteristiche batimetriche del bacino ha permesso di individuare 5 zone corrispondenti a 4 sub-bacini con crescente pendenza dei fondali più una zona centrale in corrispondenza con le massime profondità individuate dalla isobata -35m (*Figura 4.3A*). L'analisi dei profili costieri dei quattro sub-bacini ha evidenziato differente complessità della linea costiera (*Figura 4.3B*): in particolare, il sub-bacino 1 (detto anche Pantanacce) presenta un frattale di costa significativamente più elevato rispetto agli altri sub-bacini (1.065 vs. 1.024, 1.045, 1.05 rispettivamente per i sub-bacini 2, 3, e 4; one sample t-test, $t = 121.47, P < 0.05$). Ad un'analisi delle immagini satellitari, inoltre, la zona 1 ha evidenziato un'elevata estensione della vegetazione acquatica emersa (*Juncus conglomeratus* e *Phragmites australis*).

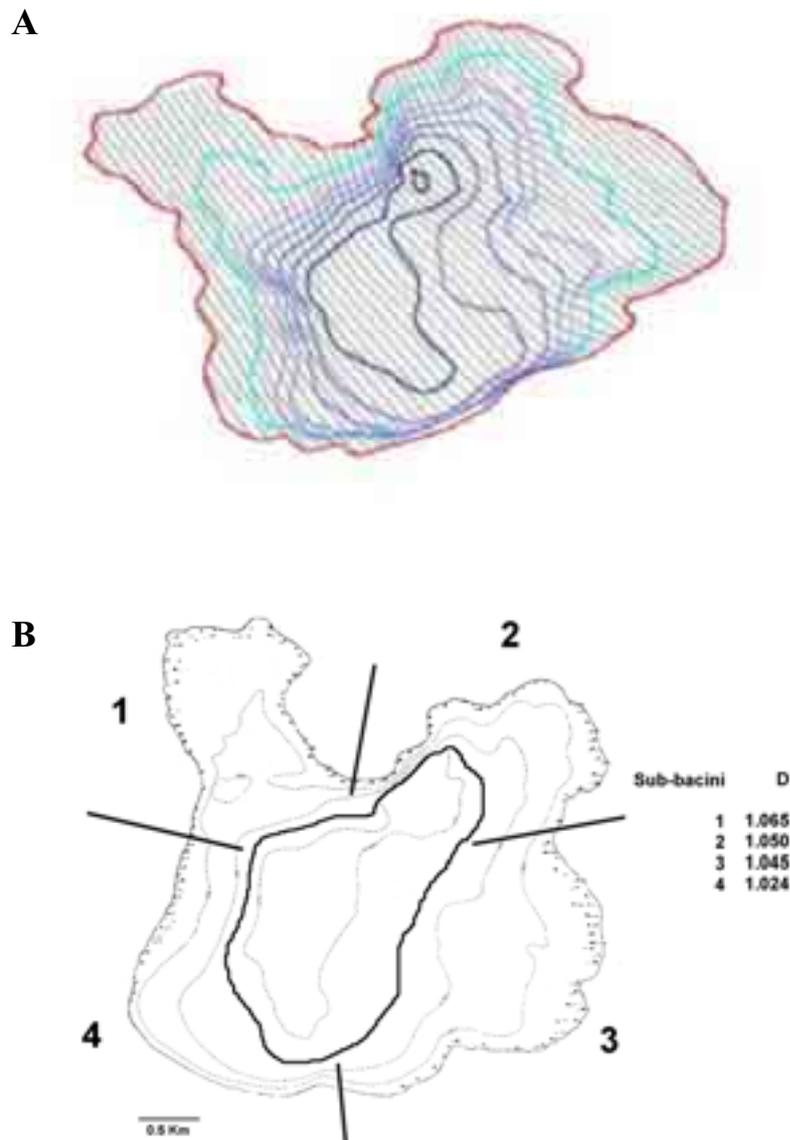


Figura 4.3 A Batimetria del bacino del Lago di Vico, B Suddivisione della linea di costa nei 4 sub-bacini a differente complessità (D=dimensione frattale)

CARATTERISTICHE CHIMICO-FISICHE DEL LAGO - Durante la fase invernale dello studio i parametri registrati non mostrano significative differenze tra i 24 siti di studio (Anova one-way n.s.), evidenziando in tal modo una condizione di omogeneità delle caratteristiche chimico fisiche all'interno dell'ambiente lacustre studiato.

I valori dei parametri chimico-fisici rilevati nei siti di studio durante il periodo di campionamento estivo mostrano invece una elevata eterogeneità spaziale del sistema lacustre in questa fase sperimentale (Tabella 4.2, 4.3).

Tabella 4.2 Valori medi dei parametri chimico fisici registrati in ciascun sito di studio durante la fase di campionamento estiva. Sono riportati gli errori standars (E.S.)

sito	Prof. (m)	O ₂ (ml/l)		T °C		pH	
		media	E.S.	media	E.S.	media	E.S.
1	0.5	5.41 ± 0.37	23.63 ± 0.82	7.90 ± 0.14			
2	0.5	4.47 ± 0.20	23.68 ± 1.15	7.64 ± 0.12			
3	0.5	5.46 ± 0.48	23.54 ± 1.00	7.78 ± 0.13			
4	0.5	4.93 ± 0.37	23.09 ± 1.00	8.27 ± 0.07			
5	0.5	6.94 ± 0.29	22.53 ± 0.86	8.38 ± 0.11			
6	0.5	5.92 ± 0.38	21.92 ± 0.87	8.30 ± 0.03			
7	0.5	8.19 ± 0.42	21.70 ± 0.93	8.34 ± 0.14			
8	1.5	6.56 ± 0.20	22.48 ± 1.06	8.41 ± 0.02			
9	1	6.56 ± 0.20	20.73 ± 0.85	8.28 ± 0.07			
10	0.5	6.17 ± 0.49	22.30 ± 0.89	8.39 ± 0.04			
11	0.5	6.13 ± 0.17	21.95 ± 0.90	8.38 ± 0.09			
12	0.5	6.19 ± 0.33	22.68 ± 1.25	8.32 ± 0.09			
13	2	6.80 ± 0.35	22.67 ± 1.15	8.56 ± 0.26			
14	2	6.49 ± 0.44	23.43 ± 1.20	8.38 ± 0.06			
15	7	6.91 ± 0.07	19.50 ± 0.80	8.31 ± 0.02			
16	3	5.70 ± 0.73	22.65 ± 1.03	8.04 ± 0.21			
17	18	6.25 ± 0.26	19.83 ± 0.07	8.37 ± 0.03			
18	16	6.43 ± 0.31	15.00 ± 0.00	8.41 ± 0.04			
19	9	6.16 ± 0.23	22.03 ± 0.82	8.34 ± 0.02			
20	1	6.81 ± 0.53	22.90 ± 1.14	8.64 ± 0.26			
21	0.5	5.49 ± 0.62	23.55 ± 1.19	8.11 ± 0.15			
22	17	6.49 ± 0.43	12.50 ± 0.50	8.13 ± 0.33			
23	22	6.09 ± 0.17	11.67 ± 0.33	8.42 ± 0.06			
24	31	6.37 ± 0.23	10.83 ± 0.17	8.43 ± 0.05			

Tabella 4.3 ANOVA – one way tra i siti per i valori di ossigeno disciolto, temperatura e pH, registrati nei siti di campionamento durante il periodo estivo (maggio-luglio).

	Df	MS	Df	MS	F	p
	Effect	Effect	Error	Error		
O ₂ (mg/l)	23	3.46	129	1.03	3.37	6.28E-06
T °C	23	114.79	126	4.59	24.99	0
pH	23	0.31	110	0.11	2.93	9.14E-05

coefficienti di variazione intra-habitat delle misure effettuate relativamente ai parametri di ossigeno disciolto e temperatura sono infatti più alti nel periodo estivo rispetto a quello invernale (19.21% vs 7.58% per l'ossigeno, 21.53% vs 10.56% per la temperatura).

La variabilità è particolarmente evidente nella zona Nord-Est del lago (Pantanacce), infatti il coefficiente di variazione tra i siti di studio presenti nel sub-bacino 1 risulta considerevolmente più alto di quello tra i restanti siti (15.82% vs 5.92% per la temperatura; 16.58% vs 3.41% per l'ossigeno; 3.04% vs 1.64% per il pH). Questa zona è caratterizzata da

una accentuata eterogeneità spaziale, essa presenta in un'area relativamente ristretta un'ampia varietà di habitat con acque stagnanti, le macrofite litorali (*Phragmites australis* e *Juncus conglomeratus*) si spingono nelle acque interne. La temperatura in questa zona aumenta repentinamente in prossimità del litorale dove è più basso il livello dell'acqua e sono frequenti episodi di secca.

Sostanza organica nei sedimenti

La percentuale di materia organica nei sedimenti mostra un intervallo di variazione molto ampio tra i siti (*Tabella 4.4*) che va da 1.64% (cv%=13.33) a 63.93% (cv%=16.40) del peso secco rispettivamente nel sito più povero e più ricco. Il contenuto di materia organica nei sedimenti dei siti di campionamento ha evidenziato una elevata eterogeneità all'interno dell'ambiente lacustre (kruscal-Wallis test $H_{(9, n=106)}=87.38, p<0.0001$).

La quantità e la qualità del detrito che si deposita sul fondo di un ecosistema lacustre dipende da diversi fattori sia intrinseci che estrinseci all'ambiente acquatico.

Nei laghi che hanno una elevata sinuosità e una densa copertura vegetale della fascia litorale una significativa frazione del carbonio disponibile sul fondo è di origine alloctona, mentre il ruolo del materiale organico autoctono aumenta all'aumentare della superficie e della profondità dell'ecosistema acquatico (Wetzel e Otzuki 1974). Gli inputs di materiale vegetale alloctono

dipendono oltre che dalla produttività anche dalle caratteristiche del bacino lacustre (Mann 1972, Odum e Heald 1975, Odum 1988). In particolare i laghi di origine vulcanica, come il Lago di Vico sono caratterizzati da una accentuata distribuzione differenziale del detrito in funzione della profondità e quindi della distanza dalla costa che rappresenta l'interfaccia attraverso cui passa il detrito che si deposita sul fondo del lago, (Rau 1976, Rossi et al 1990). Infatti, relazioni negative sono state osservate tra la distanza dalla costa dei siti di studio, la loro profondità e il contenuto di materia organica grossolana del sedimento

Tabella 4.4 Contenuto medio annuale di materia organica nei sedimenti prelevati nei siti di studio. Sono riportati i coefficienti di variazione (cv%)

materia organica		
	<i>media %</i>	<i>%cv</i>
1	25.35	44.19
2	63.93	16.40
3	32.39	23.17
4	9.65	56.90
5	1.64	13.36
6	36.04	110.85
7	1.87	22.21
8	28.63	29.78
9	48.66	24.23
10	6.50	41.24
11	4.33	99.54
12	20.54	30.70
13	34.01	5.66
14	31.80	62.00
15	29.34	-
16	37.05	-
17	21.63	31.34
18	18.80	6.60
19	11.42	-
20	27.28	-
21	59.16	48.08
22	17.75	15.20
23	16.35	1.69
24	18.54	14.46

(Figure 4.6, 4.7). Nei grafici è possibile osservare come allontanandosi dalla costa e quindi dalle zone a più basse profondità la percentuale di CPOM diminuisce rapidamente. Inoltre mentre i siti più profondi e più lontani dalla costa sono omogeneamente privi di CPOM i siti litorali (profondità < 150 m) risultano estremamente eterogenei; ciò lascia presupporre che altri fattori, oltre la distanza possano incidere sugli input di materia organica grossolana al corpo d'acqua. Questa variabilità sembra essere primariamente dovuta alla distribuzione della vegetazione ripariale che determina la natura e la distribuzione tra i siti dell'input detritico all'ecosistema lacustre.

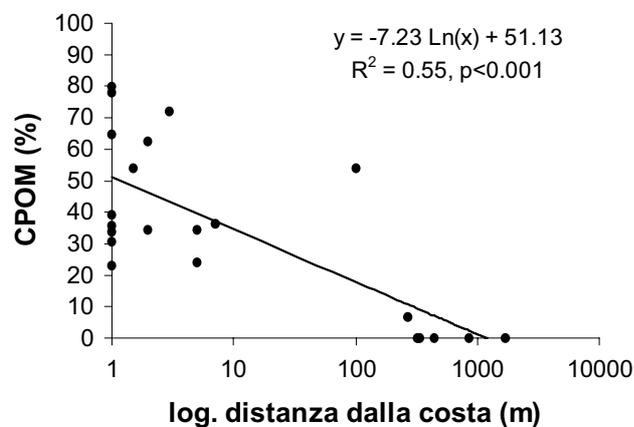


Figura 4.6 Relazione tra la distanza minima dei siti di studio dalla costa e la percentuale di materia organica grossolanamente particolata (CPOM) nel sedimento del fondo lacustre.

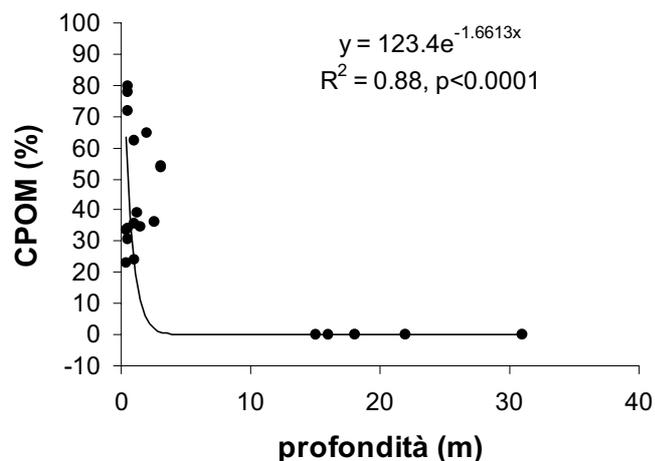
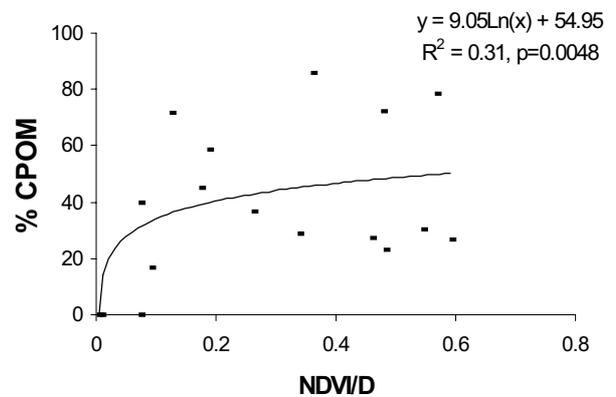


Figura 4.7 Relazione tra la profondità dei siti di studio e la percentuale di materia organica grossolanamente particolata (CPOM) nel sedimento del fondo lacustre.

Tuttavia il grado di copertura di vegetazione della zona costiera non spiega da sola questa variabilità, infatti il valore dell'NDVI calcolato su un'area di 300 m² intorno a ciascun sito di studio non risulta significativamente correlato con la presenza di CPOM ($r = 0.24$, $P = 0.25$, 22 d.f.), è necessario rapportare il valore di NDVI con la distanza dalla costa del sito per osservare una relazione positiva statisticamente significativa (*Figura 4.8*).



Il grado di significatività della relazione non varia in maniera sostanziale nel caso dell'RL ($r=0.56$, $P=0.0044$, 22 df); ciò lascia presupporre che i fattori costieri cruciali nella determinazione delle caratteristiche degli input di materiale

Figura 4.8 Relazione tra la copertura di vegetazione rapportata con la distanza minima dalla costa del sito e il contenuto in percentuale di materia organica grossolanamente particolata.

alloctono nel bacino siano la copertura vegetale e la distanza dalla costa, mentre la complessità della linea di costa interviene in maniera meno evidente.

La distribuzione spaziale del contenuto di materia organica del sedimento lacustre è stata analizzata mediante tecniche geostatistiche che hanno permesso di evidenziare una autocorrelazione spaziale del parametro e di rappresentare quindi tale distribuzione mediante cartografia (*Figura 4.9*).

La mappa di isoplete ci permette di osservare un gradiente crescente di contenuto organico dei sedimenti lungo l'asse Sud-Ovest/Nord-Est. Le zone litorali del lago lungo la fascia Sud sono esposte al moto ondoso e presentano un substrato ciottoloso particolarmente povero di materia organica, non si rilevano inoltre in questa zona coperture di *P. australis* abbondanti invece lungo le coste del versante Nord-Est e nell'area di Pantanacce e Pantanelle. I processi di produzione alloctona che avvengono in queste aree rilasciano nelle acque del lago materiale organico che si aggiunge al compartimento detritico dei sedimenti.

L'eterogeneità spaziale incontrata nel substrato sedimentario sembra essere dovuta, quindi oltre alla vegetazione circostante le zone litorali, alle proprietà idrodinamiche

A Modello: **Esponenziale**
Range: **1196 m**
P: **0.047**

B

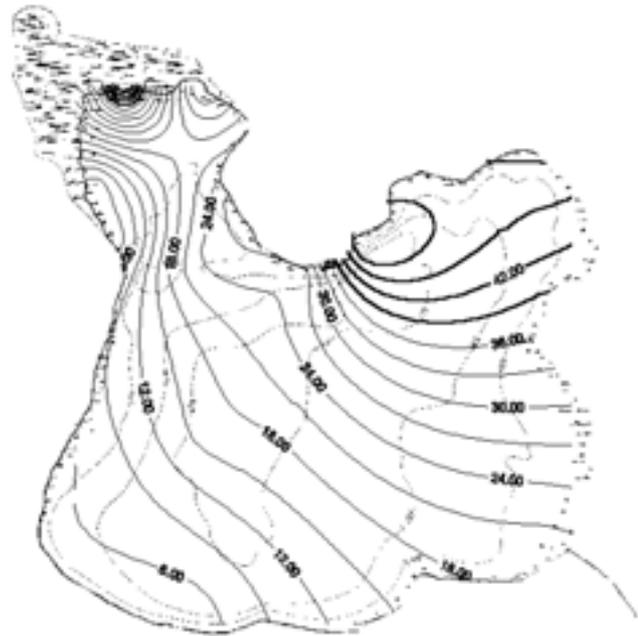
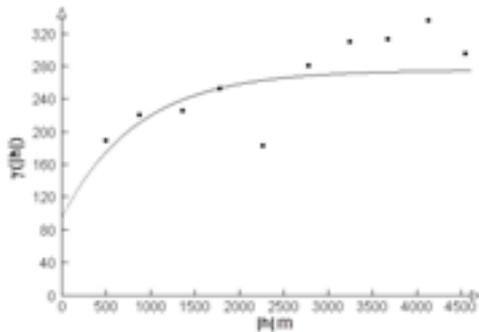


Figura 4.9 Analisi cartografica della distribuzione intra-habitat del contenuto di materia organica nei sedimenti. Sono riportate le caratteristiche del semivariogramma (A), il semivariogramma (B) e la mappa di isoplete (C).

del lago (gradiente di profondità, moti ondosi). Sulla distribuzione dei sedimenti infatti possono incidere fattori fisici, come la velocità della corrente, gli apporti di materiale detritico proveniente dal bacino di drenaggio. Tutti questi fattori possono determinare se il sedimento rimane sul fondo oppure viene trasportato dal flusso di corrente. Il sedimento di una data area non è statico, ma è il risultato di un equilibrio dinamico con le condizioni del flusso d'acqua. Le particelle del substrato sono costantemente rimosse, attraverso la risospensione o il seppellimento, e aggiunte, attraverso la deposizione. Le zone più esposte alle correnti dovrebbero avere, quindi, sedimenti grossolani meno ricchi di materia organica, mentre zone con ridotta velocità delle correnti dovrebbero avere un sedimento finemente particolato con un contenuto organico maggiore.

Sebbene i valori registrati nel tempo, durante l'anno di campionamento, non siano significativamente differenti (Kruskal-Wallis test, ns) è possibile osservare un andamento parabolico con un contenuto medio di materia organica più alto nel mese di maggio e una riduzione nei mesi successivi (*Figura 4.10*), durante i quali si registra una riduzione significativa della frazione di detrito grossolano (*Figura 4.11*).

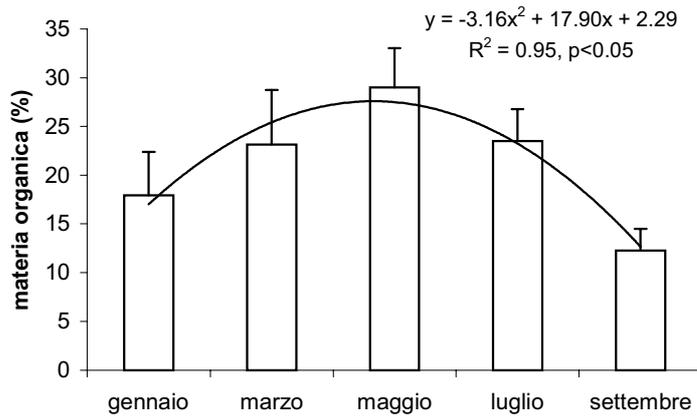


Figura 4.10 Andamento temporale del contenuto medio della materia organica nei sedimenti del lago durante il periodo di campionamento.

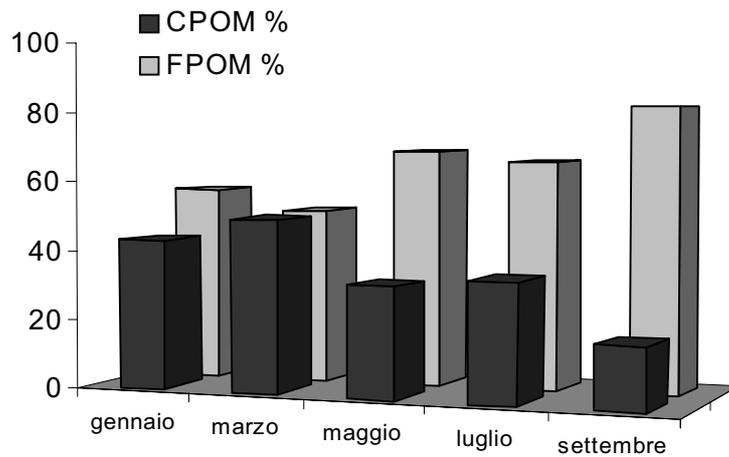


Figura 4.11 Andamento temporale delle frazioni di materia organica grossolanamente particolata (CPOM %) e finemente particolata (FPOM %) nei sedimenti del lago durante il periodo di campionamento.

Decomposizione del detrito fogliare

Il processo di decomposizione si realizza con dinamiche temporali simili nei 24 siti di campionamento in entrambi i periodi di studio. I dati relativi alla perdita in AFDM (Ash Free Dry Mass) del detrito fogliare di *Phragmites australis* seguono il classico modello esponenziale proposto da Olson (1963) e ripetutamente verificato nella decomposizione del detrito vegetale negli ambienti acquatici (Petersen e Cummunis 1974, Short e Ward 1980, Basset e Rossi 1984, Benfield e Webster 1986, Barnes et al. 1986, MacArthur e Barnes 1988, Linklater 1995, Suberkropp e Chauvet 1995, Meegan et al. 1996). Il coefficiente di decadimento o di “processing” è stato utilizzato come indice del tasso di decomposizione (Tabella 4.5).

Tabella 4.5 Tassi di decomposizione (K) dei pacchi fogliari di *P. australis* non protetti (NP) e protetti (P) durante i due periodi di studio in ciascuno dei siti di campionamento. (* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$). Per ciascun sito e per i due trattamenti è riportata la significatività della regressione $W_t = W_0 e^{-Kt}$.

siti	Gennaio-marzo				Maggio-Luglio			
	NP		P		NP		P	
	K	p	K	p	K	p	K	p
1	0.0043	**	0.0038	**	0.0358	***	0.0367	**
2	0.0031	*	0.0033	**	0.0365	***	0.0413	***
3	0.0045	**	0.0041	**	0.0417	***	0.0404	***
4	0.0037	*	0.0040	**	0.0331	***	0.0387	**
5	0.0048	**	0.0042	**	0.0255	**	0.0296	**
6	0.0044	**	0.0043	**	0.0311	***	0.0340	**
7	0.0049	**	0.0045	**	0.0288	**	0.0312	**
8	0.0043	**	0.0043	**	0.0393	***	0.0394	**
9	0.0040	**	0.0037	*	0.0415	***	0.0336	**
10	0.0076	**	0.0043	**	0.0284	**	0.0335	***
11	-	-	-	-	0.0252	*	0.0309	**
12	0.0038	**	0.0043	**	0.0339	***	0.0354	***
13	0.0048	**	0.0042	**	0.0335	**	0.0379	**
14	0.0051	**	0.0048	**	0.0352	***	0.0363	***
15	0.0035	*	0.0043	**	-	-	-	-
16	0.0043	**	0.0039	**	0.0283	**	0.0317	**
17	0.0044	**	0.0034	*	0.0148	**	0.0161	***
18	0.0038	**	0.0036	**	0.016	**	0.0144	*
19	0.0041	**	0.0040	**	0.0266	***	0.027	**
20	0.0045	**	0.0047	***	0.0299	***	0.0235	**
21	0.0051	**	0.0054	**	0.0315	**	0.0354	**
22	0.0043	**	0.0034	*	0.0145	*	0.0127	**
23	0.0038	*	0.0044	**	0.0175	*	0.0204	*
24	0.0038	*	0.0039	**	0.0094	*	0.0131	**

La perdita in peso del materiale fogliare è più rapida durante la stagione calda, come atteso alle nostre latitudini. Nel periodo gennaio-marzo sono stati registrati coefficienti di decomposizione (K) medi di $4.39 \cdot 10^{-3}$ (cv= 19.8%) e di $4.12 \cdot 10^{-3}$ (cv=11.9%) rispettivamente per i pacchi non protetti e per i pacchi protetti, mentre nel periodo maggio-luglio di $2.86 \cdot 10^{-2}$ (cv = 31.3%) e di 3.01 (cv = 27.9%). Il substrato fogliare di *P. australis* rientra nella categoria di detrito a veloce decomposizione secondo la definizione di Petersen e Cummins (1974).

Il processo di decomposizione rivela una significativa eterogeneità spaziale tra i siti di campionamento in entrambi i periodi di studio (Tabella 4.6).

Tabella 4.6 Analisi della varianza a tre vie della AFDM rimasta dei pacchi fogliari nel periodo gennaio-marzo (A), e nel periodo maggio-luglio (B). (1) Tempo di immersione dei pacchi fogliari, (2) siti di campionamento, (3) trattamenti sperimentali: pacchi protetti e non protetti.

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
Tempo (1)	5	1.144	1084	1.97E-03	581.730	0
Sito (2)	22	0.015	1084	1.97E-03	7.696	1.05E-22
Trattamento (3)	1	0.032	1084	1.97E-03	16.234	5.99E-05
1 x 2	110	0.004	1084	1.97E-03	2.094	3.16E-09
1 x 3	5	0.004	1084	1.97E-03	1.916	ns
2 x 3	22	0.006	1084	1.97E-03	3.047	3.14E-06
1 x 2 x 3	110	0.002	1084	1.97E-03	1.027	ns

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
Tempo (1)	4	2.181	962	1.76E-03	1240.445	0
Sito (2)	22	0.225	962	1.76E-03	127.774	0
Trattamento (3)	1	0.002	962	1.76E-03	1.129	ns
1 x 2	88	0.018	962	1.76E-03	10.306	0
1 x 3	4	0.002	962	1.76E-03	1.415	ns
2 x 3	22	0.008	962	1.76E-03	4.387	1.09E-10
1 x 2 x 3	88	0.005	962	1.76E-03	2.986	2.3E-16

Per gli ambienti d'acqua dolce, numerose informazioni sono disponibili circa l'influenza di fattori intrinseci all'habitat, sia abiotici (Elwood et al 1981; Fairchild et al 1984; Suberkropp & Chauvet 1995) che biotici (Rossi 1985; Cummins et al 1989; Graça

1993; Howe & Suberkropp 1994), sui patterns decompositivi. La decomposizione è un processo a livello di ecosistema e presenta una inerzia fisica maggiore rispetto ai processi che si sviluppano ai più bassi livelli gerarchici, per cui risponde piuttosto lentamente ai cambiamenti ambientali. Tuttavia essa può mostrare piccole ma significative differenze spaziali tra i micro-habitat di un biotopo (Rossi et al submitted). La decomposizione risente delle caratteristiche abiotiche dell'ambiente soprattutto indirettamente attraverso l'influenza che queste hanno sugli operatori biotici. Infatti, detritivori invertebrati e decompositori microbici risentono delle condizioni dell'ambiente bentonico, e mostrano un controllo interattivo reciproco (Hanlon e Anderson 1980). Nell'analisi della varianza (*Tabella 4.6*) l'interazione significativa tra tempo e sito indica che la dinamica temporale del processo, sebbene segua in tutti i siti un andamento esponenziale, varia in modo significativo in funzione delle differenti caratteristiche ambientali e biologiche dei vari punti di campionamento.

Solo durante il periodo invernale sono state registrate differenze significative tra le due condizioni sperimentali cioè tra l'AFDM rimasta dei pacchi colonizzati dai detritivori bentonici (non protetti) e quella dei pacchi su cui tale colonizzazione era impedita (protetti). In particolare i pacchi non protetti risultano più consumati dei pacchi protetti, ciò sembra suggerire che solo durante questa fase sperimentale l'attività dei detritivori invertebrati intensifica il processo di decomposizione dei pacchi fogliari.

Non sono state invece rilevate differenze nella perdita in peso tra i pacchi fogliari protetti e non protetti durante il periodo estivo (maggio-luglio).

Lungo la zona litorale del lago la velocità di decomposizione durante la fase estiva risulta correlata in modo parabolico con la percentuale di biomassa nei sedimenti (*Figura 4.12*). Tale andamento può essere messo in relazione con la distribuzione della vegetazione ripariale la quale determina la natura e la distribuzione tra i siti, in particolare quelli litorali, dell'input detritico all'ecosistema lacustre. È già stato osservato che la quantità e la qualità dell'afflusso di detrito vegetale influenzano la struttura della comunità di macroinvertebrati bentonici (Cummins et al 1989, Dudgeon 1994, Malmqvist e Oberle 1995) e i tassi decompositivi (Wardle et al 1997, Rossi et al submitted).

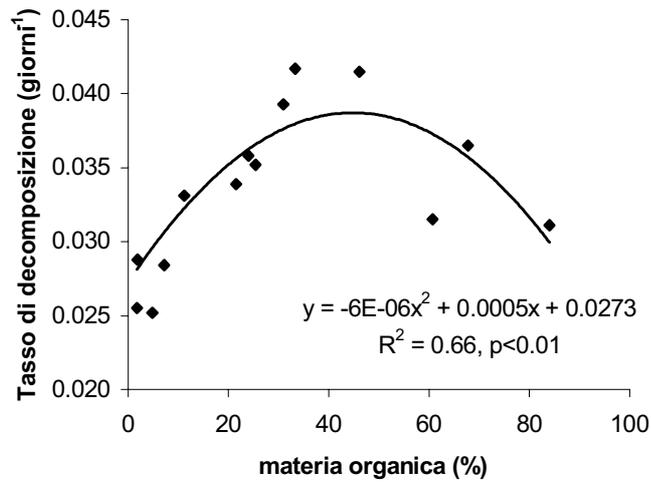


Figura 4.12 Relazione tra contenuto di materia organica nei sedimenti e tassi di decomposizione (K) nei siti litorali durante il periodo di studio maggio-luglio.

L'andamento parabolico del rapporto tra materia organica nei sedimenti e velocità di decomposizione (K) supporta questa ipotesi che è peraltro in accordo con quanto proposto da Saunders (1976), secondo il quale il tasso decompositivo cresce all'aumentare della disponibilità di substrato e di enzima. Tuttavia, gli accumuli di detrito organico che si generano quando l'input di materiale vegetale supera l'output possono generare condizioni restrittive per il processo di decomposizione. Una relazione negativa è stata osservata tra il contenuto in materia organica nei sedimenti e il livello di ossigeno disciolto presente in acqua sul fondo dei siti litorali studiati (Figura 4.13). La decomposizione è un processo di ossidazione e in quanto tale necessita di ossigeno o di altri accettori di elettroni. Situazioni di ipossia o di anossia possono pertanto determinare un rallentamento della velocità con cui il detrito fogliare viene processato. Il ramo in discesa della parabola nella relazione tra K e contenuto di accumulo di materia organica nei sedimenti può verosimilmente essere così spiegato.

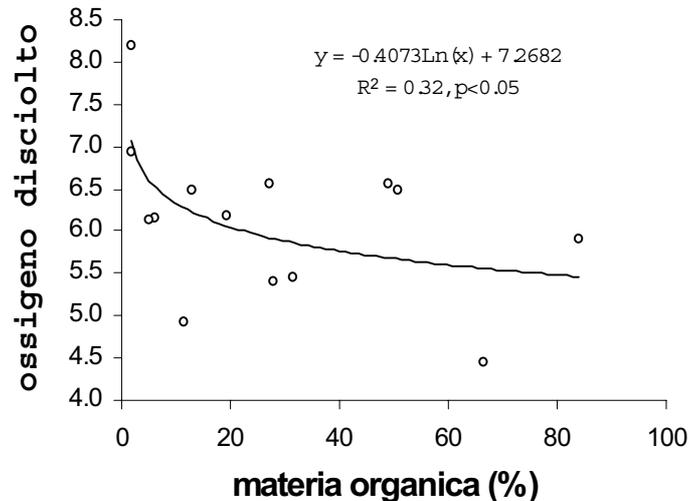


Figura 4.13 Relazione tra il contenuto di materia organica nei sedimenti e il livello di ossigeno disciolto sul fondo lacustre nei siti di studio litorali.

L'analisi dei semivariogrammi mostra che parte delle differenze tra siti del processo di decomposizione del detrito fogliare non protetto è spazialmente dipendente. In entrambi i periodi di campionamento infatti è stato possibile individuare la presenza di una autocorrelazione spaziale del tasso funzionale.

Durante il periodo invernale la semivarianza relativa ai tassi di decomposizione aumenta con la distanza tra i punti di campionamento seguendo un andamento che può essere descritto dal modello potenza (Figura 4.14 A). Questo modello non ammette range, cioè non implica un limite alla autocorrelazione spaziale, per cui all'interno del lago più due siti sono distanti maggiore sarà la differenza esistente tra i relativi tassi di decomposizione.

L'esistenza di una autocorrelazione statisticamente valida autorizza l'uso della cartografia per rappresentare la variabilità del processo all'interno dell'ambiente studiato. La mappa di isoplete relativa al tasso di decomposizione del substrato fogliare durante il periodo invernale (Figura 4.14 B), mostra una variabilità relativamente bassa del processo all'interno dell'ambiente, ampie zone del lago sono caratterizzate da valori simili del tasso di decomposizione. I valori più alti e i gradienti di variazione più ripidi si registrano lungo la costa Nord-Est, caratterizzata come abbiamo già visto da i più alti valori di carbonio organico nei sedimenti, e nella zona a Sud-Ovest, che è povera di materia organica, ma è

caratterizzata da un intenso idrodinamismo. L'elevata perdita in peso dei pacchi fogliari nei siti di studio situati in questa zona è infatti da attribuire a fattori fisici più che a fattori biologici.

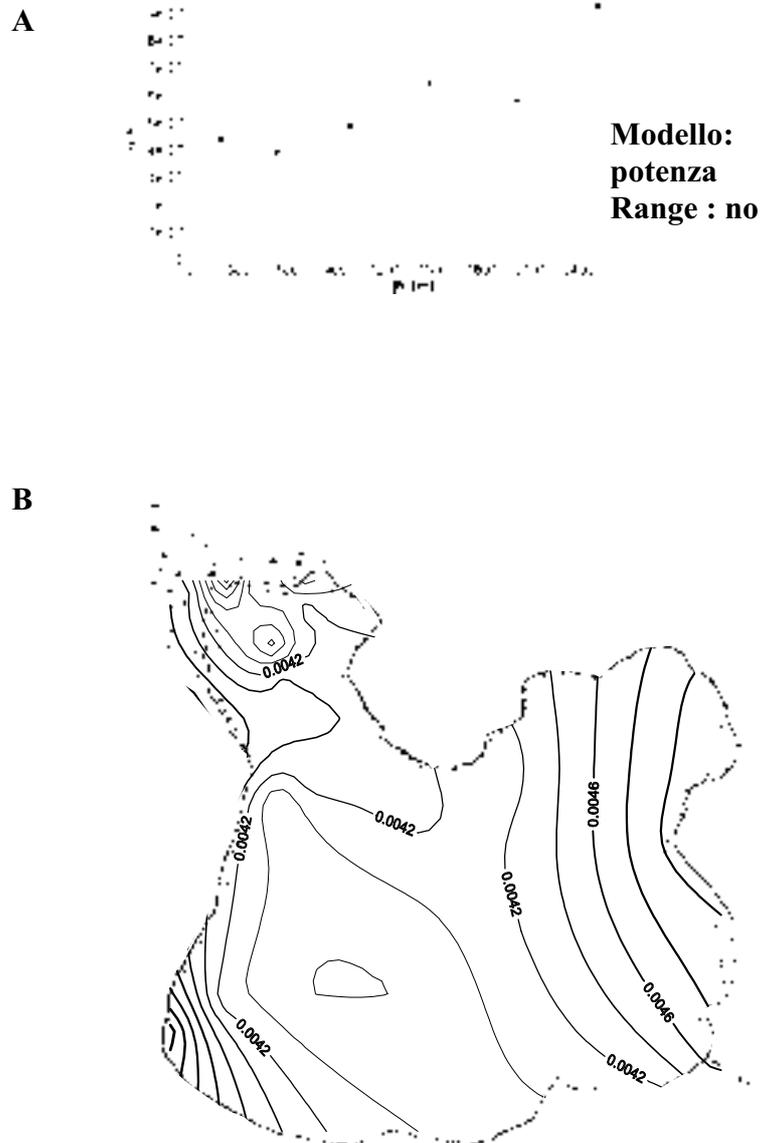


Figura 4.14 Semivariogramma (A) e mappa di interpolazione (B) relativi al tasso di decomposizione del substrato fogliare non protetto durante il periodo di studio invernale

La variabilità del tasso di decomposizione dei pacchi fogliari non protetti risulta strutturata spazialmente all'interno dell'ambiente lacustre anche durante il periodo di studio estivo. Il relativo variogramma che esprime l'andamento della varianza del parametro tra i punti di campionamento all'aumentare della loro distanza è spiegato da una funzione "sferica" (Figura 4.15 A). Questo modello presenta una sella, cioè raggiunge un *plateau*, e

quindi ammette un range che individua la distanza al di là del quale non è più presente l'autocorrelazione spaziale, è stato stimato un range di 1.290 m, un valore pari a circa un quarto della distanza massima tra i siti di studio. L'autocorrelazione spaziale è una proprietà generale delle variabili ecologiche (Legendre 1993), la presenza di una struttura spaziale indica che i valori della variabile osservata sono dipendenti in ogni data località dai valori della stessa variabile in località vicine. Alla base della autocorrelazione delle variabili ecologiche vi sono spesso processi "contagiosi" che rendono i valori in un punto almeno in parte prevedibili a partire dai valori nei punti più vicini.

La mappa di isoplete relativa alla velocità di decomposizione nella fase sperimentale estiva rivela una maggiore variabilità del processo rispetto al periodo invernale (*Figura 4.15 B*). Il gradiente di variazione della velocità di perdita in peso del materiale fogliare mostra in generale un pattern di decremento a partire dalla fascia costiera, dove si registrano velocità più elevate, fino alle zone centrali del lago dove si osservano i valori più bassi. Le isoplete però seguono solo parzialmente il pattern batimetrico del lago, il gradiente di variazione si presenta molto più ripido lungo il versante Ovest e nell'insenatura prospiciente Pantanacce (Nord-Est) rispetto a quanto avviene lungo il litorale Est del Lago.

Il confronto delle due mappe relative alla velocità della decomposizione nei due periodi studiati mette in evidenza che durante il periodo estivo il processo di decomposizione si realizza con modalità maggiormente differenziate tra i siti in relazione alle diverse condizioni dei vari micro-habitat.

La variabilità temporale del processo di decomposizione, espressa come coefficiente di variazione della velocità del processo tra le due fasi stagionali, presenta una definita autocorrelazione spaziale, il variogramma è spiegato da una funzione gaussiana che individua un range a 1098 m (*Figura 4.16 A*). Le isoplete della mappa relativa (*Figura 4.16 B*) individuano un evidente trend spaziale della varianza temporale, la zona costiera a Sud e le aree centrali a profondità maggiore mostrano una maggiore inerzia ai cambiamenti stagionali rispetto alle zone costiere a Nord dove è evidente un elevato scarto del tasso di decomposizione del detrito fogliare tra il periodo invernale e quello estivo.

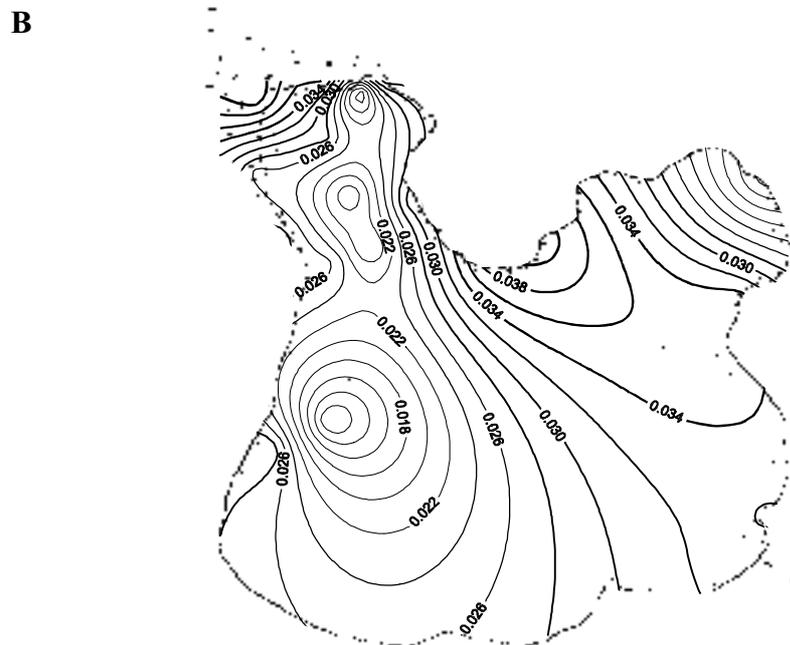
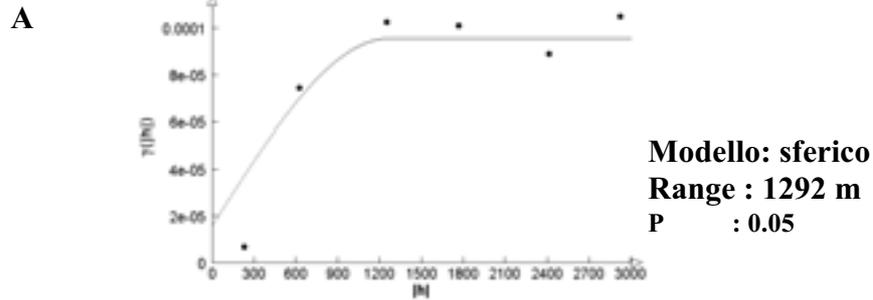


Figura 4.15 Semivariogramma (A) e mappa di interpolazione (B) relativi al tasso di decomposizione del substrato fogliare non protetto durante il periodo di studio estivo.

Il pattern spaziale osservato è sovrapponibile a quello osservato per la distribuzione del contenuto organico nei sedimenti del fondo lacustre. Infatti, una relazione positiva è stata osservata tra la percentuale di carbonio organico nei sedimenti e i coefficienti di variazione ($y=7.94\ln(x)+52$, $r= .046$, $p<0.01$), per cui le zone ricche di materiale organico sono anche quelle che presentano una maggiore variabilità temporale del processo di decomposizione.

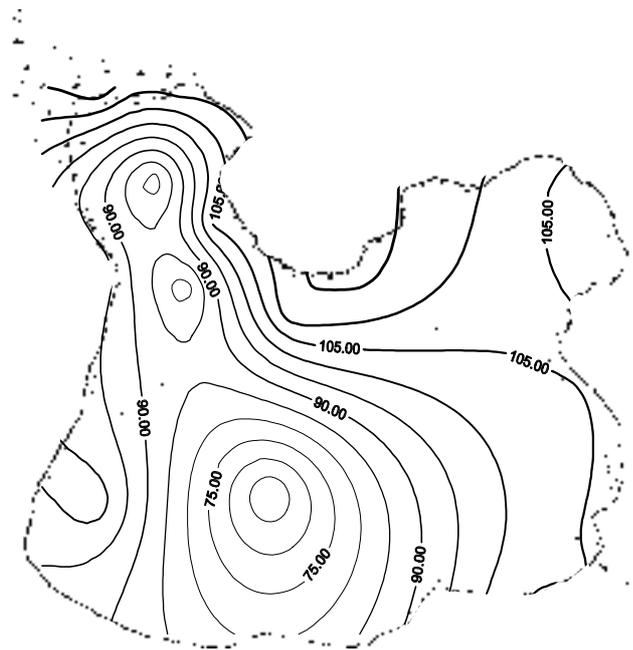
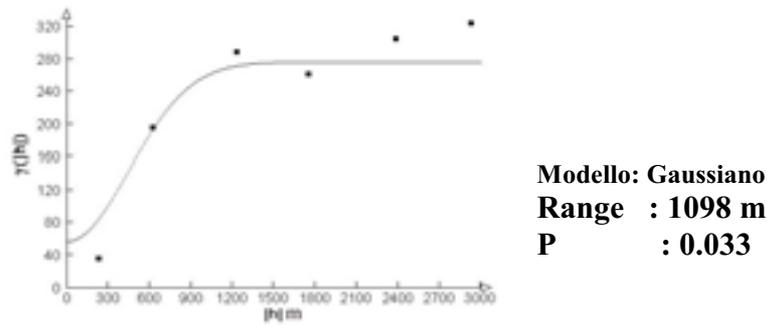


Figura 4.16 Semivariogramma (A) e mappa di interpolazione (B) relativi al coefficiente di variazione (cv%) del tasso di decomposizione del substrato fogliare non protetto tra i due periodi di studio.

Durante il periodo estivo, la decomposizione dei pacchi fogliari nei vari siti di studio risulta correlata con la temperatura registrata nei vari micro-habitat durante il periodo di campionamento ($r=0.57$, $p<0.01$ e $r=0.62$, $p<0.01$ rispettivamente per i pacchi non protetti e per i pacchi protetti dalla colonizzazione macrobentonica). Per rendere il coefficiente di decomposizione indipendente dalla temperatura i tassi di decomposizione (K) sono stati calcolati in gradi-giorno (Cummins 1988) (*Tabella 4.7*). Questa normalizzazione permette inoltre un confronto tra i tassi di perdita in peso del materiale fogliare tra i due differenti

periodi di studio. La velocità del processo, anche resa indipendente dalla temperatura, è più alta nel periodo estivo rispetto a quello invernale (*Tabella 4.8*).

Tabella 4.7 Tassi di decomposizione (K) in gradi-giorno dei pacchi fogliari di *P. australis* non protetti (NP) e protetti (P) durante i due periodi di studio in ciascuno dei siti di campionamento. (* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$).

siti	Gennaio-marzo				Maggio-Luglio			
	NP		P		NP		P	
	K	p	K	p	K	p	K	p
1	3.40E-04	**	3.01E-04	**	1.41E-03	**	1.46E-03	**
2	2.44E-04	*	2.62E-04	**	1.33E-03	***	1.48E-03	**
3	3.61E-04	**	3.25E-04	**	1.60E-03	**	1.47E-03	*
4	2.88E-04	*	3.17E-04	**	1.29E-02	*	1.21E-03	*
5	3.95E-04	**	3.49E-04	**	1.03E-03	**	1.21E-03	**
6	3.51E-04	**	3.39E-04	**	1.31E-03	**	1.43E-03	**
7	3.95E-04	**	3.49E-04	**	1.18E-02	**	1.27E-03	**
8	3.92E-04	**	3.58E-04	**	1.60E-03	***	1.60E-03	**
9	3.29E-04	**	2.93E-04	*	1.67E-03	**	1.39E-03	**
10	6.24E-04	**	3.39E-04	**	8.38E-04	**	1.27E-03	***
11	-	-	-	-	1.03E-03	*	1.28E-03	**
12	3.00E-04	**	3.43E-04	**	1.38E-03	**	1.43E-03	**
13	3.80E-04	**	3.36E-04	**	1.37E-03	**	1.55E-03	**
14	4.22E-04	**	4.01E-04	**	1.38E-03	**	1.42E-03	***
15	2.89E-04	*	3.57E-04	**	-	-	-	-
16	3.41E-04	**	3.12E-04	**	1.10E-03	*	1.27E-03	**
17	3.55E-04	**	2.68E-04	*	7.17E-04	*	8.05E-04	***
18	3.00E-04	**	2.86E-04	**	1.07E-03	ns	1.09E-03	*
19	3.26E-04	**	3.18E-04	**	1.13E-03	**	1.15E-03	**
20	3.55E-04	**	3.78E-04	***	1.13E-03	**	8.87E-04	**
21	4.11E-04	**	4.38E-04	**	1.21E-03	*	1.37E-03	**
22	3.42E-04	**	2.68E-04	*	1.11E-03	*	9.78E-04	**
23	2.78E-04	*	3.64E-04	**	8.53E-04	ns	1.20E-03	ns
24	3.07E-04	*	3.22E-04	**	8.52E-04	ns	1.19E-03	ns

Tabella 4.8 Analisi della varianza dei tassi di decomposizione tra il periodo di campionamento invernale e quello estivo relativamente ai pacchi fogliari protetti e non protetti.

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
Non protetti	1	3.84E-05	40	5.54E-06	6.931037	0.011981
Protetti	1	9.42E-06	40	2.46E-08	383.1754	4.26E-22

L'eterogeneità intra-habitat del processo di decomposizione non è solo funzione della temperatura, infatti la variabilità tra i siti dei coefficienti K persiste anche dopo la normalizzazione (Tabella 4.9) ad indicare che altri fattori ambientali determinano queste differenze.

Tabella 4.9 Analisi della varianza a tre vie dei coefficienti di decomposizione (K) dei pacchi fogliari calcolati in gradi-giorno ($K = -\ln(W_t/W_0)/\text{gradi-giorno}$, $W_t = \text{AFDM al tempo } t$, $W_0 = \text{AFDM al tempo } 0$, gradi-giorno = temperatura x tempo di immersione) nel periodo gennaio-marzo (A), e nel periodo maggio-luglio (B). (1) Tempo di immersione dei pacchi fogliari, (2) siti di campionamento, (3) trattamenti sperimentali: pacchi protetti e non protetti.

	df	MS	df	MS		
	Effect	Effect	Error	Error	F	p-level
Tempo (1)	5	0.000113	1084	2.99E-08	3769.110	0
Sito (2)	22	9.24E-08	1084	2.99E-08	3.094	2.23E-06
Trattamento (3)	1	6.55E-08	1084	2.99E-08	2.192	ns
1 x 2	110	4.24E-08	1084	2.99E-08	1.420	4.17E-03
1 x 3	5	1.02E-07	1084	2.99E-08	3.427	4.45E-03
2 x 3	22	4.63E-08	1084	2.99E-08	1.552	5.00E-02
1 x 2 x 3	110	3.36E-08	1084	2.99E-08	1.124	ns

	df	MS	df	MS		
	Effect	Effect	Error	Error	F	p-level
Tempo (1)	4	4.37E-05	962	8.01E-08	544.9319	0
Sito (2)	22	2.98E-06	962	8.01E-08	37.19812	0
Trattamento (3)	1	1.3E-07	962	8.01E-08	1.626512	ns
1 x 2	88	8.71E-07	962	8.01E-08	10.87153	0
1 x 3	4	5.39E-08	962	8.01E-08	0.67305	ns
2 x 3	22	3.93E-07	962	8.01E-08	4.903501	1.70E-12
1 x 2 x 3	88	2.36E-07	962	8.01E-08	2.943472	6.17E-16

Colonizzazione del substrato vegetale da parte degli invertebrati detritivori

Sui pacchi fogliari di *P. australis* durante questo studio sono stati rinvenuti 19 taxa di invertebrati bentonici (Tabella 4.10), i taxa sono stati raggruppati in categorie trofiche funzionali sulla base della classificazione di Petersen e Cummins (1974).

Tabella 4.10 Lista di specie: macroinvertebrati rinvenuti sui pacchi fogliari durante lo studio. È riportata per ciascun taxon la categoria trofica di appartenenza.

TAXA	GRUPPO
Turbellaria	
<i>Dugesia tigrina</i> (Girard)	Predator
Oligochaeta	
<i>Tubificidae</i>	Collector-gather
Isopoda	
<i>Proasellus coxalis</i> (Dollfus)	Shredder
Amphipoda	
<i>Echinogammarus veneris</i> (Heller)	Shredder
Decapoda	
<i>Palaemonetes antennarius</i> (Milne Edwards)	Predator
Odonata	Predator
Diptera Chironomidae	
<i>Chironomus sp</i>	Collector-gather
Diptera Alia	Collector-gather
Ephemeroptera	Collector-gather
Coleoptera	Predator
Plecoptera	Shred. – pred.
Gastropoda	
<i>Physa acuta</i> (Draparnaud)	Scaper
<i>Acroloxus lacustris</i> (L.)	Scaper
<i>Lymnaea auricularia</i> (L.)	Scaper
<i>Theodoxus fluvialis</i> (L.)	Scaper
<i>Valvata piscinalis</i> (Muller)	Scaper
<i>Bithynia tentaculata</i> (L.)	Scaper
<i>Planorbis carinatus</i> (Muller)	Scaper
Hydrobioidea undet.	Scaper

La colonizzazione della fauna macrobentonica è ridotta nel periodo invernale rispetto a quello estivo (Tabella 4.11), mediamente sui pacchi fogliari nel periodo di campionamento

invernale la densità di biomassa di macroinvertebrati rinvenuta per grammo di detrito è di 13.1 ± 8.33 mg/g contro i 34.11 ± 7.20 mg/g del periodo estivo.

Tabella 4.11 Andamento temporale della biomassa relativa (mg/g di substrato fogliare) degli invertebrati totali e dei soli detritivori campionati sui pacchi fogliari durante il periodo invernale (in alto) e durante il periodo estivo (in basso).

gruppo giorni	invertebrati		detritivori	
	media	S.D.	media	S.D.
10	3.58	0.78	3.14	0.79
20	1.94	0.41	1.33	0.33
50	14.94	3.51	13.21	3.32
60	17.13	4.13	15.65	4.09
70	19.79	3.81	17.35	3.68
80	21.32	5.64	16.99	4.61

gruppo giorni	invertebrati		detritivori	
	media	S.D.	media	S.D.
10	15.58	4.08	13.12	3.40
20	20.45	3.47	18.88	3.38
30	38.68	5.54	35.25	5.38
35	40.70	6.53	39.34	6.62
40	55.18	9.61	46.31	9.46

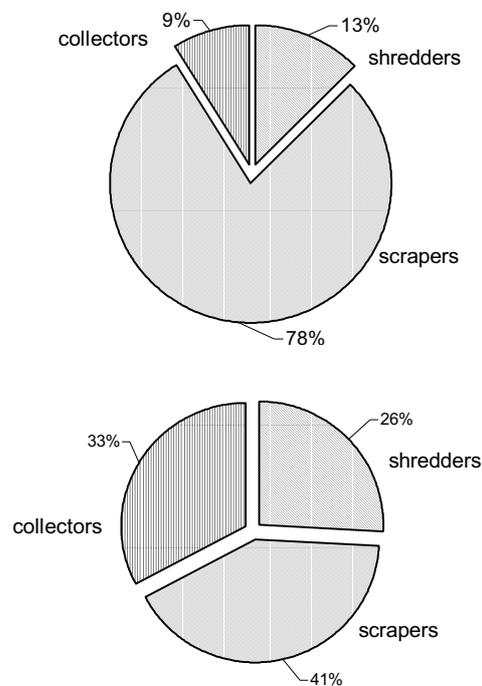


Figura 4.17 Distribuzione percentuale della densità di biomassa dei gruppi funzionali mediamente registrate nei due periodi di studio (in alto inverno, in basso estate)

In entrambi i periodi di campionamento il gruppo trofico più rappresentato è quello degli scraper (*Figura 4.17*), la dominanza dei gasteropodi è particolarmente evidente durante il periodo invernale.

La densità di biomassa degli invertebrati colonizzatori aumenta linearmente con il tempo di immersione dei pacchi fogliari in entrambi i periodi di studio (*Figura 4.17*), durante il periodo invernale però il processo di colonizzazione risulta essere significativamente più lento, infatti il coefficiente angolare della relazione lineare, che può essere adottato come indice della velocità del processo di colonizzazione, è più alto durante il periodo estivo (1.42 vs. 0.28 , F-test, $p < 0.01$). Tale discrepanza tra i due periodi stagionali permane, anche se in modo meno evidente (0.05 vs 0.02, F-test, $p < 0.05$, anche quando il processo è normalizzato per la temperatura, cioè è determinato in funzione dei gradi-giorno (Linklater 1995).

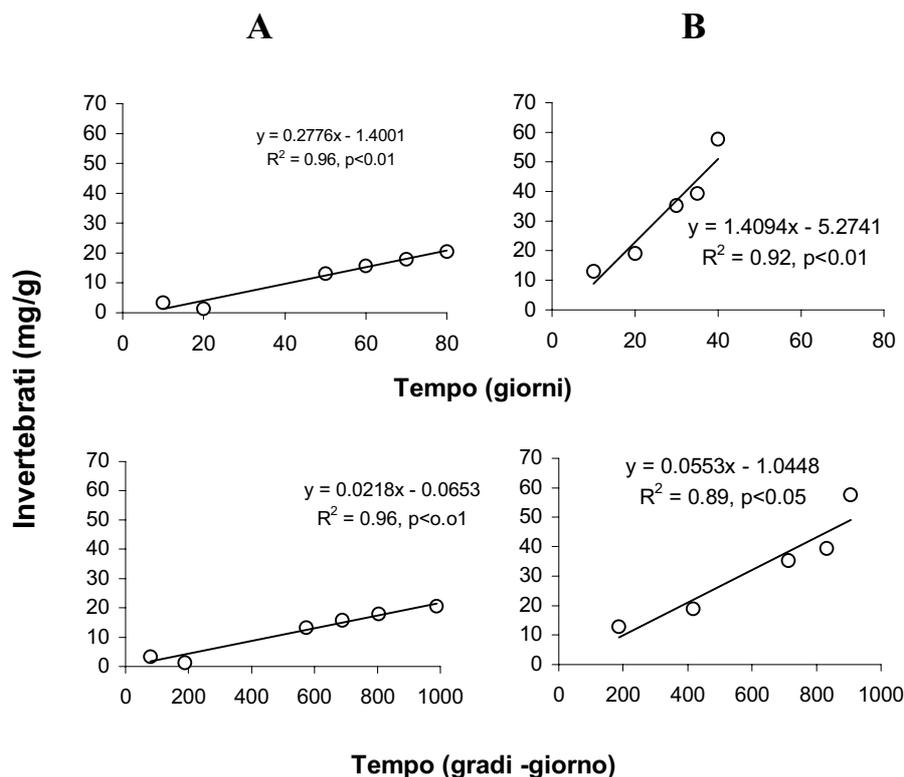


Figura 4.18 Relazione tra la densità di biomassa (mg/g) degli invertebrati e il tempo di immersione dei pacchi fogliari espresso in giorni (in alto) e in gradi-giorno (in basso) relativamente al periodo invernale (A) e al periodo estivo.

Per un'ulteriore analisi della struttura della comunità bentonica e della relazione di questa con la dinamica del processo di decomposizione sono stati considerati solo i siti di studio litorali dove la densità animale è più elevata e dove non intervengono ulteriori variabili legate alla profondità che potrebbero ostacolare l'individuazione di relazioni e trend.

Nei campioni estivi la colonizzazione dei pacchi fogliari da parte dei macroinvertebrati bentonici è rapida, infatti l'incremento massimo di invertebrati colonizzatori in termini di biomassa assoluta è raggiunto dopo 20 giorni di immersione dei pacchi fogliari. Questo risultato indica che la comunità d'invertebrati detritivori raggiunge rapidamente una condizione di equilibrio, non si osservano, infatti, significative variazioni numeriche e di biomassa nel periodo di immersione dopo i primi 20 giorni (*Figura 4.19*).

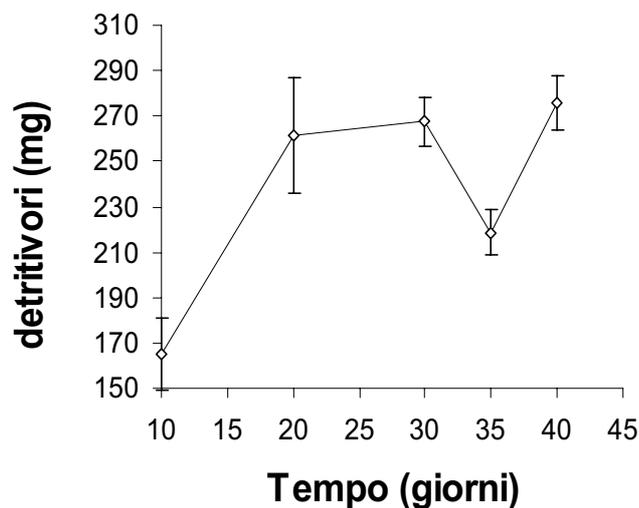


Figura 4.19 Andamento temporale della biomassa assoluta (mg per pacco fogliare) degli invertebrati colonizzatori durante il campionamento estivo

Questi risultati sono coerenti con quanto riportato da altri studi secondo i quali negli ambienti d'acqua dolce la colonizzazione di un nuovo substrato è generalmente rapida, la densità degli invertebrati raggiunge un equilibrio in meno di due mesi (Rosenberg & Resh, 1982). In particolare la colonizzazione nei laghi può essere talmente veloce, in termini di densità e di ricchezza in specie, da potersi considerare completata dopo una settimana (Quinn et al 1998). Questa rapidità sembra essere in contrasto con la ricerca da parte di molti taxa di invertebrati di detrito condizionato dai microrganismi (Bärlocher e Kendrick,

1975, Suberkropp et al 1983), per cui il tempo di colonizzazione sarebbe subordinato all'intervallo di tempo necessario per il condizionamento microbico. In realtà la comparsa dei macroinvertebrati nei primissimi giorni di immersione del substrato potrebbe essere un evento passivo piuttosto che una colonizzazione associata con l'uso del detrito come cibo (Beiser 1991). Gli invertebrati possono utilizzare i pacchi fogliari non solo come cibo, ma anche come supporto e rifugio (Chergui e Pattee 1993).

D'altra parte è verosimile pensare che la colonizzazione iniziale da parte di pochi individui sia limitata dalla ancora scarsa biomassa microbica. Questa ipotesi è sostenuta dai risultati relativi alle richieste di ossigeno della comunità microbica presente sul detrito fogliare, infatti nella stagione estiva il consumo di ossigeno dei frammenti dei pacchi fogliari è basso nella prima data di campionamento e aumenta con il tempo di immersione sia nei campioni protetti che non protetti (Tabella 4.12). L'ossigeno è consumato dai pacchi già dopo i primi dieci giorni di immersione, ma in piccole quantità, invece il consumo aumenta nei campioni con tempi più lunghi di immersione.

Tabella 4.12 Variazione temporale del consumo di ossigeno ($\text{mg/l g}^{-1} \text{h}^{-1}$) da parte dei frammenti fogliari di pacchi protetti (P) e pacchi non protetti (NP) nella stagione estiva (ns = non significativo, * = $p < 0.05$, t-test tra trattamenti).

Giorni Tratt.	10	30	40
NP	1.55 ± 0.21 	1.71 ± 0.19 	2.18 ± 0.17 
P	1.03 ± 0.15 	1.42 ± 0.19 	1.62 ± 0.13 

I primi colonizzatori animali potrebbero svolgere anche un ruolo importante nel trasporto di propaguli fungini ed innescare un feedback positivo tra colonizzatori animali e colonizzatori microbici. Il grazing degli shredder può facilitare la colonizzazione microbica attraverso la rottura della cuticola (Suberkropp e Klug, 1976, Barlocher 1982, 1985). McArthur e Barnes (1988) sostengono che il grazing degli shredders promuove la colonizzazione da parte dei funghi attraverso un rapido arricchimento di spore del materiale fogliare.

Durante il periodo estivo la densità dei detritivori per grammo di detrito fogliare rimasto aumenta con il progredire del processo di decomposizione (Figura 4.19).

L'incremento è relativamente scarso nella prima fase del processo. Si osserva un incremento notevole della densità degli invertebrati detritivori e della variabilità solo quando resta meno del 30% della biomassa di partenza del pacco. Quindi la densità di biomassa dei detritivori aumenta con il tempo di immersione dei pacchi fogliari mantenendosi alta anche quando ormai il 70% del pacco fogliare è stato decomposto. Il pacco fogliare, sebbene molto ridotto, dopo 40 giorni di immersione rappresenta ancora una fonte trofica proficua. D'altra parte l'elevata attività microbica sul detrito, testimoniata dalle elevate richieste di ossigeno del substrato fogliare, potrebbe rendere il pacco fogliare ancora energeticamente vantaggioso.

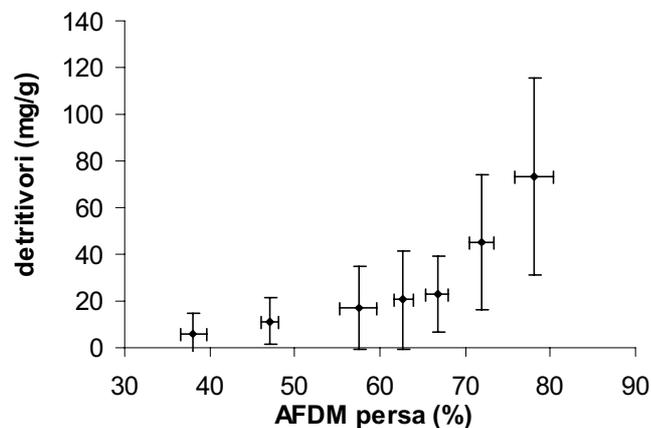


Figura 4.19 Andamento della densità di biomassa dei detritivori in funzione della biomassa persa dai pacchi fogliari

Durante il periodo estivo la composizione del gruppo di macroinvertebrati detritivori presenti sui pacchi fogliari cambia con il tempo di immersione. Nei siti litorali gli shredder sono sempre i più rappresentati, anche se nella fase finale si osserva anche un aumento dell'abbondanza relativa dei collector (Tabella 4.13). È possibile osservare che il picco dell'abbondanza relativa degli shredder si registra quando circa il 33% della biomassa fogliare è rimasta, Cummins e Klug (1979) prevedono che per il detrito a decomposizione fast gli shredder raggiungono il picco di attività al 50% del processo (cioè quando il 50% del substrato fogliare è stato perso).

Tabella 4.13 Andamento temporale della densità di biomassa dei differenti gruppi trofo-funzionali rinvenuti sui pacchi fogliari. Sono riportati i valori medi e gli errori standard S.D.

gruppo giorni	collectors		shredders		scrapers	
	media (mg/g)	S.D.	media (mg/g)	S.D.	media (mg/g)	S.D.
10	1.85	4.43	5.63	13.35	5.15	7.27
20	6.34	13.67	8.82	7.81	4.44	6.43
30	4.5	8.28	21.53	11.86	11.09	16.38
35	5.87	14.86	19.34	18.83	12.22	22.85
40	16.19	29.37	22.93	20.4	19.28	19.78

Nella fase finale del processo di decomposizione, quando meno del 35% della biomassa fogliare è rimasta si assiste a un aumento dell'abbondanza relativa del gruppo funzionale dei collector. Tale incremento potrebbe essere legato ad un aumento della disponibilità di detrito adatto all'alimentazione di questo gruppo funzionale. È noto che gli shredder facilitano, cioè incrementano l'accrescimento e la sopravvivenza degli invertebrati detritivori appartenenti al gruppo funzionale dei collector attraverso la produzione di detrito particolato fine conseguente alla loro attività di frammentazione del detrito grossolano (CPOM) (Cummins et al. 1973, Cummins 1974, Vannote et al. 1980, Wallace et al. 1982, Minshall et al. 1985, Cuffney et al. 1990, Malmqvist 1993).

Nel nostro studio questo gruppo è costituito da Oligochaeta (Tubificids) e Chironomidae (Chironomus sp.) che sono considerati colonizzatori lenti (Oertli e Lachavanne, 1995).

Il materiale fogliare rimasto nella fase finale della decomposizione è costituito fondamentalmente da componenti strutturali delle foglie, questo materiale rappresenta un habitat favorevole per i collector perché funziona come filtro per l'FPOM (Short et al 1980). Nel nostro studio i tubificidi e i chironomidi sono stati regolarmente rinvenuti non solo sulla superficie ma anche all'interno della matrice fogliare, secondo Chauvet et al (1993) il condizionamento microbico facilita l'ingresso di questi invertebrati all'interno del substrato fogliare e il loro movimento all'interno della matrice fogliare potrebbe intensificare la decomposizione fogliare favorendone la frammentazione. In questo modo i collector-gather, cioè raccoglitori, potrebbero avere nella decomposizione del detrito fogliare un ruolo che è più importante rispetto a quanto fino ad ora ritenuto.

Non sono state osservate correlazioni tra numero o biomassa degli invertebrati presenti sui pacchi fogliari e il tasso di decomposizione dei pacchi fogliari campionati nel periodo invernale. In estate invece i tassi di decomposizione (K) risultano essere correlati in maniera positiva con la densità di biomassa media dei detritivori (*Figura 4.20 A*).

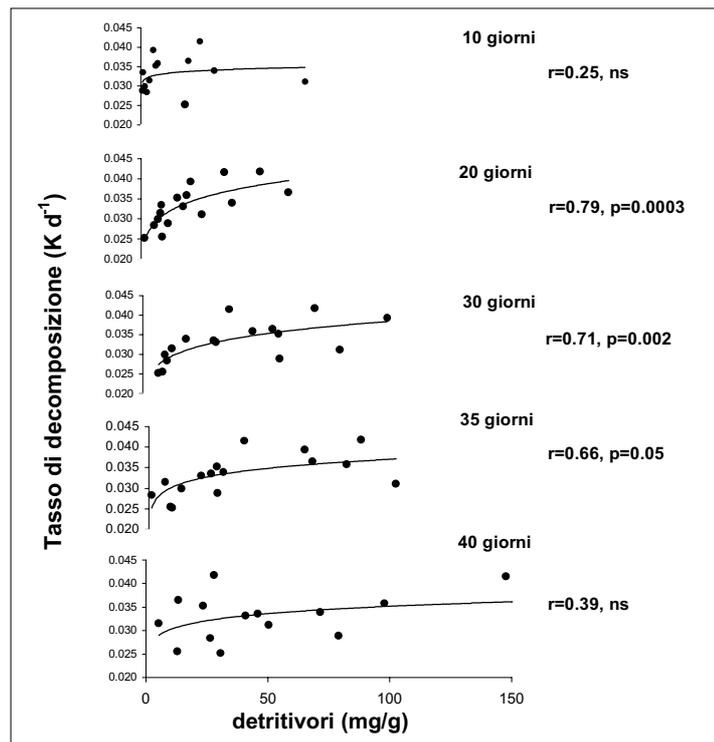
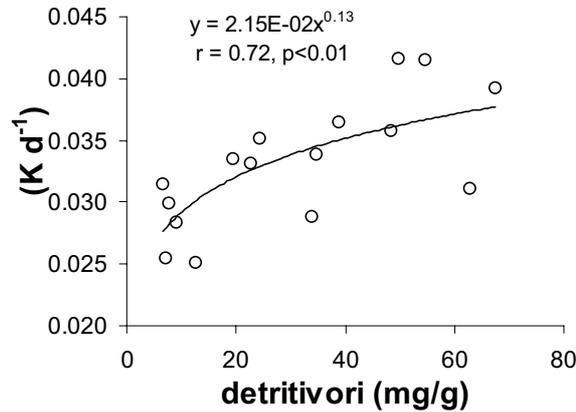


Figura 4.20 Relazione tra la densità di biomassa degli invertebrati detritivori (mg/g) e il tasso di decomposizione in ciascun sito di studio, pattern globale (in alto) e variazioni temporali (in basso) per ciascuna data di campionamento è riportata la deviazione standard tra i siti della densità di biomassa dei detritivori.

La significatività della correlazione varia con il tempo di colonizzazione (*Figura 4.20 B*), sono necessari almeno 20 giorni di immersione perché la densità (mg/g) dei detritivori bentonici sia fortemente correlata con i coefficienti K di decomposizione calcolati dopo 40 gg di immersione. La correlazione è meno significativa dopo 30 gg e dopo 35 gg, fino a scomparire con le densità del 40° giorno. La varianza tra i siti di campionamento delle due principali variabili misurate, cioè percentuale di materiale fogliare rimasto e densità di biomassa di invertebrati detritivori è minima dopo 20 giorni di immersione e aumenta con il tempo (*Tabella 4.14*)

S.D. giorni	Detritivori	AFDM persa
10	17.77	5.34
20	16.12	3.84
30	27.51	4.53
35	30.99	4.75
40	47.87	4.38

Tabella 4.14 Variazioni temporali della deviazione standard tra i siti di studio della densità di biomassa dei detritivori (mg/g) rinvenuti sui pacchi fogliari e la biomassa (AFDM) persa dai pacchi fogliari.

I risultati indicano che in corrispondenza del ventesimo giorno di immersione dei pacchi fogliari in ciascuno dei siti studiati, la colonizzazione dei detritivori raggiunge la densità per grammo di substrato che massimizza l'influenza che i detritivori hanno sulla velocità con cui il substrato che colonizzano si decompone. Infatti dopo 20 giorni di colonizzazione si osserva il minimo di varianza di densità animale e di perdita in peso del substrato fogliare mentre è massima la varianza di biomassa e il numero di animali. Allo stesso tempo la correlazione tra densità di biomassa animale e tassi (K) di decomposizione mostra il massimo di significatività. Successivamente, nella fase finale del processo di decomposizione cioè quando già il 50% del materiale fogliare è stato decomposto ed è stata raggiunta la massima colonizzazione sostenibile, si assiste a un incremento della varianza tra i siti. Il rapporto tra macrobentos e decomposizione perde prevedibilità: la significatività della correlazione tra detritivori e tasso di decomposizione diminuisce con il tempo di colonizzazione sino a scomparire dopo 40 giorni di immersione.

I risultati suggeriscono che il modello di colonizzazione del detrito è distribuito a patch all'interno dell'habitat e cresce la variabilità tra i siti quando resta <50% del substrato da decomporre. Quindi nella dinamica del processo di decomposizione del detrito vegetale è possibile distinguere almeno due fasi principali. Una prima fase durante la quale si assiste a un rapido incremento della colonizzazione da parte dei detritivori bentonici, i quali tendono, indipendentemente dalle caratteristiche chimico fisiche ambientali del microhabitat, a raggiungere una densità per grammo di substrato che eleva la significatività della regressione con i tassi di decomposizione. Nella fase finale del processo come osservano anche McArthur e Barnes (1988), quando solo il materiale recalcitrante è rimasto sembrano verificarsi le più intense interazioni biotiche che si manifestano con incrementi di variabilità sia dei tassi di accrescimento sia della componente biologica.

Tra i siti di campionamento in entrambi i periodi di studio sono state osservate significative differenze relativamente alla densità di biomassa degli invertebrati detritivori che colonizzano i pacchi fogliari e ai pattern temporali di colonizzazione (*Tabella 4.15*).

Tabella 4.15 Analisi della varianza a due vie della densità di biomassa dei detritivori invertebrati rinvenuti sui pacchi fogliari durante il campionamento invernale (A) ed estivo (B) tra il tempo di colonizzazione (1) e i siti di studio (2).

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Tempo (1)	5	4615.71	465	212.96	21.67	1.59E-19
Sito (2)	22	3217.49	465	212.96	15.11	0
1 x 2	110	540.34	465	212.96	2.54	5.52E-12

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Tempo (1)	4	16106.39	422	645.40	24.96	1.45E-18
Sito (2)	22	8346.19	422	645.40	12.93	0
1 x 2	88	2313.55	422	645.40	3.58	1.3E-18

La variabilità intra-habitat osservata mostra una evidente dipendenza spaziale, l'analisi del semivariogramma (Figura 4.21 A) rivela che la distribuzione dei detritivori all'interno dell'ambiente lacustre è spazialmente autocorrelata per distanze inferiori a 1955 m, che rappresenta il range individuato dalla funzione gaussiana che fitta in modo significativo

l'andamento della semivarianza all'aumentare della distanza tra i siti di studio. Le isoplete della relativa mappa d'interpolazione (*Figura 4.21 B*) visualizzano il pattern di distribuzione

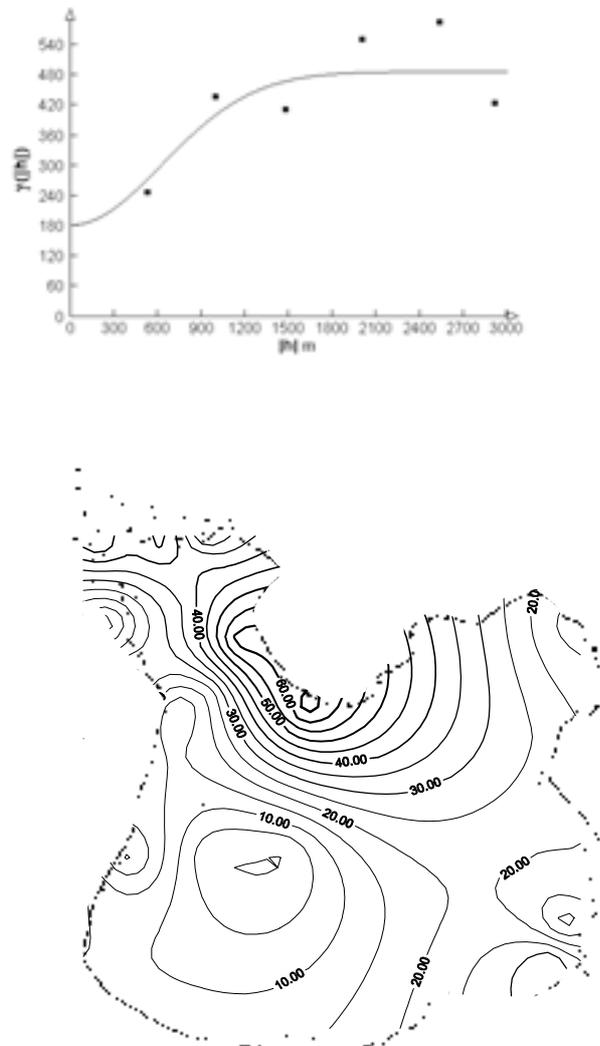


Figura 4.21 Semivariogramma (A) e mappa di interpolazione (B) relativi alla distribuzione della densità di biomassa dei detritivori invertebrati durante il periodo di studio estivo.

intra-habitat degli invertebrati detritivori, i valori più alti di densità si osservano lungo il versante Nord-Est del lago, mentre la zona a Sud e in corrispondenza delle profondità maggiori si registrano i valori più bassi. La distribuzione a patch della comunità di invertebrati bentonici riflette indubbiamente l'eterogeneità spaziale intra-habitat dei parametri ambientali. I detritivori risentono delle caratteristiche chimico-fisiche dell'ambiente bentonico che colonizzano e in particolare del tipo e della magnitudine degli

input di detrito vegetale (Cummins et. 1989, Dudgeon 1994, Malmqvist e Oberle 1995). Infatti la densità di biomassa dei detritivori risulta influenzata dalle variazioni locali del contenuto di biomassa del detrito ($y=0.67x + 15.31$, $R^2 = 0.39$, $p<0.01$).

La diversità di specie (indice di Shannon, Hs) della comunità macrobentonica risulta essere più elevata durante il periodo estivo rispetto a quello invernale sia relativamente alla biomassa che al numero di individui (Figura 4.22). In entrambi i periodi di campionamento la diversità di specie aumenta con il tempo di colonizzazione (Tabella 4.15).

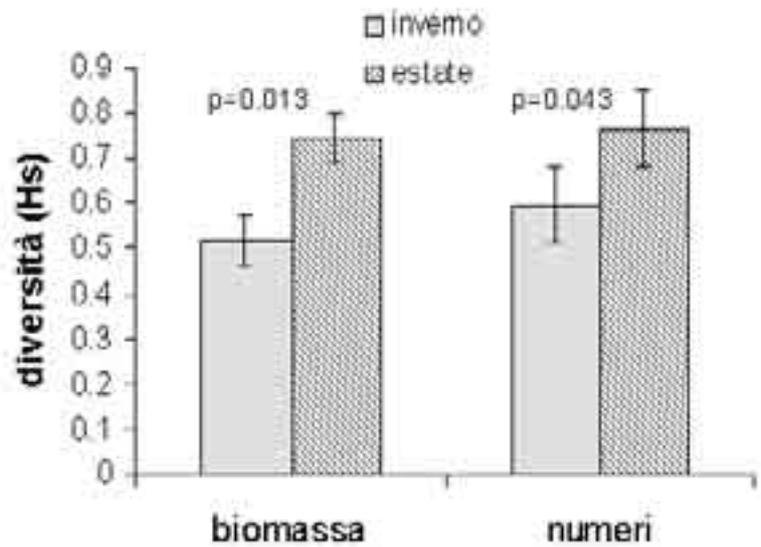


Figura 4.22 Diversità di specie (indice di Shannon, Hs) della biomassa (mg/g) e del numero (n°/g) di detritivori invertebrati rinvenuti durante i due periodi di campionamento.

Tabella 4.15 Andamento temporale della diversità in specie (indice di Shannon, Hs) della comunità di detritivori invertebrati, calcolata in termini di densità di biomassa (mg/g) e di densità numerica (n°/g) durante il periodo di studio invernale (in alto) ed estivo (in basso).

giorni	Hs	biomassa (mg/g)		numeri (n°/g)	
		media	S.E.	media	S.E.
10		0.321	0.076	0.414	0.095
20		0.544	0.079	0.544	0.079
50		0.669	0.103	0.756	0.102
60		0.594	0.097	0.635	0.098
70		0.573	0.079	0.691	0.089
80		0.587	0.096	0.783	0.118

giorni	Hs	biomassa (mg/g)		numeri (n°/g)	
		media	S.E.	media	S.E.
10		0.600	0.101	0.598	0.096
20		0.756	0.106	0.741	0.103
30		0.863	0.098	0.833	0.103
35		0.745	0.114	0.825	0.120
40		0.747	0.101	0.816	0.108

La diversità di specie della comunità di invertebrati detritivori presenta una elevata variabilità tra i siti di campionamento (One-Way ANOVA inverno $F_{(22, 115)} = 4.2$ $p < 10^{-6}$, estate $F_{(22, 89)} = 4.2$ $p < 10^{-13}$). L'analisi dei semivariogrammi rivela che questa eterogeneità intra-habitat è spazialmente dipendente solo durante il periodo estivo (Figura 4.23 A), il semivariogramma raggiunge il valore di range a 3000 m, l'elevato effetto nugget potrebbe indicare la presenza

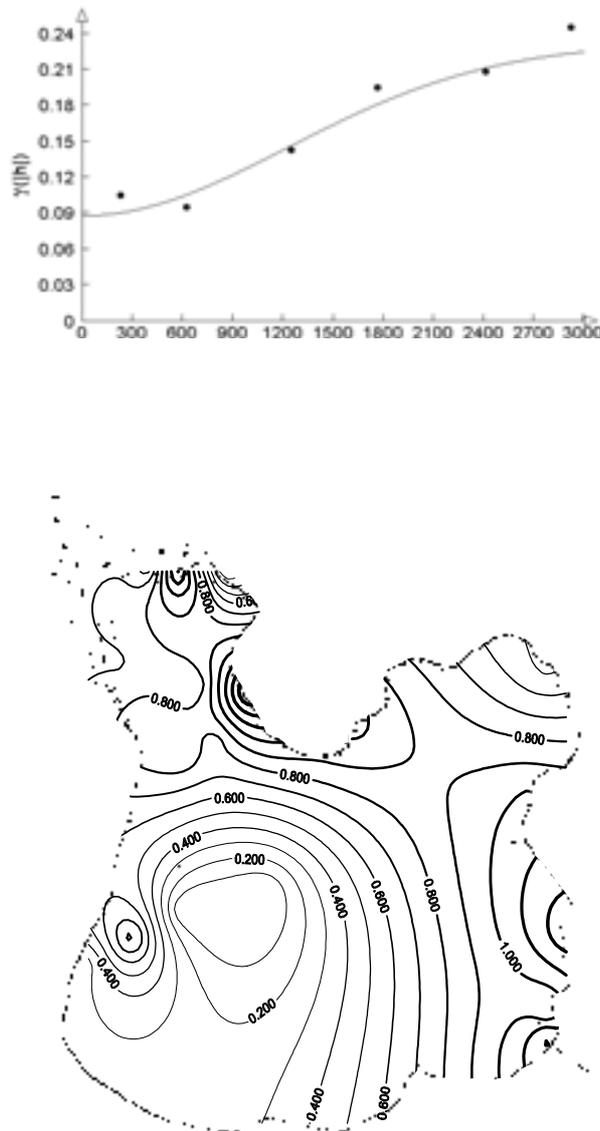


Figura 4.23 Semivariogramma (A) e mappa di interpolazione (B) relativi alla distribuzione della diversità di specie (indice di Shannon, H_s , relativo alla densità di biomassa mg/g) dei detritivori invertebrati durante il periodo di studio estivo.

di componenti del fenomeno il cui range è inferiore alla più piccola distanza disponibile per il calcolo del semivariogramma. Ciò sta ad indicare che sebbene la scala utilizzata sia adeguata a descrivere un trend generale sono necessari approfondimenti su scala più ridotta.

L'andamento delle isoplete (*Figura 4.23 B*) mostra che i pattern spaziali della distribuzione della diversità in specie dei detritivori sono confrontabili con quelli del tasso di decomposizione del detrito fogliare. La variabilità spaziale del processo di decomposizione del detrito fogliare all'interno dell'habitat studiato riflette anche un'eterogenea distribuzione della diversità in specie degli invertebrati che direttamente sono interessati in questo processo ecosistemico. Ciò sta ad indicare la dipendenza di una funzione dell'ecosistema da un suo parametro strutturale, infatti una relazione lineare positiva è stata osservata tra questi due parametri uno strutturale (H_s) e l'altro funzionale (K) dell'ecosistema considerato (*Figura 4.24*).

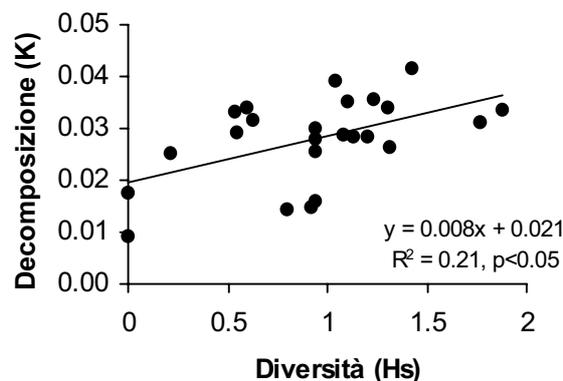


Figura 4.24 Relazione tra la diversità di specie (indice di Shannon, H_s) della comunità di invertebrati detritivori e il tasso di decomposizione (K) nei siti di campionamento relativamente alla stagione estiva.

Poiché funzionalmente la comunità di detritivori mantiene la stessa struttura indipendentemente dal valore della diversità in specie (*Figura 4. 25*), la relazione positiva è legata all'aumento del numero di taxa associato all'incremento dell' H_s .

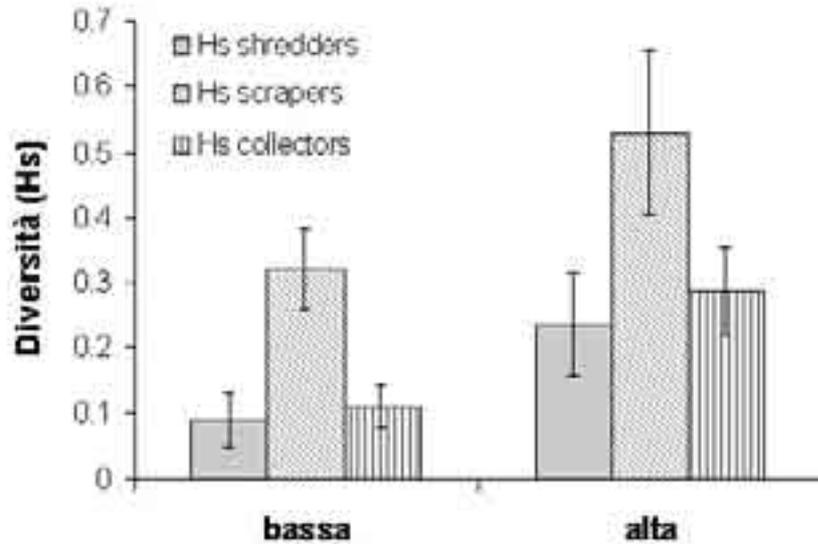


Figura 4. 25 Diversità di specie del gruppo funzionale degli shredder, degli scraper e dei collectors nei siti con Hs dell'intera comunità di detritivori minore di 1 (diversità bassa) e maggiore di 1 (diversità alta)

Quindi, differentemente da quanto affermato dalla ipotesi della ridondanza delle specie (Walker 1992, Lawton 1994, Mikola and Setälä, 1998) anche quando tutti i gruppi funzionali sono rappresentati, il funzionamento dell'ecosistema sembra dipendere dalla diversità in specie. D'altra parte le specie differiscono nei tassi e nelle velocità con cui processano le risorse, per cui, cambiamenti nella composizione in specie possono alterare i processi ecosistemici poiché cambiano le caratteristiche funzionali del biota (Chapin et al 1997).

I risultati sembrano supportare la "rivet hypothesis" (Erlich e Erlich 1981, Vitousek e Hooper 1994, Mikola e Setälä 1998) la quale prevede una diminuzione del funzionamento dell'ecosistema con la riduzione del numero di specie.

Come già è stato messo in evidenza (Mikola e Setälä 1998) la spiegazione meccanicistica della relazione tra diversità in specie e funzionamento dell'ecosistema può essere complicata da formulare per sistemi con diversi livelli trofici.

Colonizzazione microfungina e interazione microfunghi-detritivori durante il processo di decomposizione.

La richiesta di ossigeno dei frammenti fogliari è più elevata nel periodo maggio-luglio rispetto al periodo gennaio-marzo, sia relativamente ai pacchi protetti che a quelli non protetti (*Tabella 4.16*). La comunità microbica è metabolicamente più attiva durante il periodo estivo come conseguenza della temperatura più elevata.

Tabella 4.16 Richiesta di ossigeno ($\text{mg g}^{-1}\text{h}^{-1}$) dei pacchi fogliari protetti (P) e non protetti (NP) mediamente registrata nei siti di campionamento nei due periodi di studio (in alto). One-way ANOVA delle richieste di ossigeno nei due periodi di studio relativamente ai pacchi protetti (P) e non protetti (NP) (in basso).

Tempo	Tratt.	NP		P	
		media	E.S.	media	E.S.
	gennaio-marzo	0.806	0.179	0.883	0.159
	maggio-luglio	1.813	0.190	1.360	0.174

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
P	1	5.258	120	0.627	8.390	4.49E-03
NP	1	28.256	120	0.563	50.232	9.87E-11

La differenza tra i due periodi di campionamento è più accentuata per i pacchi non protetti rispetto al detrito protetto. Inoltre durante il periodo estivo la quantità di ossigeno consumato dai pacchi colonizzati dai macrodetritivori è maggiore rispetto a quello misurato sui pacchi protetti (ANOVA $F_{1,132}=8.62$ $p<0.05$), mentre la differenza non è significativa durante l'inverno. Questi risultati suggeriscono che l'attività trofica dei detritivori, più abbondanti durante il periodo estivo, influenza positivamente l'attività microbica del substrato vegetale.

Tra i microrganismi, i funghi sembrano essere i principali responsabili della decomposizione del detrito vegetale nei corpi d'acqua (Gessner e Chauvet 1994), sia attraverso un'attività diretta di decomposizione sia mediante la modificazione del substrato in una risorsa trofica più conveniente per i detritivori (Bärlocher 1985, Suberkropp 1992b).

Durante il periodo estivo dai pacchi fogliari prelevati al 40° giorno di immersione sono state isolate 56 unità tassonomiche fungine, la maggior parte identificate a livello di specie (Tabella 4.17).

Tabella 4.17 Specie fungine isolate dai pacchi fogliari protetti e non protetti dopo 40 giorni di colonizzazione durante il periodo di campionamento estivo.

Penicillium	Cod. rif.	Cladosporium	Cod. rif.
<i>Penicillium arenicola</i>	1	<i>Cladosporium cladosporioides</i>	1
<i>Penicillium atramentosum</i>	2	<i>Cladosporium herbarum</i>	2
<i>Penicillium bilaii</i>	3	<i>Cladosporium sphaerospermum</i>	3
<i>Penicillium brevicompactum</i>	4		
<i>Penicillium citrinum</i>	5	Fusarium	
<i>Penicillium corylophilum</i>	6	<i>Fusarium fusarioides</i>	1
<i>Penicillium janthinellum</i>	7	<i>Fusarium pallidoroseum</i>	2
<i>Penicillium miczinskii</i>	8	<i>Fusarium stilboides</i>	3
<i>Penicillium ochrochloron</i>	9		
<i>Penicillium oxalicum</i>	10	Sphaeropsidales	
<i>Penicillium purpurogenum</i>	11	Sphaeropsidales sp1	1
<i>Penicillium simplicissimum</i>	12	Sphaeropsidales sp2	2
<i>Penicillium velutinum</i>	13	Sphaeropsidales sp3	3
<i>Penicillium waksmanii</i>	14	Sphaeropsidales sp4	4
Penicillium sp1	15		
Penicillium sp2	16	Trichoderma	
Penicillium sp3	17	<i>Trichoderma hamatum</i>	1
Penicillium sp4	18	<i>Trichoderma harzianum</i>	2
Penicillium sp5	19	<i>Trichoderma polysporum</i>	3
Penicillium sp6	20	<i>Trichoderma speudokoningii</i>	4
Penicillium sp7	21		
Penicillium sp8	22	Altri taxa	
		<i>Arthrinium phaeospermum</i>	1
Alternaria		Ascomicete +Sphaero	2
<i>Alternaria alternata</i>	1	<i>Chaetomium globosum</i>	3
<i>Alternaria tenuissima</i>	2	<i>Curvularia clavata</i>	4
Alternaria sp	3	<i>Cylindrocarpon ianthotele</i>	5
		<i>Epicoccum nigrum</i>	6
Ascomicete		<i>Gliocladium roseum</i>	7
Ascomicete sp1	1	Volutella sp	8
Ascomicete sp2	2	Mic non frutt ialino	9
Ascomicete sp3	3	Mic non frutt pigmentato	10
		Mic non frutt rosso	11
Aspergillus			
<i>Aspergillus fumigatus</i>	1		
Aspergillus sp1	2		
Aspergillus sp2	3		

Gli accumuli di detrito organico che come abbiamo già visto possono creare situazioni di ipossia o di anossia influenzano negativamente la comunità microfungina e quindi i tassi di decomposizione. Infatti è stato osservato che il numero di taxa sui pacchi e la densità di biomassa fungina per unità di biomassa nel sedimento del sito di campionamento diminuiscono all'aumentare del contenuto in materia organica nel sedimento del fondo (*Figura 4.26*).

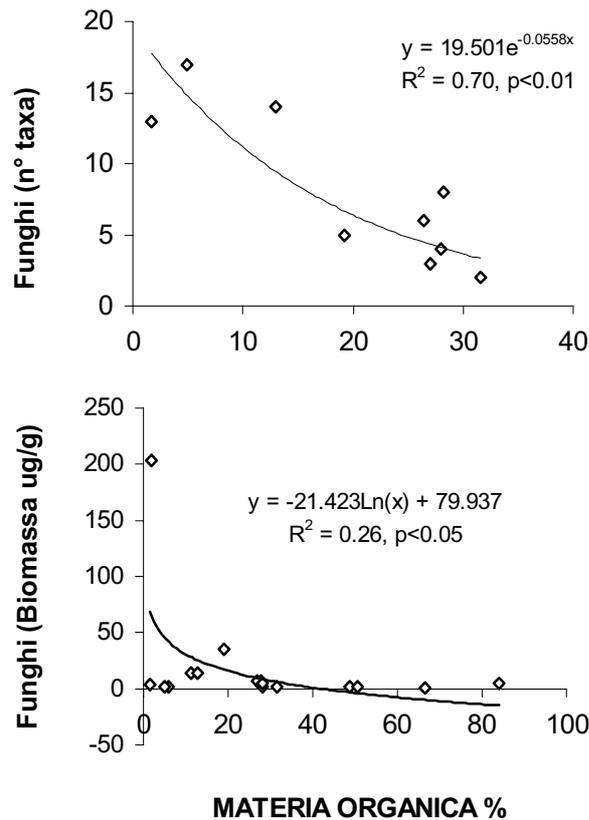


Figura 4.26 Relazione tra il numero di taxa fungini sui pacchi fogliari non protetti (in alto) e della biomassa fungina nei sedimenti (in basso) e il contenuto di materia organica nei sedimenti del fondo.

Sul detrito fogliare colonizzato dai detritivori la comunità microfungina è più ricca in specie, infatti il numero di taxa fungini è maggiore sui pacchi non protetti (two-way ANOVA tra siti, $p < 0.001$, fra trattamenti, $p < 0.05$).

La ricchezza in specie della comunità fungina si riduce all'aumentare della densità di biomassa dei detritivori (*Figura 4.27a*), allo stesso tempo è stato osservato che la differenza tra il numero di taxa fungini presente sui pacchi fogliari colonizzati e quello presente sui

pacchi protetti è correlata negativamente con la densità di biomassa dei macrodetritivori per unità di biomassa fogliare (Figura 4.27b)

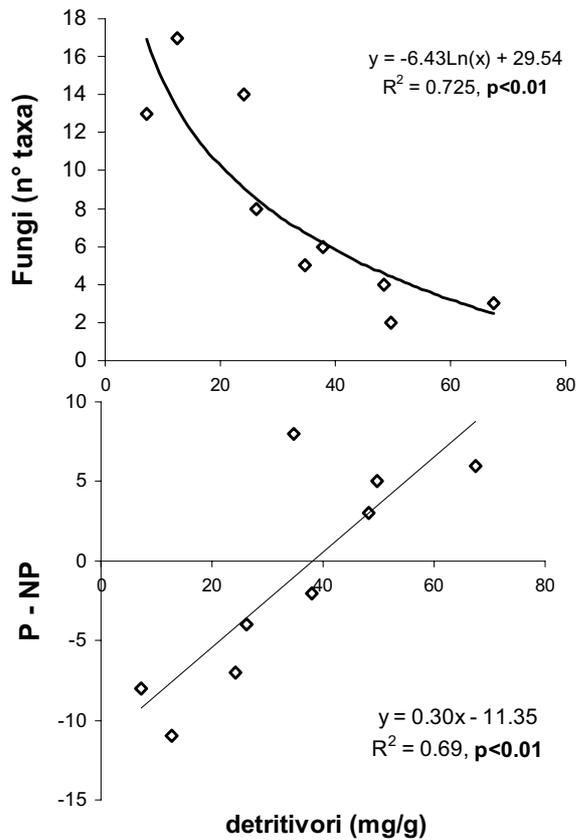


Figura 4.27 (a) Relazione tra il numero di taxa fungini e la densità di biomassa dei detritivori sui pacchi fogliari. (b) Relazione tra la differenza del numero di taxa fungini presenti sul detrito protetto (P) e non protetto (NP) e la densità di biomassa dei detritivori in ciascun sito.

Lubchenco (1978) osserva che la ricchezza in specie delle prede aumenta in conseguenza di un moderato grazing da parte dei predatori, ma declina in seguito ad un intenso grazing. I risultati osservati suggeriscono che a basse densità di invertebrati l'interazione detritivori – microfunghi - detrito risulta in un incremento del numero di specie di decompositori microbici presenti sul substrato fogliare. Questo surplus di specie, però, diminuisce all'aumentare della pressione di grazing dei detritivori fino ad annullarsi, per densità animali elevate la tendenza si inverte e il detrito colonizzato dagli invertebrati presenta un numero di taxa fungini inferiore a quello presente sul detrito protetto. Quindi in

conseguenza di una elevata pressione di grazing l'effetto dei detritivori sui microfunghi è quello di potenti predatori che eliminano individui e specie, ma anche di competitori per il substrato che ingeriscono insieme ai funghi. Gli invertebrati detritivori possono essere considerati predatori "anomali", essi infatti preferendo i patch colonizzati dai funghi, ingeriscono non solo le prede ma anche le loro celle (Caswell 1978, Cummins e Klug, 1979, Barlocher e Kendrick, 1980) modificando la disponibilità di substrato da colonizzare. Il grazing dei macrodetritivori risulta in una progressiva distruzione di "celle" (Caswell, 1978) o patch (Yodzis, 1978), questo è confermato dal fatto che il numero di taxa fungini presenti sul substrato fogliare dopo 40 giorni di immersione non è correlato con il numero o la biomassa dei detritivori presenti allo stesso stage successionale. Quando invece il numero medio o biomassa media dei detritivori sono utilizzati la correlazione è fortemente significativa. Considerazioni analoghe possono essere fatte relativamente al surplus di specie fungine sui pacchi colonizzati rispetto ai pacchi protetti.

Quindi, la riduzione del substrato detritico dovuta a un'intensa attività degli animali limitando la capacità dei funghi di ricrescere dopo il grazing può determinare una riduzione della colonizzazione fungina sul detrito fogliare. E' noto che i grazer sono capaci di influenzare la composizione della comunità delle loro prede oltre che direttamente attraverso la rimozione fisica delle specie, anche indirettamente andando ad agire sulla disponibilità di risorse (Proulx e Mazumder, 1998). Sul detrito questo non è strettamente vero nella fase iniziale del processo decompositivo quando l'attività dei grazer può invece promuovere la colonizzazione fungina. Inoltre, quando l'attività di grazing è così bassa da non ridurre in modo rilevante il substrato fogliare, è possibile l'effetto opposto, come è stato precedentemente osservato.

L'importanza del controllo top-down della biodiversità è stata più volte messa in evidenza, sia per piante ed erbivori (Tansley e Adamson 1925, Lubcenko 1978, Noy-Meir 1995, Carter et al. 1995), sia per erbivori e predatori (Paine 1966, Connell 1972), sia per decompositori e detritivori (Barlocher 1980). La pressione predatoria può quindi essere considerata una delle più importanti forme di perturbazione (Trémont 1994) e uno dei maggiori effetti delle perturbazioni è l'alterazione dei rapporti di competizione e la riduzione dell'esclusione competitiva (Huston, 1979). La predazione o il grazing può modificare le caratteristiche biotiche e abiotiche degli ecosistemi modificando il numero

globale e la diversità in specie degli organismi, le conseguenze sono ben documentate per le comunità di piante (Lowery 1969, Lynch e Shapiro 1981, Leibold 1989, Sterner 1989, Mazumder et al. 1990), è invece disponibile un minor numero di dati sull'effetto dell'attività dei detritivori sulla composizione della comunità di funghi decompositori (Bärlocher, 1980). Detritivori e funghi sembrano in rapporto di preda-predatore e di competitori contemporaneamente.

E' noto che i detritivori preferiscono il detrito condizionato a quello non condizionato, sono in grado di localizzare patch di cibo preferito in un ambiente eterogeneo (Rossi 1979, 1983, Graça 1992) e di consumare in maniera differenziale i funghi distribuiti sulla stessa foglia. D'altra parte è stato dimostrato che i funghi differendo in palatabilità e qualità (Suberkropp et al 1983, Rossi e Fano 1979) rappresentano prede più o meno appetibili per i detritivori.

I risultati suggeriscono che i detritivori sono in grado di discernere tra specie di uno stesso genere e di agire selettivamente su alcune; dal confronto tra detrito protetto e non protetto emerge chiaramente che alcune specie fungine sono eliminate dalla predazione dei detritivori, mentre la presenza di altre è subordinata a tale attività (*Figura 4.28*). La capacità di selezionare influenza in maniera significativa non solo la composizione in specie della comunità microfungina presente sul detrito fogliare ma anche la struttura, le specie della comunità microfungina presente sul detrito protetto sono infatti distribuite più omogeneamente (evenness più alta) e quindi in definitiva più diversa (*Tabella 4.18*).

Tabella 4.18 Diversità di specie della comunità fungina isolata dai pacchi protetti (P) e dai pacchi non protetti (NP).

	NP	P
n° taxa	7.89	6.89
Hs	1.59	1.71
evenness	0.84	0.91

A supporto di questa capacità dell'attività trofica dei detritivori vi è anche il fatto che la densità di biomassa fungina presente nel sedimento del fondo è correlata positivamente con il numero di colonie e con il numero di taxa fungini che colonizzano il substrato fogliare protetto (P) ($r=0.78$, $p<0.05$; $r=0.93$ $p<0.001$ rispettivamente). Quindi i pacchi protetti dal

grazing dei detritivori presentano una buona correlazione tra numero di taxa presenti e la biomassa dei funghi presenti sul sedimento del fondo. Questo infatti come i pacchi fogliari protetti non è pascolato.

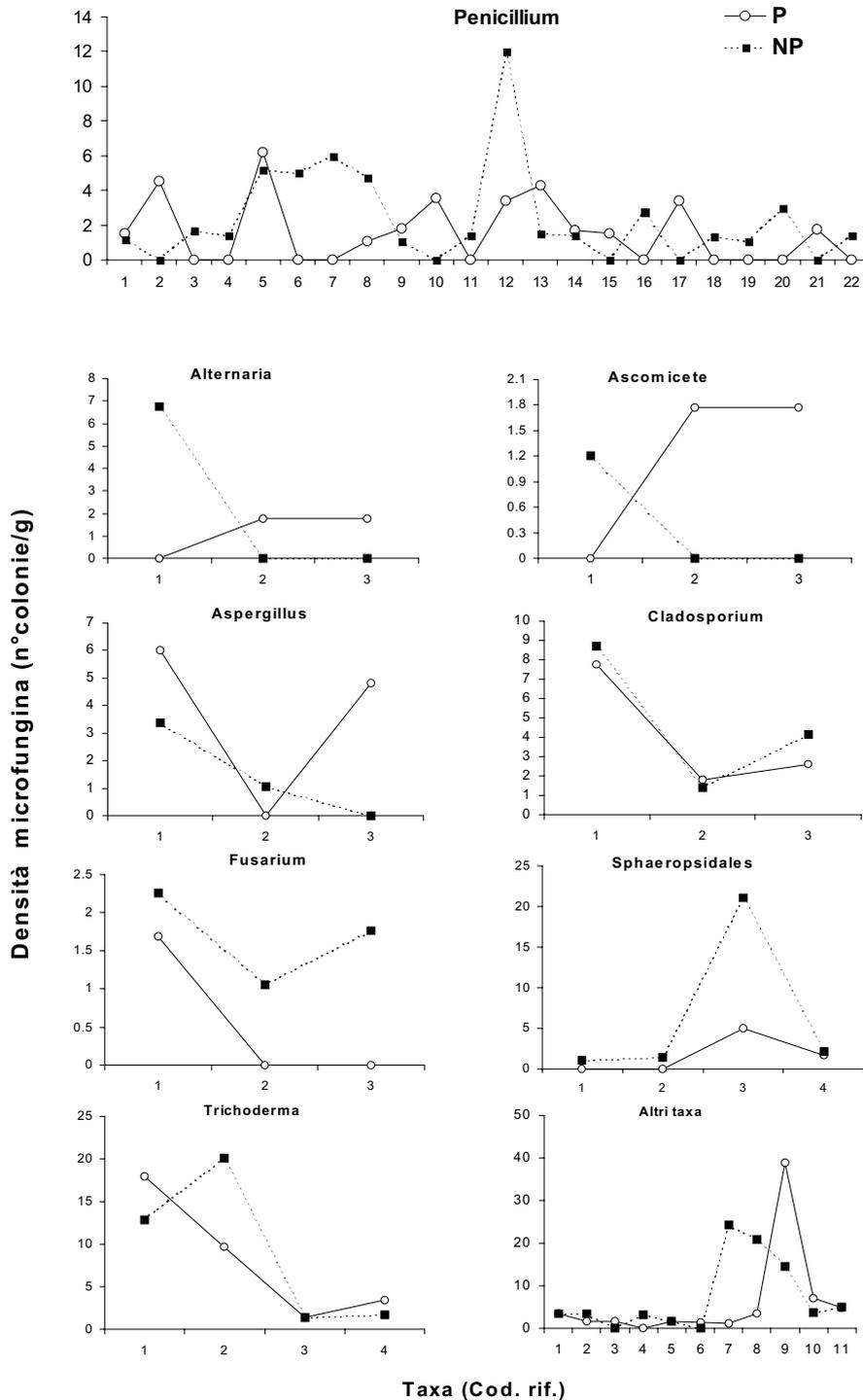


Figura 4.28 Densità dei vari taxa microfungini nell'ambito di ciascun genere relativamente ai pacchi protetti (P) e ai pacchi non protetti dalla colonizzazione dei detritivori. Ciascun taxon è individuato da un codice (Cod. rif.) che fa riferimento alla tabella 4.17.

Nei campioni protetti, in assenza di detritivori la velocità del processo di decomposizione aumenta con la ricchezza in specie della comunità microfungina. Nei campioni non protetti la presenza dei detritivori coincide con una maggiore ricchezza in specie di funghi, ma inverte l'andamento della correlazione tra tasso decompositivo e ricchezza in specie fungine (Figura 4.29).

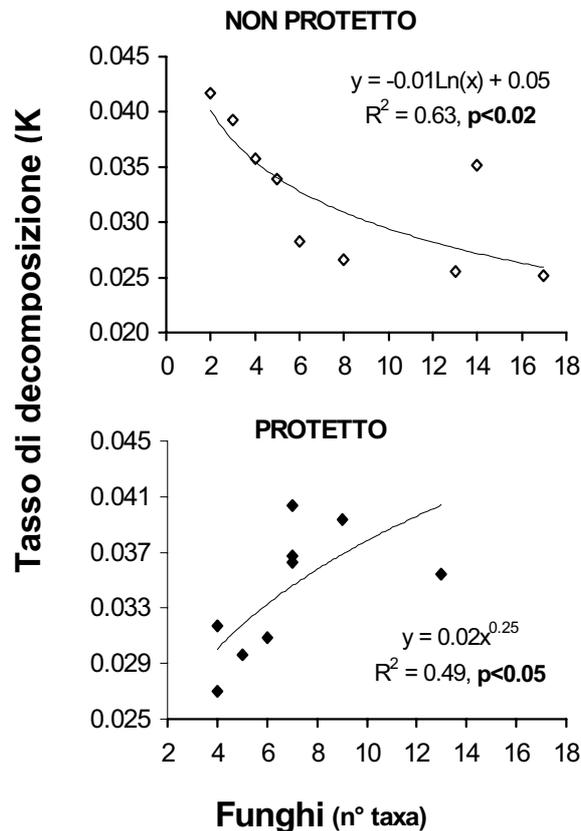


Figura 4.29 Relazione tra il numero di taxa fungini e il tasso di decomposizione dei pacchi fogliari protetti e non protetti.

In assenza di grazing da parte dei detritivori la velocità del processo di decomposizione aumenta con la ricchezza in specie della comunità microfungina, quindi le comunità di decompositori più ricche sono anche le più efficienti. Anche la relazione inversa tra la densità di biomassa fungina e il contenuto in materia organica dei sedimenti del fondo supporta questa ipotesi. In presenza dei colonizzatori invertebrati, le comunità microfungine ricche di specie sono invece poco efficienti, il grazing dei detritivori modificando la composizione tassonomica ne riduce l'efficienza decompositiva.

Ad elevate densità gli invertebrati compensano il rallentamento del processo dovuto alla riduzione della ricchezza fungina con la loro attività di frammentazione del detrito fogliare.

I detritivori invertebrati svolgono nel consumo dei pacchi fogliari un doppio ruolo, uno indiretto attraverso la modificazione qualitativa e quantitativa della comunità fungina, e uno diretto attraverso la frammentazione del detrito fogliare. In questo studio il detrito colonizzato dai macroinvertebrati bentonici non si decompone più velocemente del detrito protetto facendo sembrare marginale il ruolo diretto dei detritivori invertebrati nella decomposizione dei pacchi fogliari di *P. australis*.

Influenza della fascia ripariale lacustre sul processo decompositivo

Sebbene le relazioni tra perdita in peso del materiale fogliare, detritivori e microflora fungina sembrano spiegare il meccanismo della decomposizione è necessario comprendere come il processo sia regolato a livello sistemico ed il ruolo della complessità dell'habitat in relazione all'eterogeneità spaziale presentata dal processo.

La dinamica del processo di decomposizione è influenzata dalla disponibilità e dalla distribuzione del detrito organico nelle aree che forniscono il prodotto primario.

Come è già stato detto i sistemi lacustri di piccole dimensioni sono particolarmente dipendenti dalla produzione alloctona che dal bacino di drenaggio e soprattutto dalle coste si riversa nel corpo d'acqua. La fascia ripariale di un sistema lacustre rappresenta l'interfaccia tra gli ambienti acquatico e terrestre. La valutazione della superficie di contatto tra i due habitat è un indice dell'influenza che le aree terrestri più prossime al corpo d'acqua esercitano sui processi ecosistemici. A tale scopo è stata analizzata la complessità della linea di costa del Lago di Vico e la copertura della vegetazione ripariale della zona costiera che direttamente influenza ciascuno dei siti di studio litoranei. In tale prospettiva il limite di 300 metri individuato dalla rottura di pendenza nella relazione tra perimetro e unità di stima può rappresentare la scala d'indagine più adatta allo studio specifico delle caratteristiche della costa. Tale unità di misura rappresenta l'unico punto in comune alle due rette che individuano i due differenti livelli di eterogeneità morfologica che rivela il profilo ripariale quando è analizzato in maniera multiscale; in tal senso essa rappresenta l'unica scala di indagine che nel caso specifico del lago studiato ci permette di non trascurare sia la complessità rivelata su piccola scala sia quella rivelata a scale maggiori.

Nel calcolo dei valori di frattale del profilo costiero e di copertura vegetale per le singole stazioni di campionamento litoranee è stata quindi adattata una scala d'indagine caratterizzata da un range di 300 m.

Attorno a ciascun sito è stata individuata un'area delimitata da un cerchio con diametro di 300 metri, quindi per ciascun sito è stata valutata la dimensione frattale della linea di costa inscritta nel cerchio.

Insieme alla complessità geometrica della costa, la copertura di vegetazione ripariale e la distanza dalla costa determinano la quantità e la qualità dell'afflusso di detrito al sistema acquatico. A parità di copertura più la costa è frastagliata (frattale alto) maggiore è la superficie di contatto con il sistema acquatico e quindi maggiore è l'influenza dell'ambiente esterno. Inoltre il detrito che entra all'interno dell'ecosistema acquatico attraverso la zona litorale si accumula sul fondo in modo differenziale in funzione della distanza dalla costa.

L'analisi delle interazioni intercorrenti tra processo decompositivo e singoli parametri caratteristici della fascia costiera non ha mostrato alcuna relazione statisticamente significativa (distanza: $r=0.386$, n.s.; NDVI: $r=0.03$, n.s.; frattale: $r=0.42$ n.s.).

Per valutare l'influenza combinata di questi parametri sul processo di decomposizione è stato sviluppato un indice sintetico. Come indice dell'influenza della fascia costiera in un punto è stata usata una misura direttamente proporzionale alla complessità della costa (D =dimensione frattale) ed alla copertura della vegetazione (NDVI) ed inversamente proporzionale alla distanza del punto dalla costa (d). in questo modo è stato calcolato un indice d'impatto ripariale" con la seguente formula:

$$RL = D/d \cdot NDVI$$

L'interazione di queste caratteristiche concorre a determinare la velocità del processo di decomposizione e l'efficienza con cui il detrito è smaltito dal fondo del lago. La velocità del processo di decomposizione presenta una relazione parabolica con l'indice ripariale (*Figura 4.30*). La parte iniziale della curva evidenzia implicitamente una diretta relazione substrato – velocità (Saunders 1976): all'aumentare dell'RL (che risulta direttamente proporzionale al grado di copertura vegetale e alla complessità della costa) e quindi degli input potenziali di materiale alloctono, si osserva un incremento nel tasso decompositivo. L'inversione di tendenza che si osserva per valori elevati di RL (cioè elevata distanza o elevato grado di copertura vegetale e complessità costiera) corrisponde a condizioni estreme degli apporti di CPOM (scarsi o nulli per i siti a maggior distanza dalla costa; accumuli anomali di materia organica e quindi condizioni tendenzialmente atossiche per i siti litoranei).

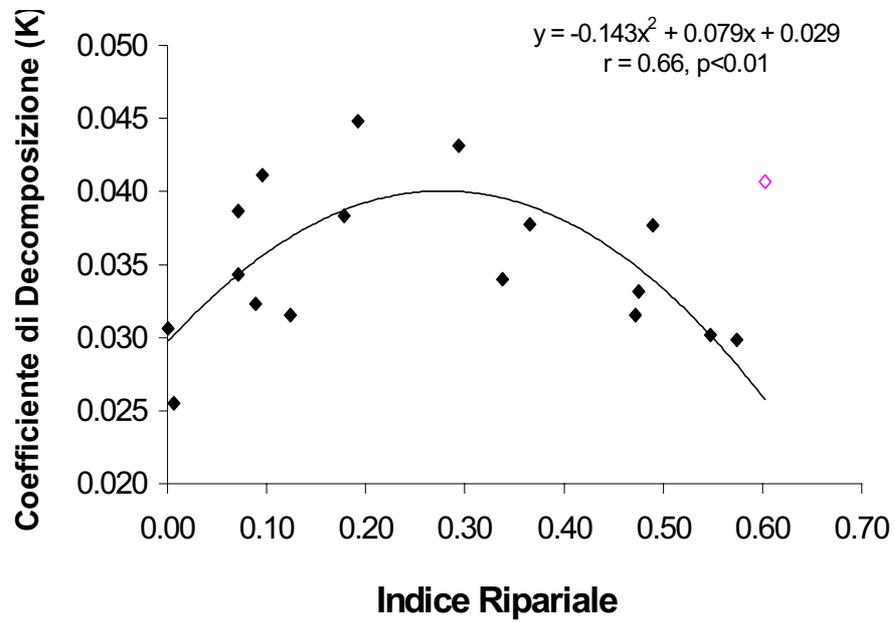


Figura 4.30 Relazione tra la velocità del processo di decomposizione e l'indice ripariale RL.

SINTESI CONCLUSIVA

Il lavoro di tesi mostra che se su scala regionale sono le variazioni climatiche a spiegare la maggior parte della variabilità dei tassi decompositivi, su scala locale una porzione significativa delle variazioni spaziali nella decomposizione di un substrato fogliare sembra essere spiegata dall'influenza che alcuni fattori intrinseci all'habitat possono esercitare sugli operatori biotici del processo. Detritivori invertebrati e decompositori microbici risentono infatti delle condizioni dell'ambiente bentonico e mostrano un reciproco controllo interattivo.

La distribuzione spaziale dei tassi del processo decompositivo e della sua variabilità temporale così come quella di molti parametri connessi (materia organica nei sedimenti, densità dei detritivori, diversità della comunità di detritivori) presentano una struttura spaziale ben definita. Le mappe di tali parametri, quando spazialmente dipendenti, definiscono un mosaico funzionale che individua una nuova "geografia" funzionale dell'habitat: aree con diversi valori di attività biologica si susseguono secondo determinate direttrici e zone caratterizzate da differenti livelli di variabilità identificano altrettanti sub-habitat. L'analisi delle mappe geostatistiche evidenzia aspetti utili anche ai fini gestionali. Zone di facile propagazione degli eventi perturbativi sono evidenti assieme ad altre zone di imprevedibilità ecologica. Le mappe possono consentire di prevedere la velocità di propagazione delle perturbazioni intra-habitat, aree di particolare fragilità di funzionamento, di struttura ecologica e fisico-biologica.

La variabilità spaziale del processo di decomposizione del detrito fogliare all'interno dell'habitat studiato riflette quindi un'eterogenea distribuzione dei fattori intrinseci, sia abiotici che biotici, in esso coinvolti, ma il meccanismo rilevante nella determinazione di tale variabilità è funzione della scala di osservazione.

Su piccola scala la relazione tra detritivori e funghi sporulanti sul detrito spiegano la locale variabilità del processo. Su più ampia scala la relazione tra decomposizione e diversità in specie dei detritivori sembra spiegare i pattern spaziali osservati i quali sono anche influenzati dalle caratteristiche della zona d'interfaccia coinvolta nei movimenti di detrito dall'ambiente terrestre a quello acquatico.

Il detrito vegetale di origine alloctona rappresenta una risorsa energetica fondamentale in ecosistemi lacustri come quello studiato. Il tasso decompositivo cresce all'aumentare

della disponibilità di substrato e di enzima, tuttavia, gli accumuli di detrito organico che si generano quando l'input di materiale vegetale supera l'output possono generare condizioni restrittive per il processo di decomposizione. Caratteristiche come la geometria frattale del profilo della costa, la distanza dalla linea di costa, e il grado di copertura della vegetazione sono fattori importanti nel determinare il tipo e la magnitudine degli apporti di detrito alloctono e conseguentemente nella determinazione dei tassi di decomposizione. Un indice ($RL=(D/d)*NDVI$) è stato predisposto per integrare i tre aspetti sopracitati in un unico termine utile alla previsione dei comportamenti ecosistemici in punti non campionati. La relazione parabolica osservata assegna grande importanza alle caratteristiche degli ambienti confinanti. Infatti, se consideriamo costante la copertura di vegetazione (NDVI), la dimensione frattale della linea di costa (D) e la distanza dalla linea di costa (d) diventano fattori importanti nell'influenzare la velocità della decomposizione. Al crescere del rapporto tra dimensione frattale e distanza dalla costa (D/d) cresce il tasso di decomposizione (K) fino al raggiungimento di una geometria ottimale che massimizza la velocità del processo. Potrebbe essere una geometria della linea di costa che favorisce gli scambi d'acqua e la ritenzione del detrito. Quando D/d diventa troppo grande la geometria della linea di costa diventa troppo chiusa e potrebbe causare il ristagno delle masse d'acqua. Lo stesso effetto si può avere con un rapporto D/d costante ma con copertura di vegetazione troppo elevata che può determinare un eccesso di apporti organici e quindi la saturazione del sistema. Inoltre nell'evoluzione del canneto la progressione delle zolle di *Phragmites* è accompagnata da elevati NDVI e causa una modificazione della geometria della costa con un aumento della complessità (D). La relazione quantitativa osservata tra l'indice RL e i tassi di decomposizione conferisce generalità alle mappe costruite con la metodica puntualizzata in questo lavoro che resta quindi un prodotto centrale del lavoro stesso. La distribuzione spaziale di un processo è una caratteristica dell'ambiente così come lo sono i tassi del processo stesso e mappe spaziali di questo possono costituire uno strumento gestionale di particolare rilievo. Infatti il tipo di uso o le variazioni nell'uso di un particolare ambiente non solo non possono prescindere dalla conoscenza della funzionalità delle attività ecosistemiche su l'area ecosistemica considerata ma, come questo studio ha messo in evidenza, devono anche fare i conti con le caratteristiche all'interfaccia dei confini.

BIBLIOGRAFIA

- Allen, T. F. H., and Hoekstra, T. W. 1992. *Toward a unified ecology*. Columbia University Press, New York.
- Allen, T. F. H., and Starr, T. B. 1982. *Hierarchy: perspectives for ecological diversity*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Anderson, R. M., Gordon, D. M., Crawley, M. J. and Hassel, M. P. 1982. Variability in the abundance of animal and plant species. *Nature* 296: 245-248.
- Anderson, P., Davidson, C. M., Littlejohn, D. and Ure, A. M. 1994. Extraction of ergosterol from peaty soil and determination by high performance liquid chromatography. *Talanta* 41: 711-720.
- Angelstam, P. L. Hansson, and S. Pehrsson, 1987. Distribution borders of field mice *Apodemus*: the importance of seed abundance and landscape composition. *Oikos* 50: 123-130.
- Armstrong, M. and Jabin R. 1981. Variogram model must be positive-definite. *Mathematical geology*, 13: 455-459.
- Arsuffi T.L. and K. Suberkropp, 1984. Leaf processing capabilities of aquatic hyphomycetes: interspecific differences and influence on shredder feeding preferences. *Oikos* 42: 144-154.
- Arsuffi T.L. and K. Suberkropp, 1986. Growth of two stream caddisflies (Trichoptera) on leaves colonized by different fungal species. *J.N. Am. Benthol. Soc.* 5: 297-305.
- Arsuffi T.L. and K. Suberkropp, 1988. Effects of fungal mycelia and enzymatically degraded leaves on feeding and performance of caddisfly (Trichoptera) larvae. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 7: 205-211.
- Arsuffi T.L. and K. Suberkropp, 1989. Selective feeding by shredders on leaf-colonizing stream fungi: comparison of macroinvertebrate taxa. *Oecologia* 79: 30-37.
- Asram, G., E. T. Kanemasu, R. D. Jackson, P. J. Pinter, 1985. Estimation of total above ground phytomass production using remotely sensed data. *Remote Sens. Environ.* 17:211-220.
- Azam F. and J.W. Ammerman, 1984. The cycling of organic matter by bacterioplankton in pelagic marine ecosystems: Microenvironmental considerations, pp. 345-360. In: *Flows of energy and materials in marine ecosystems: Theory and practice*. NATO Conf. Ser. 4, Mar. Sci. V. 13 Plenum.
- Baldy, V., M. O. Gessner and E. Chauvet, 1995. Bacteria, fungi and the breakdown of leaf litter in a large river. *Oikos* 74: 93-102.
- Barbanti, L., Bonomi, G., Carollo, A., Chiaudani, G., Ferrari, I., Gerletti, M., Nocentini, A. M., Ruggiu, D., Tonolli, L. 1971. *Limnologia ed ecologia dei laghi di Bolsena, Bracciano, rasimeno e Vico: situazione attuale e prevedibili conseguenze derivanti da una loro utilizzazione multipla*. Ist. Ital. Idrobiol., Verbania Pallanza.
- Barbanti, L., 1969. Lago di Vico: rilevamento batimetrico e note geomorfologiche. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 25: 117-139.
- Baret, F. and A. Oliosio, 1989. Estimation a partir de mesures de reflectance spectrale du rayonnement photosynthetiquement actif absorbe par une culture de ble.
- Barlett, M. S. 1947. The use of transformations. *Biometrics* 3: 39-52.
- Barlett, M. S. 1975. *The statistical analysis of spatial pattern*. Chapman and Hall, London.
- Bärlocher F., 1980. Leaf-eating invertebrates as competitors of aquatic hyphomycetes. *Oecologia* 47: 303-306.
- Bärlocher F., 1982a. Conidium production from leaves and needles in four streams. *Can. J. Bot.* 60: 1487-1494.

- Bärlocher F., 1982b. The contribution of fungal enzymes to the digestion of leaves by *Gammarus fossarum* Koch (amphipoda). *Oecologia* 52: 1-4.
- Bärlocher F., 1985. The role of fungi in the nutrition of stream invertebrates. *Bot. J. Linn. Soc.* 91: 83-94.
- Bärlocher F., 1990. Factors that delay colonization of fresh alder leaves by aquatic hyphomycetes. *Arch. Hydrobiol.* 119 (3): 249-255.
- Bärlocher F., 1991. Fungal colonization of fresh and dry alder leaves in the River Teign. *Nova Hedwigia* 52: 349-357.
- Bärlocher F., 1992. Effects of drying and freezing autumn leaves on leaching and colonization by aquatic hyphomycetes. *Freshwater Biology* 28: 1-7.
- Bärlocher F. and B. Kendrick, 1973a. Fungi and food preferences of *Gammarus pseudolimnaeus*. *Arch. Hydrobiol.* 72: 501-516.
- Bärlocher F. and B. Kendrick, 1973b. Fungi in the diet of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda). *Oikos* 24: 295-300.
- Bärlocher F. and B. Kendrick, 1974. Dynamics of the fungal populations on leaves in a stream. *J. Ecol.* 62: 761-791.
- Bärlocher F. and B. Kendrick, 1975a. Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* (amphipoda) feeding on fungal mycelium or autumn-shed leaves. *Oikos* 26: 55-59.
- Bärlocher F. and B. Kendrick, 1975b. Leaf-conditioning by microorganisms. *Oecologia* 20: 359-362.
- Bärlocher F. and B. Kendrick, 1981. Role of aquatic hyphomycetes in the trophic structure of streams. In: D.T. Wicklow and G.C. Carroll (eds), *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*, Marcel Dekker, New York: 743-760.
- Bärlocher F. and C.W. Porter, 1986. Digestive enzymes and feeding strategies of three invertebrates. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 5: 58-66.
- Basset A. and L. Rossi, 1981. Factors affecting the habitat choice of *Baetis rhodani* and *Caenis* sp. (Ephemeroptera): Note II- Role of fungi colonising different leaf detritus. *Rend. Acc. Naz. Lincei. Serie VIII, LXXI*: 214-221.
- Cordella, A. P. 1981. I laghi italiani e il problema dell'eutrofizzazione. "Le Scienze" Dic. 24-33.
- Basset, A. and Rossi, L. 1984. Leaf processing in stream and lakes of central Italy: role of some environmental factors. *Atti Acc. Lincei Rend. Fis. – S. VIII, vol. LXXVII*: 196-204.
- Bazzanti, M., Seminara, M., and Tamorri, C. 1994. Depth distribution and relationships to the trophic state of sublittoral and profundal macrobenthos in Lake Vico (Central Italy). *Limnologica* 24: 13-21.
- Bebber, D. 1999. Spatial autocorrelations. *TREE* 14: 196.
- Beiser, M. C., Testa III, S. and Aumen, N. G. 1991. Macroinvertebrate trophic composition and processing of four leaf species in a Mississippi Stream. *Journal of freshwater ecology.* 6: 23-33.

- Bellehumeur, C., Legendre, P. and D. Marcotte 1997. *Plant. Ecol.* 130:89-98
- Belsher, T., A. Meinesz, C. Payri and H. Ben Moussa, 1990. Apport du satellite SPOT à la connaissance des écosystèmes récifaux coralliens. *La Végétation marine de l'île de Moorea, Polynésie Française Oceanologica Acta* 13: 513-524.
- Belsher, T., A. Meinesz, C. Payri and H. Ben Moussa, 1990. Apport du satellite SPOT à la connaissance des écosystèmes récifaux coralliens. *La végétation marine de l'île de Moorea, Polynésie française Oceanologica Acta* 13: 513-524.
- Bernays E.A., 1981. Plant tannins and insect herbivores: an appraisal. *Ecol. Entomol.* 6: 353-360.
- Berrie A.D., 1979. Detritus, microorganisms and animals in fresh water. In: Anderson J.M. & A MacFayden (eds), *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes.* Blackwell Scientific Publications: 323-338.
- Bjarnov N, 1972. Carbohydrases in Chironomus, Gammarus and some trichoptera larvae. *Oikos* 23: 261-263.
- Bliss, C. I. 1941. Statistical problems in estimating populations of Japanese beetle larvae. *J. Econ. Entomol.* 34: 221-232.
- Bock, C. E. 1987. Distribution – abundance relationship of some Arizona landbirds: a matter of scale? *Ecology* 68: 124-129.
- Bocock, K. L., and Gilbert, O. L. 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland condition. *Pl. Soil.* 9: 179-185.
- Boling R.H., Goodman E.D., Van Sickle J.A., Zimmer J.O., Cummins K.W., Petersen R.C. and S.R. Reice, 1975. Toward a model of detritus processing in a woodland stream. *Ecology* 56: 141-151.
- Bormann, F. H., and Likens, G. E. 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem.* Springer-Verlag, New York, New York USA
- Bowen S.H., 1984. Evidence of a detritus food chain based on consumption of organic precipitates. *Bull. Mar. Sci.* 35: 440-448.
- Broadhead, E., and Wapshere, A. J. 1966. *Mesopsocus* populations on larch in England – the distribution and dynamics of two closely related coexisting species of Psocoptera sharing the same food resource. *Ecological Monographs* 36: 328-383.
- Brown P.S. and T.R. Parsons, 1972. The effect of simulated upwelling on the maximization of primary productivity and the formation of phytodetritus. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Suppl.* 29: 1120-1122.
- Bueler C.M., 1984. Feeding preference of *Pteronarcys pictetii* (Plecoptera: Insecta) from a small, acid, woodland stream. *Flor. Entomol.* 67: 393-401.
- Burgess T. M. and Webster R. 1980. Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties. I The variogram and punctual kriging. *Journal of Soil Science.* 31: 315-331.
- Burroug, P. A. 1981. Fractal dimensions of landscapes and other environmental data. *Nature* 294: 240-242.
- Burroug, P. A. 1983. Multiscale sources of spatial variation in soil. I. The application of fractal concepts to nested levels of soil variation. *Journal of Soil Science* 34: 577-597.
- Butler S.K. and K. Suberkropp, 1986. Aquatic hyphomycetes on oak leaves: comparison of growth, degradation and palatability. *Mycologia* 78: 922-928.
- Calder, W. A., III. 1984. *Size, function, and life history.* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Camilleri J.C. and G. Ribí, 1986. Leaching of dissolved organic carbon (DOC) from dead leaves, formation of flakes from DOC, and feeding on flakes by crustaceans in mangroves. *Mar. Biol.* 91: 337-344.

- Cargill A.S. and R.R. Lowry, 1985b. The role of lipids, fungi and temperature in the nutrition of a shredder caddisfly, *Clistoronia magnifica*. J. Inv. Biol. 4: 64-78.
- Cargill A.S. II, Cummins K.W., Hanson B.J. and Lowry R.R., 1985a. the role of lipids as feeding stimulants for shredding aquatic insects. Freshwater Biology 15: 455-464.
- Carlile, D. W., Skalski, J. R., Barker, J. E., Thomas, J. M. and Cullian, V. I. 1989. Determination of ecological scales. Landscape Ecology 2: 203-213.
- Carollo, A., Barbanti, L., Gerletti, M., Chiaudani, G., Ferrari, I., Nocentini, A. M., Bonomi, G., Ruggiu, D., Tonolli, L. 1974. Indagini limnologiche sui laghi di Bolsena, Bracciano, Vico e Trasimeno. . Quaderni IRSA, CNR, n.17: pp. 16-20.
- Carpenter, S. R., 1982. Comparison of equation for decay of leaf litter in tree-hole ecosystems. Oikos 39: 17-22.
- Carter, J. C. H., Taylor W. D. and Tudorancea, C. 1995. A horizontal gradient in zooplankton community structure, and its implications for the relationships among mesozooplankton, microzooplankton, and phytoplankton. Archiv Für Hydrobiologie 133: 197-222.
- Cassie, R. M. 1963. Microdistribution of plankton. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1: 223-252.
- Caswell, H. 1978. Predator-mediated coexistence: a nonequilibrium model. American Naturalist 112: 127-154.
- Chamier A.C. and L.G. Willoughby, 1986. The role of fungi in the diet of the amphipod *Gammarus pulex* (L.): an enzymatic study. Freshwater Biology 16: 197-208.
- Chamier A.C. and P.A. Dixon, 1982a. Pectinases in leaf degradation by aquatic hyphomycetes of leaf packs in a Surrey stream. Oecologia 52: 109-115.
- Chamier A.C. and P.A. Dixon, 1982b. Pectinases in leaf degradation by aquatic hyphomycetes. The enzymes and leaf maceration. J. Gen. Microbiol. 128: 2469-2483.
- Chamier A.C., 1985. Cell-wall-degrading enzymes of aquatic hyphomycetes: a review. Bot. J. Linn. Soc. 91: 67-81.
- Chandrashekar K.R., Shridhar K.R and K.M. Kaveriappa, 1989. Palatability of rubber leaves colonized by aquatic hyphomycetes. Arch. Hydrobiol. 115: 361-369.
- Chapin III, F.S., Walker, B. H., Hobbs, R. J., Hooper, D. U., Lawton, J. H., Sala, O. E., Tilman, D. 1997. Biotic control of the functioning of ecosystems. Science 277: 500-504.
- Chatfield, C. 1984. The analysis of time series: an introduction. Third edition. Chapman and Hall, London, England.
- Chauvaud, S., C. Bouchon and R. Manière, 1998. Remote sensing technique adapted to high resolution mapping of tropical coastal marine ecosystem (coral reef, seagrass beds and mangrove). Int. J. Remote Sensing 19:3625-3639.
- Chauvet E., 1987. Changes in the chemical composition of alder, poplar and willow leaves during decomposition in a river. Hydrobiologia 148: 35-44.
- Chauvet, E., Giani, N. and Gessner, M. O. 1993. Breakdown and Invertebrate colonization of leaf litter in two contrasting stream: significance of oligochaetes in a large river. J. Fish. Aquat. Sci. 50: 488-495.
- Chergui H. and E. Pattee, 1992. Processing of fresh and dry *Salix* leaves in a Moroccan river system. Acta oecol. 13: 291-298.
- Chergui H., 1990. The dynamics of aquatic hyphomycetes in an eastern Moroccan stream. Arch. Hydrobiol. 118: 341-352.
- Connell, J. H. 1961. The influences of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology 42: 710-723.
- Connell, J. H. 1972. Community interaction on marine rocky intertidal shores. Annual Review of Ecology and Systematics 3:169-192.

- Cordella, A. P. 1981. I laghi italiani e il problema dell'eutrofizzazione. "Le Scienze" Dic. 24-33
- Cressie, N. 1985. Fitting variogram models by weighted least squares. *Mathematical geology* 17: 563-586.
- Cuffney T.F., J.B. Wallace and G.J. Lughart, 1990. Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biology* 23: 281-299.
- Cummins K.W., 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annu. Rev. Entomol.* 18: 183-206.
- Cummins K.W., 1974. Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience* 24: 631-641.
- Cummins K.W., 1989. Shredders and riparian vegetation. *Bioscience* 39 (1): 24-30.
- Cummins K.W., Coffman W.P. and P.A. Rolf, 1966. Trophic relations in a small woodland stream. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 16: 627-638.
- Cummins K.W., Klug M.J., Wetzel R.G., Petersen R.C., Suberkropp K.F., Manny B.A., Wuycheck J.C. and F.O. Howard, 1972. Organic enrichment with leaf leachate in experimental lotic ecosystems. *Bioscience* 22: 719-722.
- Cummins, K. W., R. C. Petersen, F. O. Howard, J. C. Wuychuck and V. I. Holt, 1973. The utilization of leaf litter by stream detritivores. *Ecology* 54:336-345.
- Cummins, K. W., and Klug, M. J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 147-172.
- Cummins K.W., and M. A. Wilzbach, 1985. Field procedures for analysis of functional feeding groups of stream invertebrates. *Appalachian Environmental Laboratory, University of Maryland, Frostburg. Cont. No. 1611.*
- Cummins, K. W., Wilzbach, M. A., Gates, D.M., Perry, J.B. and Talliaferro, W. B. 1989. Shredders and riparian vegetation. *BioScience* 39(1): 24-30
- Curtis, J. T. and Macintosh, R. P. 1950. The interrelation of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31: 434-455.
- Daldorph P.W.G. and J.D. Thomas, 1988. The chemical ecology of some British freshwater gastropod mollusc: behavioral responses to short chain carboxylic acids and maltose. *Freshwater Biology* 19: 167-178.
- Darnell R.M., 1964. Organic detritus in relation to secondary production in aquatic communities. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 15: 462-470.
- Darnell R.M., 1967. The organic detritus problem. In: Lauff G.H. (eds), *Estuaries*. Amer. Ass. Adv. Sci. Publ. 83, Washington, D.C.: 374-375.
- Dayton, P., and Tegner, M. J. 1984. The importance of scale in community ecology: a kelp forest example with terrestrial analogs. Pages 457-481 in Price, P. W. Slobodchikoff, C. N. and Gaud, W. S. editors. *A new ecology: novel approaches to interactive systems*. Wiley, New York, USA.
- Denman, K. L., and Powell, T. M. 1984. Effects of physical process on planktonic ecosystems in the coastal ocean. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 22: 125-168.
- Douglas, J. B. 1979. Analysis with standard contagious distributions. *International Co-operative Publishing House, Burtonsville.*
- Dudgeon, D. 1994. The influence of riparian vegetation on macroinvertebrate community structure and functional organization in six new Guinea streams. *Hydrobiologia* 294: 65-85.
- Dunning J. B., B. J. Danielson and H. R. Palliam 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169-175.
- Dyer, M., 1994. The water quality at Lago di Vico during 1992-93. *Science of the total*

- Environment. 171: 77-83.
- Ehrlich P. R. and A. H. Ehrlich, 19981. Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species. Random House.
- Elwood J. W., J. D. Newbold, A. F. Trimble and W. Stark, 1981. The limiting role of phosphorus in a woodland stream ecosystem: effects of P enrichment on leaf decomposition and primary producers. *Ecology* 62: 146-158.
- Ettema C. H., D. C. Coleman, G. Villidis, R. Lowrance and S. T. Rathbun 1998. Spatiotemporal distributions of bacterivorous nematodes and soil resoueces in a restored riparian wetland. *Ecology* 79:2721-2734.
- Fairchild, J. F., T. P. Boyle, E. Robinson-Wilson and J. R. Jones, 1984. Effects of inorganic nutrients on microbial leaf decomposition and mitigation of chemical perturbation. *J. Freshwater Ecol.* 2: 405-416.
- Fairfield Smith, H. 1938. An empirical law describing heterogeneity in the yields of agricultural crops. *J. Agric. Sci.* 28: 1-23.
- Farina, A. 1998. Principles and methods in landscape ecology. Chapman & Hall.
- Farina, A. 1999. *Perspectives in ecology: a glance from the VII*
- Fasham M. J. and Pugh, P. R. 1976. Observation on the horizontal coherence of chlorophyll a and temperature. *Deep-Sea Res.* 23: 527-538.
- Fasham, M. J. 1978. *The application of some stochastic processes to the study of plankton patchiness. In: Steele, J. H. (ed.), Spatial pattern in plankton communities. NATO Conference Series, Marine Sciences Vol. 3. Plenum Press, New York, pp. 131-156.*
- Findlay S.E.G., Meyer J.L. and P.J. Smith, 1986a. Contribution of fungal biomass to the diet of a freshwater isopod (*Lirceus* sp.). *Freshwater Biology* 16: 377-385.
- Findlay S.E.G., Meyer J.L. and P.J. Smith, 1986b. Incorporation of microbial biomass by *Peltoperla* sp. (Plecoptera) and *Tipula* sp. (Diptera). *J. N. Am. Benthol. Soc.* 5: 306-310.
- Findlay S.E.G. and T.L. Arsuffi, 1989. Microbial growth and detritus transformations during decomposition of leaf litter in a stream. *Freshwater Biology* 21: 261-269.
- Fisher S.G. and G.E. Likens, 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecological Monographs* 43: 421-439.
- Forman, R. T. T. and M. Godron, 1986. Landscape ecology. Wiley and Sons, New York.
- Fortin, M. J. and Gurevitch J. 1993. Mantel tests: spatial structure in field experiments. Design and Analysis of Ecological Experiments. (eds.) Sheiner, S. M. and Gurevitch, J. pp. 342-359. Chapman & Hall.
- Franzoi, P., Scialanca, F., Castaldelli, G. 1997. Lago di Vico (Italia Centrale): analisi delle principali variabili fisiche e chimiche delle acque in relazione all'evoluzione trofica. *S.It.E. Atti* 18: 159-160.
- Friberg N. and D. Jacobsen, 1994. Feeding plasticity of two detritivore-shredders. *Freshwater Biology* 32: 133-142.
- Gallardo A. and J. Merino, 1993. Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystem of southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology* 74 (1): 152-161.
- Gardner, R. H., Milne B. T., Turner M. G. and O'Neill R. V. 1987. Neutral models for the analysis of broad landscape pattern. *Landscape Ecology* 1: 19-28
- Gessner M.O. and J. Schwoerbel, 1989. Leaching kinetics of fresh leaf-litter with implications for the current concept of leaf-processing in streams. *Arch. Hydrobiol.* 115: 81-90.
- Gessner, M. O., and Schwoerbel, J. 1991. Fungal biomass associated with decaying leaf litter in a stream. *Oecologia* 87: 602-603.
- Gessner, M. O., Bauchrowitz, M. A., and Escutier, M. 1991. Extraction and quantification

- of ergosterol as a measure of fungal biomass in leaf litter. *Microbial Ecology* 22: 285-291.
- Gessner, M. O. and Chauvet, E. 1993. Ergosterol-to-biomass conversion factors for aquatic hyphomycetes. *Appl. Environ. Microbiol.* 59:502-507.
- Gessner M.O. and E. Chauvet, 1994. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology* 75: 1807-1817.
- Golladay S.W., Webster J.R. and E.F. Benfield, 1983. Factors affecting food utilization by a leaf shredding aquatic insect: leaf species and conditioning time. *Holarct Ecol.* 6:157-162.
- Golladay S.W. and R.L. Sinsabaugh, 1991. Biofilm development on leaf and wood surfaces in a boreal river. *Freshwater Biology* 25: 437-450.
- Graça, M. A. S. 1990. Observations on the feeding biology of two stream-dwelling detritivores: *Gammarus pulex* (L.) and *Asellus aquaticus* (L.) Ph. D. Thesis submitted at the University of Sheffield, Department of Animal & Plant Sciences.
- Graça, M. A. S. 1992. Starvation and food selection by stream detritivores. *Ciênc. Biol. Ecol. Syst.* 12: 27-35.
- Graça M.A.S., 1993. Patterns and processes in detritus-based stream systems. *Limnologia* 23 (2): 107-114.
- Green, B. H., E. A. Simmons and I. Woltjer, 1996. Landscape conservation. Some steps towards developing a new conservation dimension. A draft report of the IUCN-CESP landscape Conservation Working Group. Department of Agriculture, Horticulture and Environment, Wye College, Ashford, Kent, UK.
- Greig-Smith, P. 1952. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of the structure of plant communities. *Ann. Bot.* 16: 293-316.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology.* Univ. of California Press, Berkeley, CA.
- Hanlon R. D. G. and J. M. Anderson, 1980. Influence of macroarthropod feeding activities on microflora in decomposing oak leaves. *Soil. Biol. Biochem.* 12: 255-261.
- Hanski, I. 1982. On patterns of temporal and spatial variation in animal populations. *Ann. Zool. Fenn.* 19: 21-37.
- Hanski, I. and Woiwod, I. P. 1993. Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid population. *J. Anim. Ecol.* 62: 656-668.
- Hargrave B.T., 1970. The utilization of benthic mycoflora by *Hyalella azteca* (Amphipoda). *J. Anim. Ecol.* 39: 427-437.
- Harrison P.G. and K.H. Mann, 1976. Detritus formation from seagrass (*Zostera marina* L.): the relative effects of fragmentation, leaching, and decay. *Limnol. Oceanogr.* 20: 924-934.
- Harvey, P. H., and Pagel, M. D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology.* Oxford University Press, Oxford, England.
- Hasler, A. D. 1975. *Coupling of land and water system.* New York: Springer-Verlag.
- Hassell, M. P., H. N. Comin and R. M. May, 1991. *Spatial structure and chaos in insect population dynamics.* *Nature* 353: 255-258.
- Hatch, S. A. 1996. Concordance of seabird population parameters: analytical methods and interpretation. In: *Studies of High-latitude Seabirds. 4 Trophic Relationships and Energetics of Endotherms in Cold Ocean Systems* pp. 37-48. Canadian Wildlife Service.
- Haurly, L. R., McGowan, J. A. and Wiebe. 1978 Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. Pages 277-327 in J. H. Steele, editor. *Spatial pattern in plankton communities.* Plenum, New York, USA.

- Haydon, D. and Steen H. 1997. The effects of large- and small-scale random events on the synchrony of metapopulation dynamics: a theoretical analysis. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 264: 1375-1381.
- Heard S.B. and J.S. Richardson, 1995. Shredder-collector facilitation in stream detrital food webs: is there enough evidence? *Oikos* 72: 359-366.
- Hengeveld, R. 1979. The analysis of spatial patterns of some ground beetles (col. Carabidae). Pages 333-346 in M. Cormack and J. K. Ord. Editors. *Spatial and temporal analysis in ecology*. International Co-operative Publishing House, Fairland, Maryland. USA.
- Hodkinson, I. D., 1975. Energy flow and organic matter decomposition in an abandoned beaver pond ecosystem. *Oecologia* 21: 131-139.
- Holling, C. S. 1986. The resilience of terrestrial ecosystems: local surprise and global change. Pages 292-317 in W. C. Clark and R. E. Munn, editors. *Sustainable development of the biosphere*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Holling, C. S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecol. Monogr.* 62: 447-502.
- Horn, H. S., and MacArthur, R. H. 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology* 53:749-752.
- Horne, J. K. and Schneider, D. C. 1994. *Analysis of scale-dependent processes with dimensionless ratios*. *Oikos* 70: 201-211.
- Horne, J. K. 1995. *Spatial variance of mobile aquatic organisms: capelin and cod in coastal Newfoundland waters*. Ph.D. thesis. Memorial Univ. of Newfoundland.
- Horne, J. K. and Schneider, D. C. 1995. *Spatial variance in ecology*. *Oikos* 74: 18-26.
- Howe M.J. and K. Suberkropp, 1994. Effects of isopod (*Lirceus* sp.) feeding on aquatic hyphomycetes colonizing leaves in a stream. *Arch. Hydrobiol.* 130 (1): 93-103.
- Huffaker, C. B. 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343-383.
- Hurlbert, S. H. 1990. Spatial distribution of the montane unicorn. *Oikos* 58: 257-271.
- Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- Hutchinson, G. E. 1953. The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 105: 1-12.
- Ims, R. A. and Steen, H. 1990. Geographical synchrony in microtine population cycles: a theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators. *Oikos* 57: 381-387.
- Issacs, E. H. and Srivastava, R. M. 1988. Spatial continuity measures for probabilistic and deterministic geostatistics. *Mathematical Geology* 20:313-314.
- Issacs, E. H. and Srivastava, R. M. 1989. *An introduction to Applied Geostatistics*. Oxford University Press.
- Iwao, S. 1972. Application of the $m - m$ method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. *Res. Popul. Ecol.* 17: 240-242.
- Jarvis, P. G., and McNaughton, K. G. 1986. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Advances in Ecological Research* 15: 1-49.
- Jumars P.A., Newell R.C., Angel M.V., Fowler S.W., Poulet S.A., Rowe G.T. and V. Smetacer, 1984. Detritivory. In: Fasham M.J.R. (eds), *Flows of energy and materials in marine ecosystems*. Plenum Press, New York: 685-693.
- Kareiva, P. M. 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature* 321: 388-391.
- Kareiva, P. M. 1990. *Population dynamics in spatially complex environments: theory and data*. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 330: 175-190.
- Kareiva, P. M. 1994. Space: the final frontier for ecological theory. *Ecology* 75: 1-47.

- Kaushik N.B. and H.B.N. Hynes, 1968. Experimental study on the role of autumn-shed leaves in aquatic environments. *J. Ecol.* 56: 229-243.
- Kaushik N.K. and H.B.N. Hynes, 1971. The fate of the dead leaves that fall into streams. *Arch. Hydrobiol.* 68: 465-515.
- Kershaw, K. A. 1957. The use of cover and frequency in the detection of pattern in plant communities. *Ecology* 38: 291-299.
- Kierstead, H. and Slobodkin L B. 1953. The size of water masses containing plankton blooms. *J. Mar. Res.* 12:141-147.
- Koenig, W. D. and Knops J. M. H. 1998. Scale of mast-seeding and tree-ring growth. *Nature* 396: 225-226.
- Koenig, W. D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *TREE* 1: 22-26.
- Kolasa, J. 1989. Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences. *Ecology* 70: 36-47.
- Kostalos M and R.L. Seymour, 1976. Role of microbial enriched detritus in the nutrition of *Gammarus minus* (Amphipoda). *Oikos* 27: 512-516.
- Kotliar, N. B. and J. A. Wiens, 1990. Multiple scale of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59: 253-260.
- Krummel, J. R. Gardner, R. H., Sugihara, G., O'Neill, R. V. and Coleman, P. R. 1987. Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos* 48: 321-324.
- Lasker, R. 1975. Field criteria for the survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull.* 73: 453-462.
- Lawson D.L., Klug M.J. and R.W. Merritt, 1984. The influence of the physical, chemical and microbiological characteristics of decomposing leaves on the growth of the detritivore *Tipula abdominalis* (Diptera: Tipulidae). *Can. J. Zool.* 62: 2339-2343.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673.
- Leibold, M. A. 1989. Resource edibility and the effect of predators and productivity on the outcome of trophic interactions. *American Naturalist* 134: 922-949.
- Lenz J., 1972. The size distribution of particles in marine detritus. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Suppl.* 29: 17-35.
- Lenz J., 1977. On detritus as a food source for pelagic filter feeders. *Mar. Biol.* 41: 39-48.
- Levin, S. A. 1970. Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *American Naturalist* 104: 413-423.
- Levin, S. A. 1974. Dispersion and population interactions. *American Naturalist* 108: 207-228.
- Levin, S. A. and Paine, R. T. 1974. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 71: 2744-2747.
- Levin, S. A. 1989. Challenges in the development of a theory of community and ecosystem structure and function. Pages 242-255 in Roughgarden, J. May R. M. and Levin S. A., editors. *Perspectives in theoretical ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Levin, S. A., Moloney, K., Buttel, L. and Castillo-Chavez C. 1989. Dynamical models of ecosystems and epidemics. *Future Generation Computer Systems* 5: 265-274.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967
- Lewis, W. M. 1987. Tropical limnology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:159-184.
- Li H., and Reynolds J. F. 1994. A simulation experiments to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. *Ecology* 75: 2446-2455.
- Likens, G. E. 1984. Beyond the shoreline: a watershed-ecosystem approach. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol., Ver.* 22: 1-22.

- Lindèn, H. 1988. Latitudinal gradients in predator-prey interactions, cyclicity and synchronism in voles and small game populations in Finland. *Oikos* 52: 341-349.
- Linklater, W., 1995. Breakdown and detritivore colonisation of leaves in three New Zealand streams. *Hydrobiologia* 306: 241-250.
- Lowery, W. P. 1969. *Weather and life: an introduction to biometeorology*. Academic Press, Boston, Massachusetts, USA.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist* 112: 23-39.
- Lynch, M. and Shapiro. 1981. Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. *Limnology and Oceanography* 26: 86-106.
- MacArthur R. H., and Levins, R. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Prot. Nat. Acad. Scie.* 51: 1207-1210.
- MacArthur, R. H., Recher, H., and Cody, M. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *American Naturalist* 100: 319-332.
- MacArthur, R. H. 1970. Species packing and competitive equilibrium among many species. *Theoretical Population Biology* 1: 1-11.
- MacArthur R.H., 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Row, New York.
- Mackas D. L. and Boyd C. M. 1979. Spectral analysis of zooplankton spatial heterogeneity. *Sciences* 204: 62-64.
- Mackas, D. L., Denman, K. L., and Abbott M. R. 1985. Plankton patchiness: biology in the physical vernacular. *Bulletin of Marine Sciences* 37: 652-674.
- Mackay R.J. and J. Kalff, 1973. Ecology of two related species of caddisfly larvae in the organic substrates of a woodland stream. *Ecology* 54: 499-511.
- Malmqvist B., 1993. Interactions in stream leaf packs: effect of a stonefly predator on detritivores and organic matter processing. *Oikos* 66: 454-462.
- Malmqvist, B. & D. Oberle, 1995. Macroinvertebrates effects on leaf pack decomposition in a lake outlet stream in northern Sweden. *Nor. J. Fres. Res.* 70: 12-20.
- Mandelbrot, B.B. 1977. *Fractals: form, change, and dimension*. Freeman, San Francisco, California, USA.
- Mandelbrot, B. B. 1982. *The fractal geometry of nature*. Freeman, San Francisco, California, USA.
- Manguire, D. A. 1985. The effect of sampling scale on the detection of interspecific patterns in a hemlock – hardwood forest herb stratum. *American Midland Naturalist* 113:138-145.
- Mann K.H., 1972. Macrophyte production and detritus food chains in coastal water. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Suppl.* 29: 353-383.
- Mann K.H., 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine and coastal marine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 33(4): 910-930.
- Marcus J.H. and L.G. Willoughby, 1978. Fungi as food for the aquatic invertebrate *Asellus aquaticus*. *Trans. Bri. Mycol. Soc.* 70: 143-146.
- Martin M.M., 1979. Biochemical implications of insect mycophagy. *Biol. Rev.* 54: 1-21.
- Martin M.M., Martin J.S., Kukor J.J. and R.W. Merritt, 1980. The digestion of protein and carbohydrate by the stream detritivore *Tipula abdominalis* (Diptera: Tipulidae). *Oecologia* 46: 360-364.

- Matheron, G. 1963. Principles of geostatistics. *Economic Geology*. 58: 1246-1266.
- Matheron, G. 1971. The theory of regionalized variables and its applications. *Cahiers du centre de Morphologie Mathématique de Fontainebleau* No 5.
- Mattson W.J., 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. & Syst.* 11: 119-161.
- Maurer, B. A. 1985. Avian community dynamics in desert grassland: observational scale and hierarchical structure. *Ecological monographs* 55: 295-312.
- May, R. M., and MacArthur R. H. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 69: 1109-1113.
- Mazumder, A., McQueen, D. J., Taylor, W. D. Lean, D. R. S. and Dickman, M. D. 1992. Micro and mesozooplankton grazing on natural pico and nanoplankton in contrasting plankton communities produced by planctivore manipulation and fertilization. *Archiv für Hydrobiologie* 118: 257-282.
- McArthur, J. V. and Barnes J. R. 1988.
- McArthur, J. V. and Barnes J. R. 1988. Community dynamics of leaf litter breakdown in a Utah alpine stream. *J.N. Am. Benthol. Soc.* 7:37-43.
- McBratney A. B. and Webster R. 1983. Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties. V. Co-regionalization and multiple sampling strategy. *Journal of Soil Science* 34: 137-162.
- McBratney A. B. and Webster R. 1986. Choosing functions for variograms of properties and fitting them to sampling estimates. *Journal of Soil Science* 37: 617-639.
- McNaughton, S. J., and Wolf, L. L. 1973. *General ecology*. Holt, Rinehart & Winston, New York, New York USA.
- Meegan, S.K., Perry S.A. and B.P. William 1996. Detrital processing in stream exposed to acid precipitation in the Central Appalachian Mountains. *Hydrobiologia* 339:101-110.
- Meentemeyer, V., and Box E. O. 1987. Scale effects in landscape studies. Pages 15-34 in Turner M. G., editor. *Landscape heterogeneity and disturbance*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Melillo J.M., Naiman R.J., Aber J.D. and A.E. Linkins, 1984. Factors controlling mass loss and nitrogen dynamics of plant litter decaying in northern streams. *Bull. Mar. Sci.* 35: 341-356.
- Menge, B. A., and Olson, A. M. 1990. Role of scale and environmental factors in the regulation of community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 52-57.
- Mercer, W. B. and Hall A. D. 1911. The experimental error of field trials. *J. Agric. Sci.* 4: 107-132.
- Meyer, J. L. and C. M Tate, 1983. The effects of watershed disturbance on dissolved organic carbon dynamics of a stream. *Ecology* 64: 33-44.
- Meyer J.L., 1980. Dynamics of phosphorus and organic matter during leaf decomposition in a forest stream. *Oikos* 34: 44-53.
- Middleton I., 1984. Are plant toxins aimed at decomposers? *Experientia* 40: 299-301.
- Milne, B. T. 1988. Measuring the fractal geometry of landscape. *Applied Mathematics and Computation* 27: 67-79.
- Milne, B. T. 1992. Spatial aggregation and neutral models in fractal landscapes. *Am. Nat.* 139: 32-57.
- Minshall G.W. and R.C. Petersen, 1985. Towards a theory of macroinvertebrate community structure in stream ecosystems. *Arch. Hydrobiol.* 104: 49-76.

- Molongoski J. J. and M. J. Klug, 1980. Quantification and characterization of sedimenting particulate organic matter in a shallow hypereutrophic lake. *Freshwat. Biol.* 10:497-506.
- Monk D.C., 1976. The distribution of cellulase in freshwater invertebrates of different feeding habitats. *Freshwater Biology* 6: 471-475.
- Monk D.C., 1977. The digestion of cellulose and other dietary components and pH of the gut in the amphipod *Gammarus pulex*. *Fresh. Biol.* 7: 431-440.
- Montelucci, G., 1976-1977. Lineamenti della vegetazione del Lazio. *Ann. Bot. (Roma)*, 35-36: 1-107.
- Morisita, M. 1954. Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser E Biol.* 1: 187-197.
- Morisita, M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser E Biol.* 1: 187-197.
- Myers D. E. 1982. Matrix formulation of co-kriging. *Mathematical geology* 14:249-257.
- Newbold J.D., Elwood J.W., Schulze M.S., Stark R.W. and J.C. Barmer, 1983. Continuous ammonium enrichment of a woodland stream: uptake kinetics, leaf decomposition, and nitrification. *Freshwater Biology* 13: 193-204.
- Newell, S. Y., Arsuffi, T. L., and Fallon, R. D. 1988. Fundamental procedures for determining ergosterol content of decaying plant material by liquid chromatography. *Applied and Environmental Microbiology* 54:1876-1879.
- Noy-Meir, I. 1995. Interactive effects of fire and grazing on structure and diversity of Mediterranean grasslands. *Journal of vegetation Science* 6: 701-710.
- O'Neill, R. V., DeAngelis, D. L., Waide J. B., and Allen, T. F. H. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Odum E.P. and A.A. De La Cruz, 1963. Detritus as a major component of ecosystems. *Amer. Inst. Biol. Sci. Bul.* 13: 39-40.
- Odum E.P. and A.A. De La Cruz, 1967. Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh-estuarine ecosystem. In: Lauff G.H. (eds), *Estuaries*. Amer. Ass. Adv. Sci. Publ. 83, Washington, D.C.: 383-388.
- Odum E.P., 1971. *Fundamentals of ecology*. W. B. Saunders company, pp. 574.
- Odum, E. P. 1975. *Ecology: the link between the natural and the social sciences*. Holt, Rinehart & Winston, New York, New York USA.
- Odum E.P., 1983. *Basic ecology*. Holt Saunders International Editions, pp.613.
- Odum W. E., 1988. Comparative ecology of tidal freshwater and saltmarshes. *Annual Review in Ecology and Systematics* 19: 147-176.
- Oertli B. and Lachavanne, J. B. 1995. The effect of shoot on colonization of an emergent macrophyte (*Typha latifolia*) by macroinvertebrates. *Freshwater Biology*. 34:421-431.
- Olea, R. A. 1990. *Geostatistical glossary and multilingual dictionari*. Oxford University Press, New York, USA.
- Oliver, M. A. and Webster R. 1987. The elucidation of soil pattern in the Wyre Forest of the West Midlands, England. I Multivariate distribution. *Journal of Soil Science* 38: 279-291.
- Olson, J. S., 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44:322-331.
- Otto C., 1981. Food related adaptations in stream living caddisfly larvae feeding on leaves. *Oikos* 37: 117-122.
- Pacala, S. W., Hassel M. P. and May R. M. 1990. Host-parasitoid associations in patchy environments. *Nature* 344: 150-153.
- Padget D.E., 1976. Leaf decomposition by fungi in tropical rain forest streams. *Biotropica* 8: 166-178.

- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100:65-75.
- Paine, R. T., and Levin S. A. 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs* 51: 145- 178.
- Palmer, M. W. 1988. Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetation* 75: 91-102.
- Park D., 1980. A two year study of numbers of cellulolytic *Pythium* in the river water. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 74: 253-258.
- Parsons T.R., 1975. Particulate organic carbon in the sea. In: Riley J.P. and G. Skirrow (eds), *Chemical Oceanography*. Academic Press2: 365-383.
- Petersen R.C. and K.W. Cummins, 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology* 4: 345-368.
- Petersen, J. E., Cornwell, J. C. and Kemp W. M. 1999. Implicit scaling in the design of experimental aquatic ecosystems. *Oikos* 85: 3-18.
- Peterson B.J. et al., 1993. Biological responses of a tundra river to fertilization. *Ecology* 74: 653-672.
- Philips, J. D. 1985. Measuring complexity of environmental gradients. *Vegetatio* 6: 95-102.
- Pielou, E. C. 1957. The effect of quadrat size on the estimation of the parameters of Neyman's and Thomas's distributions. *J. Ecol.* 45: 31-47
- Pielou, E. C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley, New York.
- Pielou, E. C. 1977. *Mathematical ecology*. John Wiley & Sons, New York, New York USA.
- Platt, T. Dickie, L. M. and Trites, R. W. 1970. Spatial heterogeneity of phytoplankton in a near-shore environment. *J. Fish. Res. Board Can.* 27: 1453-1473.
- Platt, T. and Denman, K. L. 1975. Spectral analysis in ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst. &* 189-210.
- Platt, T. and Harrison, W. G. 1985. Biogenic fluxes of carbon and oxygen in the ocean. *Nature* 318: 55-58.
- Polis G. A, R. D. Holt, B. A. Menge, and K. Winemiller 1996. Time, space and life history: influences on food webs. See Ref. 139: 435-460.
- Polis, G. A. and S. D. Hurd, 1996. Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *Am. Nat.* 147: 396-423.
- Polis, G. A., W. B. Anderson, and R. D. Holt, 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Ann. Rev.* 289-316.
- Pollard, E. 1991. Synchrony of population fluctuations: the dominant influence of widespread factors on local butterfly populations. *Oikos* 60: 7-10.
- Posa, D. 1995. *Introduzione alla geostatistica*. Adriatica Editrice Salentina Lecce.
- Possingham, H. P. 1989. The distribution and abundance of resources encountered by a forager. *Am. Nat.* 133: 42-70.
- Powell, T. M., Richerson, P. J., Dillon, T. M., Agee, B. A., Dozier, B. J., Godden, D. A. and Myrup, L. O. 1975. Spatial scales of current speed and phytoplankton biomass fluctuations in Lake Tahoe. *Science* 189: 1088-1090.
- Powell, T. M. 1989. Physical and biological scales of variability in lakes, estuaries, and the coastal ocean. Pages 157-180 in Roughgarden, J. May R. M. and Levin S. A., editors. *Perspectives in theoretical ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Proulx, M. and Mazumder, A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness

- in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79: 2581-2592.
- Pulliam, H. R. 1989. Individual behaviour and the procurement of essential resources. Pages 157-188 in J Roughgarden, R. M. May and S. A. Levin, editors. *Perspectives in theoretical ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Purevdorj, T., R. Tateishi, T. Ischiyama and Y. Honda, 1998. Relationships between percent vegetation cover and vegetation indices. *Int. J. Remote Sensing* 19:3519-3535.
- Pyke G.H., Pulliam H.R. and H.L. Charnov, 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* 52: 137-154.
- Quinn, G. P., Lake, P. S. and Schreiber E. S. G. 1998. A comparative study of colonization by benthos in a lake and its outflowing stream. *Freshwater Biology* 39: 623-635.
- Ranta, E., Lindström, J. and Linden H. 1995. Synchrony in tetraonic population dynamics. *J. Anim. Ecol.* 64: 767-776.
- Rau G.H., 1976. Dispersal of terrestrial plant litter into a subalpine lake. *Oikos* 27: 153-160.
- Reams, G. A. and Van Deusen P. C. 1993. Synchronic large-scale disturbances and red spruce growth decline. *Can. J. For. Res.* 23: 1361-1374.
- Richerson, P. J., Powell, T. M., Leigh-Abbott, M. R. and Coil, J. A. 1978. Spatial heterogeneity in closed basins. In: Steele, J. H. (ed.) *Spatial pattern in plankton communities*. Plenum Press, New York, pp. 239-276.
- Ricklefs, R. E. 1973. *Ecology*. Chiron Press, Newton, Massachusetts. USA.
- Ripley, B. D. 1981. *Spatial statistics*. Wiley, New York.
- Robertson, G. P. 1987. Geostatistics in ecology: interpolating with known variance. *Ecology* 68: 744-748.
- Robertson, G. P. and Freckman D. W. 1995. The spatial distribution of nematode trophic groups a cultivated ecosystem. *Ecology* 76: 1425-1432.
- Roderick M., R. Smith, and S. Cridland, 1996. The precision of the NDVI derived from AVHRR observation. *Remote sensing environmental* 56:57-65.
- Rodina A.G., 1967. Variety and destruction of lake detritus. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 16: 1513-1517.
- Rogers, A. 1974. *Statistical analysis of spatial dispersion. The quadrat method*. Pion, London.
- Rose, G. A. and Leggett, W. C. 1990. The importance of scale to predator-prey spatial correlation: an example of Atlantic fishes. *Ecology* 71: 33-43.
- Rosemberg, D. M. and Resh, V. H. 1982. The use of artificial substrate in the study of freshwater benthic macroinvertebrate. *Artificial Substrates* (ed. J Cairns Jr.), pp175-236. Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor, MI.
- Rosset J., Bärlocher F., Oertli J.J., 1982. Decomposition of conifer needles and deciduous leaves in two Black Forest and two Swiss Jura streams. *Int. Rev. Gesamten. Hydrobiol.* 67: 695-711.
- Rossi L and A.E. Fano, 1979. Role of fungi in the trophic niche of the congeneric detritivorous *Asellus aquaticus* and *A. coxalis* (Isopoda). *Oikos* 32: 380-385.
- Rossi L., Fano E.A. and A. Basset 1983. Sympatric coevolution of the trophic niche of two detritivorous isopods, *Asellus aquaticus* and *Proasellus coxalis*. *Oikos* 40: 208-215.
- Rossi, L. , Fano, A. E., Basset, A., Fanelli, C., and Fabbri, A. 1983. An experimental study of a microfungal community on plant detritus in a mediterranean woodland stream. *Mycologia* 75: 887-896.
- Rossi L., 1985. Interactions between invertebrates and microfungi in freshwater ecosystems. *Oikos* 44: 175-184.
- Rossi, L., Basset, A., and Picciafuoco, L. 1987. Dinamica ecosistemica della struttura detritica. In: *Valutazione della situazione ambientale del Lago di Nemi*. Università

- degli Studi di Roma "La Sapienza". Pp 217-237.
- Rossi, L., and Costantini, M. L. Spatial mapping of decomposition rate in a costal lagoon. Submitted
- Rossi, R. E., Mulla, D. J., Journel, A. G. Franz, E. H. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62: 277-314.
- Rossi, J. P., Lavelle, P. Tondoh J. E. 1995. Statistical tool for soil biology X. Geostatistical analysis. *J. Soil Biol.* 31: 173-181.
- Rossi, L., and Costantini, M.L. 1999. Spatial mapping of decomposition rate in a costal lagoon. Submitted
- Rothschild, B. J., and T.R. Osborn 1988. Small-scale turbulence and plankton contact rates. *Journal of Plankton Research* 10: 465-474.
- Roughgarden, J. 1976. Influence of competition on patchiness in a random environment. *Theoretical Population Biology* 14:185-203.
- Routledge, R. D. and Swartz, T. B. 1991. Taylor's Power Law re-examined. *Oikos* 60: 107-112.
- Salt, G. W. 1974. Predator and prey densities as control of rate of capture by the predator *Didinium nasatum*. *Ecology* 55: 434-439.
- Saunders, G. W. 1976. Decomposition in freshwater. In: *The role of terrestrial and aquatic organism in decomposition processes*. Ed. by Anderson, J. M. and Macfadyen, A. pp. 341-374.
- Schaffer, W. M. 1981. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology* 55:291-303.
- Schindler D. E., S. R. Carpenter, K. L. Cottingham, X. He, J. R. Hodgson, et al., 1996. Food-web structure and litoral zone coupling to pelagic trophic cascades. See Ref. 139: 96-105.
- Schneider, D. C. and Piatt J. F. 1986. Scale-dependent correlation of seabirds with schooling fish in a coastal ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 32: 237-246.
- Schneider, D. C. 1989. Identifying the spatial scale of density-dependent interaction of predators with schooling fish in the southern Labrador Current. *J. Fish Biol.* 35: 109-115.
- Schneider, D. C. 1994. *Quantitative ecology*. Academic Press, San Diego, CA.
- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:369-404.
- Schotzko, D. J. and G. R. Knudsen 1992. *Environ. Entomol.* 21: 1271-1282.
- Schroeder, M. 1991. *Fractals, chaos, power laws: minutes from an infinite paradise*. Freeman, New York.
- Seki H., 1972. The role of micro-organisms in the marine food chain, with reference to organic aggregate. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Suppl.* 29: 245-259.
- Shearer C.A. and J. Webster, 1985. Aquatic hyphomycete communities in the River Teign. I. Longitudinal distribution patterns. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 84: 489-501.
- Short, R. A., Canton, S. P. and Ward, J. W. 1980. Detrital processing and associated macroinvertebrates on a Colorado mountain stream. *Ecology* 61:727-732.
- Shugart, H. H. 1978. *Time series and ecological processes*. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia.
- Simon, H. A. 1962. The architecture of complexity. *Proc. Am. Philos.* 106: 467-482.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Sinclair, A. R. E. et al. 1993. Can the solar cycle and climate synchronize the snowshoe hare cycle in Canada? Evidence from tree rings and ice cores. *Am. Nat.* 141: 173-198.

- Sinsabaugh R.L., Linkins A.E. and E.F. Benfield, 1985. Cellulose digestion and assimilation by three leaf-shredding aquatic insects. *Ecology* 66: 1464-1471.
- Sinsabaugh R.L., Antibus R.K., Linkins A.E., McClaugherty C.A., Rayburn L., Rebert D. and T. Weiland, 1993. Wood decomposition: nitrogen and phosphorus dynamics in relation to extracellular enzyme activity. *Ecology* 74: 1586-1593.
- Skellam, J. G. 1952 studies in statistical ecology. I. spatial pattern. *Biometrika* 79: 346-362.
- Smith, P. E. 1978. Biological effects of ocean variability: time and space scales of biological response. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 173: 117-127.
- Sokal, R. R., G. M. Jacquez and M. C. Wooten 1989. Spatial autocorrelation analysis of migration and selection. *Genetics* 121: 845-856.
- Speight, M. R. et al 1998. *Ecology* 79:1503-1513.
- Sridhar K.R. and F. Bärlocher, 1993. Seasonal changes in microbial colonization of fresh and dried leaves. *Arch. Hydrobiol.* 128 (1): 1-12.
- Stauffer, D. 1985. Introduction to percolation theory. Taylor and Francis, London.
- Steele, J. H. 1976. Patchiness. In: Cushing, D. H. and Walsh, J. J.(eds.) *Ecology of the sea*. Blackwell, London, pp. 98-115.
- Steele, J. H. 1978. Some comments on plankton patches. Pages 1-20 in J. H. Steele, editor. *Spatial pattern in plankton communities*. Plenum, New York, USA.
- Steinberg P.D., 1985. Feeding preferences of *Tegula funebris* and chemical defenses of marine brown algae. *Ecol. Monogr.* 55: 333-349.
- Sterner, R. W. 1989. The role of grazers in phytoplankton succession. Pages 157-170 in U. Sommer, editor. *Plankton ecology: succession in plankton communities*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Stommel, H. 1963. Varieties of oceanographic experience. *Science* 139: 572-576.
- Suberkropp K., Godshalk G.L. and M.J. Klug, 1976. Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* 57: 720-727.
- Suberkropp, K., and Klug M. J. 1976. Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* 57: 707-719.
- Suberkropp K. and M.J. Klug, 1980. The maceration of deciduous leaf litter by aquatic hyphomycetes. *Can. J. Bot.* 58: 1025-1031.
- Suberkropp K., Arsuffi T.L. and J.P. Anderson, 1983. Comparison of degradative ability, enzymatic activity, and changes in palatability of aquatic hyphomycetes grown on leaf litter. *Appl. Env. Microbiol.* 46: 237-244.
- Suberkropp, K., Arsuffi T. L. and Anderson, J. P. 1983. Comparison of degradative ability, enzymatic activity, and palatability of aquatic hyphomycetes grown on leaf litter. *Applied and Environmental Microbiology* 46: 237-244.
- Suberkropp K. and T.L. Arsuffi, 1984. Degradation, growth and changes in palatability of leaves colonized by six aquatic hyphomycetes species. *Mycologia* 76: 398-407.
- Suberkropp K., 1991. Relationships between growth and sporulation of aquatic hyphomycetes on decomposing leaf litter. *Mycol. Res.* 95: 843-850.
- Suberkropp K. and J.B. Wallace, 1992. Aquatic hyphomycetes in insecticide-treated and untreated streams. *J. N. Amer. Benthol. Soc.* 11: 165-171.
- Suberkropp K., 1992a. Aquatic hyphomycete communities. In: Carroll G.C. and D.T. Wicklow (eds), *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*. Second edition, Marcel Dekker; New York: 729-747.
- Suberkropp K., 1992b. Interactions with invertebrates. In: Bärlocher F. (Eds), *The ecology of aquatic hyphomycetes*. Springer-Verlag, Heidelberg & New York: 118-134.
- Suberkropp, K., Gessner, M. O., and Chauvet, E. 1993. Comparison of ATP and ergosterol as indicators of fungal biomass associated with decomposing leaves in stream. *Applied*

- and Environmental Microbiology 59:3367-3372.
- Suberkropp, K., and Chauvet, E. 1993. Regulation of breakdown by fungi in streams: influences of water chemistry. *Ecology* 76: 1433-1445.
- Sugihara, G. and May, R. M. 1990. Applications of fractals in ecology. *Trends Ecol. Evol.* 5: 79-86.
- Sugihara, G., Grenfell, B. and May, R. M. 1990. Distinguishing error chaos in ecological time series. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 330: 235-251.
- Sutcliffe D.W., Carrick T.R. and L.G. Willoughby, 1981. Effects of diet, body size, age and temperature on growth rates in the amphipod *Gammarus pulex*. *Freshwater Biology* 11: 183-214.
- Sutcliffe, O. L., Thomas, C. D. and Moss, D. 1996. Spatial Synchrony and asynchrony in butterfly population dynamics. *J. Anim. Ecol.* 65: 85-95.
- Takens, F. 1981. Detecting strange attractors in turbulence. Pages 366-381 in D. A. Rand and L. S. Young, editors. *Dinamical systems and turbulence: Warwick 1980. Lecture Notes in Mathematics* 898. Springer-Verlag, Berlin; Germany.
- Tansley, A. G. and Adamson, R. S. 1925. Studies of the vegetation of the English chalk. III. The chalk grasslands of the Hampshire-Sussex border. *Journal of Ecology* 13: 177-223.
- Taylor B.R., Parkinson D. and W.F.J. Parsons, 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology* 70: 97-104.
- Taylor B.R., Prescott C.E., Parsons W.J.F. and D. Parkinson, 1991. Substrate control of litter decomposition in four Rocky Mountain coniferous forests. *Canadian Journal of Botany* 69: 2242-2250.
- Taylor, L. R. 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature* 189: 732-735.
- Taylor, L. R. and Taylor, R. A. J. 1977. Aggregation, migration and population mechanics. *Nature* 265: 425-421.
- Taylor L. R., Woiwod I. P., and Perry, J. N. 1978. The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *J. Anim. Ecol.* 47: 383-406.
- Taylor L. R., Woiwod I. P., and Perry, J. N. 1979. The negative binomial as a dynamic ecological model for aggregation, and the density dependence of k. *J. Anim. Ecol.* 48: 289-304.
- Taylor L. R. and Woiwod I. P. 1982. Comparative synoptic dynamics. I. Relationships between inter- and intra-specific spatial and temporal variance/mean population parameter. *J. Anim. Ecol.* 51: 879-906.
- Teillet P. M., K. Staenz and D. J. Williams, 1997. Effects of spectral, spatial, and radiometric characteristics on remote sensing vegetation indices of forested regions. *Remote Sens. Env.* 61: 139-149.
- Thomas J.D., 1986. The chemical ecology of *Biomphalaria glabrata* (Say): sugars as attractants and arrestants. *Comp. Biochem. Physiol.* 83A: 457-460.
- Thomas K., Chilvers G.A. and R.H. Norris, 1989. Seasonal occurrence of conidia of aquatic hyphomycetes (Fungi) in Lees Creek, Australian Capital Territory. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 40: 11-23.
- Thomson, J. D. et al 1996. Untangling multiple factors in spatial distributions: lilies, gophers, and rocks. *Ecology* 77: 1698-1715.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities.* Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitat. *Ecology* 75: 2-16.
- Tilman, D., Lehman, C. L. and Thomson, K. T. 1997. Plant diversity and ecosystem

- productivity: theoretical consideration. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94:1857-1861.
- Tonolli, L. 1974. Quaderni dell'istituto di ricerca sulle acque. 17: 9-179.
- Trémont, R. M. 1994. Life-history attributes of plants in grazed and ungrazed grasslands on the Northern Tablelands of New South Wales. *Australian Journal of Botany* 42: 511-530.
- Turner M. G., 1987. Landscape heterogeneity and disturbance. Springer, New York.
- Turner M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on processes. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20:171-197.
- Turner M. G., R. H. Gardner, V. H. Dale and R. V. O'Neill, 1989a. Predicting the spread of disturbance across heterogeneous landscapes. *Oikos* 55:121-129.
- Turner, M. G., R. V. O'Neill, R. H. Gardner and B. D. Milne, 1989b. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape ecology* 3: 245-252.
- Valiela I., Koumjian L., Swain T., Teal J.M. and J.E. Hobbie, 1979. Cinnamic acid inhibition of detritus feeding. *Nature* 280: 55-67.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. and C.E. Cushing, 1980. The River Continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137.
- Velimirov B, Ott J.A. and R. Novar, 1981. Microorganisms on macrophyte debris: biodegradation and its implication in the food web. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 5: 333-344.
- Velimirov B., 1991. Detritus and the concept of non-predatory loss. *Arch. Hydrobiol.* 121(1):1-20.
- Vitousek, P. M. and Hooper, D. U., 1994. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In: Schulze, E. D. and Mooney, H. A. (eds), *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 3-14.
- Voltz, M. 1986. Variabilité spatiale des propriétés physiques du sol en milieu alluvial. Thèse, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier. 198
- Walker, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.* 6:18-23.
- Wallace J.B., Webster J.R. and T.F. Cuffney, 1982. Stream detritus dynamics: regulation by invertebrate consumers. *Oecologia* 53: 197-200.
- Wallace, M. K. and Hawkins D. M. 1994. Application of geostatistics in plant nematology. *Journal of Nematology*, 26: 626-634.
- Wardle, D. A., Bonner, K. I. and Nicholson, K. S. 1997. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* 79: 247-258.
- Waters, W. E. 1959. A quantitative measure of aggregation in insects. *J. Econ. Entomol.* 52: 1180-1184.
- Weber, L. H., El-Sayed, S. Z. and Hampton, I. 1986. The variance spectra of phytoplankton, Krill and water temperature in the Antarctic Ocean south of Africa. *Deep-Sea Res.* 33:1327-1343.
- Webster, R. 1985. Quantitative spatial analysis of soil in the fields. *Advances in Soil Science* 3: 2-70.
- Webster J. and E.F. Benfield, 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystem. *Ann. Rev. Ecol. & Syst.* 17: 367-394.
- Wetzel R.G., Rich P.H., Miller M.C. and H.L. Allen, 1972. Metabolism of dissolved and particulate detrital carbon in a temperate hard-water lake. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Suppl.* 29: 185-243.
- Wetzel R. G. and A. Otsuki, 1974. Allochthonous organic carbon of a marl lake. *Arch. Hydrobiol.* 73: 31-56.
- Whittaker, R. H. and S. A. Levin, 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology* 12:117-139.

- Wetzel R. G. 1990. Land-water interfaces: metabolic and limnological regulators. Int. Ver. Theor. Angew. Limnologie, Ver. 24: 6-24.
- Whittaker, R.H. and A. Otsuki, 1974. Allochthonous organic carbon of a maral lake. Arch. Hydrobiol. 73:31-56.
- Wiegand, C. L., H. W. Gausman, J. A. Cuellar, A. H. Geberman, A. J. Richardson, 1974. Vegetation density as deduced from ERTS-1 MSS rersponse, Third ERTS Symp., U. S. Government Printing Office, Waschington, DC, Vol. I, pp. 93-116.
- Wiens, J. A., 1976. Population responses to patchy environments. Ann. Review of Ecology and Systematics 7:81-120.
- Wiens, J. A., J. T. Rotenberry and B. Van Horne, 1986. A lesson in the limitations of field experiments: shrubsteppe birds and habitat alteration. Ecology 67: 365-376.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. Funct. Ecol. 3: 385-397.
- Willoughby L.G.,1974. Decomposition of litter in freshwater. In: Dickinson C.D. & G.J.F. Pugh (eds), Biology of plant litter decomposition, Vol. 2, pp. 659-682. London.
- Willoughby L.C. and D.W. Sutcliffe, 1976. Experiments on feeding and growth of the amphipod *Gammarus pulex* (L.) related to its distribution in the River Duddon. Freshwater Biology 6: 577-586.
- Wroblewski, J. S., J. J. O'Brien and T. Platt, 1975. On the physical and biological scales of phytoplankton patchiness in the ocean. Mém. Soc. R. Sci. Liège 7: 43-57.
- Ydenberg, R. C. 1987. Nomadic predators geographical synchrony in microtine population cycles. Oikos 50: 270-272.
- Yodzis, P. 1978. Competition for space and structure of ecological communities. Lecture notes in biomathematics, No 25. Springer Berlin Heidelberg New Yor.
- Yost R. S., Uehara G. and Fox R. L. 1982. Geostatistical analysis of soil chemical properties of large land areas. I Semi-variograms. Soil Science Society of America Journal 46: 1028-1032.
- Zimmer-Faust R.K., 1989. The relationship between chemoreception and foraging behavior in crustaceans. Limnol. Oceanogr. 34: 1367-1374.