

MARIA MANUELA MORAIS

DINÂMICA DO PROCESSAMENTO
DA MATÉRIA ORGÂNICA EM SISTEMAS LÓTICOS



ÉVORA - 1995

MARIA MANUELA MORAIS

DINÂMICA DO PROCESSAMENTO DA MATÉRIA ORGÂNICA EM SISTEMAS LÓTICOS

PROVA COMPLEMENTAR APRESENTADA À UNIVERSIDADE DE ÉVORA
PARA A OBTENÇÃO DO GRAU DE DOUTOR



166 364

ÉVORA - 1995

SUMÁRIO

Desde a zona de cabeceira até à foz, os sistemas lóticos importam, produzem e armazenam matéria orgânica. No entanto, apenas parte desse material é exportado para jusante ou, lateralmente, para as margens ou para a planície de inundação sem ter sofrido alterações significativas. Em muitos rios, a principal fonte de energia é alóctone, com origem na matéria orgânica proveniente do sistema terrestre. Todavia, em determinadas situações, a produção fotossintética interna ao sistema é elevada, com um "input" orgânico maioritariamente autóctone. A proporção entre as contribuições alóctone e autóctone da matéria orgânica é determinante da estrutura trófica da comunidade de invertebrados, fornecendo-nos indicações sobre as características funcionais do sistema, nomeadamente, a dependência externa ou a produção interna da matéria orgânica.

Após o "input" da matéria orgânica, alóctone ou autóctone, nos ecossistemas lóticos, e durante um período aproximado de 24 horas, a matéria orgânica sofre uma rápida perda dos componentes solúveis, após o que é transformada em substratos com elevado valor nutritivo devido a uma importante colonização microbiana. O material detritico resultante constitui uma importante fonte de proteína para os invertebrados: detritívoros e colectores.

Os detritívoros consomem partículas superiores a 1 mm, e através de mecanismos específicos fragmentam a matéria orgânica em partículas com dimensões que lhes permitam a ingestão. Adicionalmente, aumentam a disponibilidade de detritos para os colectores, sob a forma de fragmentos orgânicos (< 1 mm) e de material fecal.

Os colectores utilizam partículas com dimensões inferiores a 1 mm, envolvendo adaptações anatómicas (e.g. Simuliidae) ou comportamentais (e.g. Hydropsychidae).

O processamento da matéria orgânica é dependente de factores físico-químicos, incluindo a temperatura, a composição química da água, o substrato do rio e a velocidade da corrente; e dependente, também, das características físico-químicas, internas e específicas da matéria orgânica.

A decomposição orgânica tem sido descrita através de modelos matemáticos de decomposição, que têm como objectivo estabelecer constantes que descrevam a perda de massa (e.g. detritos alóctones com origem em folhas de árvore) ao longo do tempo.

Grande parte do conhecimento actual sobre a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas lóticos foi, fundamentalmente, baseado no estudo de sistemas que drenam áreas de floresta em região temperada do Hemisfério Norte. Recentemente, e segundo uma visão mais abrangente, muitas das teorias desenvolvidas em rios de montanha, de clima temperado, têm vindo a ser testados em rios que drenam regiões tropicais, zonas de planície e zonas desérticas.

As intervenções nas bacias hidrográficas, directamente relacionadas com a alteração dos "inputs" orgânicos nos sistemas lóticos (e.g. desflorestações ou florestações com espécies exóticas, "input" de nutrientes em zonas agrícolas), têm efeitos significativos na dinâmica e processamento da matéria orgânica e, conseqüentemente, nas comunidades lóticas. No entanto, sabe-se muito pouco sobre o potencial impacte destas acções nos ecossistemas, não existindo uma estratégia de intervenção organizada e um consenso sobre o efeito de diferentes medidas de recuperação, facto que representa uma séria deficiência e uma grave ameaça para muitos ecossistemas aquáticos em todo o globo terrestre.

SUMMARY

Streams import, produce and store organic matter from headwater to mouth. Only part of this material is exported downstream, reaches or, lateral, to streamside or floodplain, without having been locally processed. In many streams the primary source of energy is allochthonous, supply on the import of organic matter being elaborated in terrestrial system. However, in specific situations, the lotic photosynthetic production is high, with a mainly autochthonous organic input. The balance between the allochthonous and autochthonous organic matter contribution plays a key role in the trophic structure of invertebrate community and provides important information about the functioning of lotic system, *ie*, external dependence or internal organic matter production.

After the introduction of organic matter into the stream, and over a 24-hr period, most of the soluble compounds are lost and transformed in higher nutritional value substrates because of important microbial colonization. The microbial conditioned organic particles are a good source of protein for invertebrates: shredders-detritivores and collectors.

Shredders consume particles > 1 mm in size. They act through some mechanical means to reduce large particles into sizes which they are able to ingest and increase their availability to collectors in the form of organic fragments and shredder fecal material.

Collectors, generally, utilize particles < 1 mm in size, involving either anatomic (eg. Simuliidae) or behavioral (eg. Hydropsychidae) adaptations.

The organic matter processing depends on physico-chemical factors, including temperature, chemical composition of water, substratum type and velocity; as well as on internal physico-chemical characteristics of organic matter.

The process has been described using mathematical models. The objective is the establishment of coefficients, which describe losses of substrate mass (eg. leaf litter) over time.

The present status of our knowledge of stream ecosystem structure and function is based on studies that have been done in woodland streams of temperate zone in Northern America. Recently, many of the theories developed in woodland upland streams have been tested in streams that drain tropical zones, plains and desert regions.

The disturbances in drainage basin, directly related with organic inputs alterations in streams (eg. clearcutting, afforestation with exotic species, nutrients inputs in agricultural areas) have significant effects on the dynamic process of organic matter and, consequently, in lotic communities. Moreover, virtually nothing is known about the potential impact of these actions in stream ecosystems. There is no organized strategy of intervention or consensus concerning the effect of different restoration actions. This is a serious deficiency in the proper management and preservation of many aquatic ecosystems all around the globe.

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO	1
2. ESTRUTURA E FUNCIONAMENTO DE ECOSISTEMAS LÓTICOS: BREVE PERSPECTIVA	3
3. MATÉRIA ORGÂNICA	6
3.1 CONTRIBUIÇÃO ALÓCTONE	6
3.2 CONTRIBUIÇÃO AUTÓCTONE	12
3.3 AUTOTROFIA E HETEROTROFIA EM SISTEMAS LÓTICOS	15
4. PROCESSO DE DECOMPOSIÇÃO	18
4.1 ACTIVIDADE MICROBIANA	20
4.2 FUNÇÃO DOS INVERTEBRADOS	24
4.3 INFLUÊNCIA DOS FACTORES AMBIENTAIS	32
5. MODELOS DE DECOMPOSIÇÃO	37
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	42
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	48

1. INTRODUÇÃO

Em sistemas aquáticos, o processamento da matéria orgânica envolve complexas interações físicas e biológicas (MERRITT *et al.*, 1984a). Autores como BOLING *et al.* (1975), ANDERSON & SEDELL (1979), CUMMINS *et al.* (1980), MERRITT *et al.* (1984a), PETERSEN *et al.* (1989) definem processamento, como sendo o conjunto dos mecanismos, bióticos e abióticos, envolvidos na transformação da matéria orgânica, incluindo a fragmentação em partículas de dimensões mais reduzidas e a conversão do carbono orgânico em dióxido de carbono (mineralização).

O processamento da matéria orgânica inicia-se por consumo directo dos organismos autotróficos, pelos heterotróficos, ou após a morte das plantas e dos animais, por via detritica. Reconhece-se, contudo, actualmente que, num ecossistema aquático, o maior fluxo de energia ocorre por via detritica (FISHER & LIKENS, 1973; CUMMINS, 1974; WEBSTER & PATTEN, 1979; VANNOTE *et al.*, 1980; MINSHALL *et al.*, 1983; CUMMINS *et al.*, 1983, 1984), e que a maioria da energia fixada por organismos autotróficos é preferencialmente transferida através do processamento de detritos e não por consumo directo (ANDERSON & SEDELL, 1979). Neste sentido, MALTBY (1995) considera que o processamento de detritos consiste na incorporação da matéria orgânica não viva na biomassa viva.

BOLING *et al.* (1975) definem detritos como toda a matéria orgânica particulada (diâmetro das partículas $> 0,45 \mu\text{m}$) não viva (compostos reduzidos de carbono), associada com populações microbianas (fungos, bactérias, protozoários). Os microrganismos são considerados como parte integrante e constituinte dos detritos, porque a relação microrganismos-substratos orgânicos é muito forte, não sendo observada a sua independência na Natureza (BOLING *et al.*, 1975; ANDERSON & SEDELL, 1979). Recentemente, e segundo uma visão mais abrangente, ANDERSON & CARGILL (1987) descrevem detritos como o conjunto de matéria orgânica viva e não viva, incluindo fungos, bactérias, microinvertebrados, células algais e os substrato orgânico.

Numa perspectiva funcional, os detritos são classificados segundo as suas dimensões, independentemente da composição química ou microrganismos associados. Distinguem-se, consequentemente, a matéria orgânica particulada grosseira (CPOM, $> 1 \text{ mm}$) e a matéria orgânica particulada fina ($0,45 \mu\text{m} > \text{FPOM} > 1 \text{ mm}$). A matéria orgânica com dimensões inferiores a $0,45 \mu\text{m}$ é denominada por matéria orgânica dissolvida (DOM) (CUMMINS, 1974).

Num sistema de água doce, os detritos podem ter duas origens diferentes: (1) alóctone, i.e, origem na matéria orgânica externa ao sistema e englobando a matéria proveniente da

vegetação ripícola e do "input" das águas de escorrência; (2) autóctone, quando tem origem dentro do próprio sistema, e provem dos animais aquáticos mortos e dos componentes autótróficos, tais como, macrófitos, fitoplâncton e perifiton.

As principais características dos sistemas lóticos residem na unidireccionalidade do fluxo de água e na influência que a corrente exerce nas comunidades biológicas e na dinâmica de detritos. Desde a zona de cabeceira até à foz, os sistemas lóticos importam, produzem, processam e armazenam matéria orgânica (VANNOTE *et al.*, 1980; CUMMINS *et al.*, 1983). No entanto, apenas parte desse material é exportado para jusante ou, lateralmente, para as margens ou para a planície de inundação, sem ter sofrido alterações significativas (CUMMINS *et al.*, 1983). Uma complexa e especializada comunidade biológica reside nas águas correntes, alterando não só a quantidade, mas também a qualidade da matéria orgânica e dos nutrientes exportados ou acumulados (CUMMINS *et al.*, 1983).

O processamento da matéria orgânica em sistemas lóticos é, contudo, extremamente complexo e dinâmico. Neste sentido, inclui-se uma breve perspectiva sobre a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas lóticos (ponto 2)., referem-se diferentes aspectos das contribuições alóctones (ponto 3.1) e autóctones da matéria orgânica (ponto 3.2), discute-se a autotrofia e a heterotrofia em sistemas lóticos (ponto 3.3), sendo o objectivo principal deste trabalho discutir o processo da decomposição orgânica (pontos 4.1, 4.2 e 4.3), incluindo, também, referência aos modelos matemáticos de decomposição (ponto 5).

2. ESTRUTURA E FUNCIONAMENTO DE ECOSISTEMAS LÓTICOS: BREVE PERSPECTIVA

Durante os últimos trinta anos, os ecólogos têm considerado os ecossistemas lóticos como sistemas abertos, dependentes da troca de materiais com o ecossistema terrestre envolvente, e caracterizados por desenvolverem ligações estruturais muito fortes entre os segmentos, ou troços de rio, que se estabelecem ao longo dos seus percursos longitudinais (FISHER & GRIMM, 1991).

A estrutura trófica em rios de montanha, com número de ordem reduzido e vegetação ripícola abundante, depende, quase inteiramente, da importação de matéria orgânica proveniente das folhas de árvore (e.g. CUMMINS, 1974; CUMMINS *et al.*, 1983, 1984). Uma fracção variável desse "input" de matéria orgânica é processada localmente, sendo o restante exportado para jusante ou, em alguns casos, arrastado lateralmente para a planície de inundação (JUNK *et al.* 1989).

As folhas de árvore, constituindo a principal componente energética em rios com vegetação ripícola abundante, entram em grandes quantidades na massa de água durante o período de queda de folhas e durante as enxurradas primaveris (e.g. CUMMINS, 1974; ANDERSON & SEDELL, 1979). De imediato sofrem uma rápida perda dos componentes solúveis, após o que são transformadas em substratos com elevado valor nutritivo devido a uma importante colonização microbiana (e.g. CUMMINS, 1974; ANDERSON & SEDELL, 1979; CUMMINS *et al.*, 1983, 1984; PETERSEN *et al.*, 1989). O material detritico resultante é consumido por organismos aquáticos detritívoros, que ingerem partículas orgânicas com dimensões superiores a 1 mm, e por colectores, organismos adaptados a partículas orgânicas de dimensões inferiores a 1 mm provenientes das degradações físicas que ocorrem no ecossistema, ou da acção dos detritívoros sobre as partículas de maiores dimensões (e.g. CUMMINS, 1974; SHORT *et al.*, 1980).

Em condições ambientais estáveis, as folhas e fragmentos orgânicos com origem externa ao sistema aquático, e superiores a 1 mm (CPOM), são retidos e processados próximo dos pontos de entrada, sendo posteriormente transportados para jusante, como matéria orgânica particulada fina (FPOM) e como matéria orgânica dissolvida (DOM) (CUMMINS, 1974; VANNOTE *et al.*, 1980).

A teoria do contínuo lótico (VANNOTE *et al.*, 1980) influenciou fortemente o curso da investigação em sistemas lóticos. Baseado nas dimensões (número de ordem) e no gradiente do curso de água principal de uma bacia hidrográfica de região montanhosa, a teoria do contínuo lótico apresenta-se como um importante modelo funcional, que integra, por

exemplo, a utilização de energia e o processamento longitudinal da matéria orgânica (FISHER & GRIMM, 1991).

Segundo a teoria do contínuo lótico (VANNOTE *et al.*, 1980), com o aumento do número de ordem de um rio verifica-se uma diminuição da influência directa da vegetação ripícola alóctone na estrutura e funcionamento do ecossistema, enquanto que a contribuição da matéria orgânica particulada fina (FPOM), proveniente dos tributários, e a produção algal, *in situ*, se tornam relevantes; conseqüentemente, o valor da relação CPOM/FPOM diminui gradualmente ao longo de um rio, até ao processamento quase completo de CPOM. Uma análise trófica da comunidade de macroinvertebrados demonstra uma predominância de detritívoros em zonas arborizadas, com número de ordem 1 e 2, substituídos por colectores e por fitófagos, em troços a jusante, com número de ordem de 4 a 6 (VANNOTE *et al.*, 1980).

Ao longo de um sistema lótico, o processamento da matéria orgânica pelos macroinvertebrados é responsável por uma sucessão contínua de espécies adaptadas a partículas orgânicas com dimensões progressivamente mais reduzidas (CUMMINS, 1974; PETERSEN & CUMMINS, 1974; VANNOTE *et al.*, 1980; CUMMINS *et al.*, 1984). Neste sentido, SHORT & MASLIN (1977) referem que os detritívoros são extremamente importantes, disponibilizando quantidades consideráveis de nutrientes que são aproveitados pelos colectores.

A teoria formulada por VANNOTE *et al.* (1980) foi testada e confirmada em diferentes rios distribuídos por várias zonas florestadas de clima temperado da América do Norte (e.g. HAWKINS & SEDELL, 1981; CUSHING *et al.*, 1983; BRUNS *et al.*, 1982, 1984; SCHEIRING, 1985). No entanto, em bacias hidrográficas com distintas características climáticas, geológicas, litológicas, geomorfológicas, ripícolas e tributárias, o eixo gradiential pode surgir substancialmente alterado. Como FISHER & GRIMM (1991) referem, os gradientes longitudinais aparecem definidos em qualquer rio, envolvendo contudo diferentes variáveis.

As zonas de planície ocupam 42% da superfície dos continentes (SMITH, 1980 *in* WILEY *et al.*, 1990) e, relativamente à teoria do contínuo lótico (VANNOTE *et al.*, 1980), as bacias hidrográficas apresentam uma inversão, quase perfeita, da estrutura longitudinal descrita pela vegetação ripícola (WILEY *et al.*, 1990). Nestes rios, os troços de cabeceira são abertos, sem vegetação ripícola de margem, desenvolvendo-se esta, muitas vezes de uma forma descontínua, em troços a jusante (FISHER, 1986; MATTHEWS, 1988; WILEY *et al.*, 1990); em consequência, a insolação é elevada o que permite o desenvolvimento de elevadas taxas de fotossíntese. Por outro lado, em muitos rios de planície no Hemisfério Norte, o período de queda das folhas coincide com a época do ano de maior caudal e escoamento, sendo a matéria orgânica rapidamente exportada para jusante, ou lateralmente para zonas de margem ou para a planície de inundação, sem ter sido processada e utilizada (FISHER, 1986). Em sistemas com estas características, os detritívoros estão praticamente ausentes (YOUNG *et al.*, 1978; PECKARSKY, 1980; FISHER, 1986; MATTHEWS, 1988).

O estudo da dinâmica de nutrientes em sistemas lóticos evoluiu significativamente com o desenvolvimento do conceito "espiral de nutrientes" (NEWBOLD *et al.*, 1981). Neste conceito, a característica unidireccional da corrente introduz uma dimensão espacial no ciclo dos nutrientes e no processamento da matéria orgânica, e aspectos estruturais e funcionais das comunidades biológicas, relacionados com a retenção e com a utilização da matéria orgânica e dos nutrientes, podem ser interpretados em termos de produtividade e de

estabilidade do ecossistema. As "dimensões" da espiral de nutrientes e da reciclagem de carbono orgânico (definidas, respectivamente, como a distância média, no ecossistema, necessária para o processamento de um ciclo completo de nutrientes e pela distância média entre a entrada do carbono orgânico no sistema e a sua oxidação) constituem índices sobre a utilização de recursos com origem alóctone ao sistema, relativamente ao seu transporte para jusante. Contrariamente às suas taxas específicas de eficiência, o processamento em espiral e a reciclagem são independentes das características e dimensões do sistema lótico ao longo do qual são medidas, o que permite efectuar legítimas comparações entre sistemas lóticos e segmentos, ou troços, de rio (ELWOOD *et al.*, 1983).

ELWOOD *et al.* (1983) sugerem que, em sistemas lóticos não perturbados, a espiral de nutrientes é predominantemente um processo biótico, envolvendo absorção, retenção e reciclagem de nutrientes pelos organismos associados com o sedimento inorgânico e com a matéria orgânica bentónica. No entanto, a espiral de nutrientes é também função de factores físicos (e.g. corrente) e químicos (e.g. adsorção). MINSHALL *et al.* (1983) descreveram a influência dos factores físicos e dos factores biológicos na espiral de nutrientes, alertando para as suas funções diferenciadas. Acrescentam, tendo como objectivo o conhecimento da dinâmica de funcionamento do ecossistema, ser necessário distinguir entre a simples deslocação longitudinal de nutrientes (influência de factores físicos) e o seu processamento (influência de factores biológicos).

O fluxo de energia e o ciclo de nutrientes são os dois processos principais que ocorrem nos ecossistemas (HANLON, 1982). Em muitos rios, a principal fonte de energia é alóctone, com origem na matéria orgânica proveniente do sistema terrestre (e.g. CUMMINS, 1974; BOLING *et al.*, 1975). Todavia, em determinadas situações, a produção fotossintética interna ao sistema é elevada, com um "input" orgânico maioritariamente autóctone. A proporção entre as contribuições alóctone e autóctone da matéria orgânica num sistema lótico é determinante da estrutura trófica da comunidade de invertebrados (CUMMINS, 1974), fornecendo-nos indicação sobre as características funcionais do ecossistema, nomeadamente, a dependência externa ou produção interna de matéria orgânica particulada.

3. MATÉRIA ORGÂNICA

3.1. Contribuição alóctone

Em pequenos rios de montanha, com vegetação ripícola abundante e elevado grau de ensombramento, os balanços de matéria orgânica efectuados demonstram que 85 a 99% do "input" anual de energia tem origem em matéria orgânica alóctone (FISHER & LIKENS, 1973; TRISKA *et al.*, 1982; CONNERS & NAIMAN, 1984).

No Quadro 3.1 apresentam-se valores totais/ano, de contribuições alóctones de CPOM com origem na vegetação ripícola e avaliados em diferentes sistemas lóticos. BIRD & KAUSHIK (1981) comentam que, apesar de contribuições alóctones máximos de CPOM, como seja $1719 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$, determinada por MARXSEN (1980 *in* BIRD & KAUSHIK, 1981) num sistema lótico com intensa canópia, a maioria das determinações apontam para uma contribuição alóctone variando entre 400 e $600 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$.

A dominância de folhas no "input" alóctone de CPOM parece surgir como tendência geral em muitos sistemas lóticos. WINTERBOURN (1976) refere, para a Nova Zelândia, uma contribuição de 62%. Na Guatemala, numa zona de floresta em sistema não perturbado com regime torrencial, as folhas contribuíram em 67-77% (KÜNKELE-WESTPHAL & KÜNKELE, 1979). Na África do Sul, numa zona de charneca com clima mediterrânico, KING *et al.* (1987) mediram uma contribuição de 64-80%. Na Austrália, em zona de charneca, as folhas de árvore representam 78% do CPOM alóctone (MAGGS & PEARSON, 1977).

Nos E.U.A., para sistemas lóticos com vegetação ripícola abundante, em zona de floresta, FISHER & LIKENS (1973) referem, contudo, uma contribuição de 29% das folhas de árvore, no "input" total alóctone de matéria orgânica; sendo a maior contribuição alóctone de matéria orgânica efectuada sob a forma dissolvida (46,3% DOM).

Em sistemas lóticos que drenam regiões florestadas, os fragmentos de madeira de grandes dimensões (LWD "large woody debris" > 10 cm, segundo nomenclatura utilizada por WARD & AUMEN, 1986; AUMEN *et al.*, 1990) podem, também, adquirir representação significativa na contribuição alóctone.

De acordo com TRISKA & CROMACK (1980), no Norte dos E.U.A. a maior acumulação de fragmentos lenhosos em sistemas lóticos ocorre na costa oeste, em florestas de coníferas. No norte da Califórnia, os mesmos autores determinaram um "input" de $45-80 \text{ kg m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ em sistemas lóticos que drenam florestas de sequoias [*Sequoia sempervirens* (Lamb.)] e, em Oregon, referem que a acumulação de material lenhoso proveniente de coníferas representa 70% do total de "input" alóctone.

Numa região montanhosa australiana em que o estrato arbóreo é dominado por freixos e faias, BLACKBURN & PETR (1979) referem que 66% da contribuição alóctone de matéria orgânica é constituída por troncos de madeira e cascas de árvores. Pelo contrário, em Jonkershoek, numa região no sudoeste da África do Sul, de clima mediterrânico, com coberto vegetal pobre e maioritariamente constituído por arbustos, os fragmentos lenhosos, incluindo troncos de árvore e partículas de menores dimensões, contribuem apenas em 18-29% no "input" alóctone de CPOM (KING *et al.*, 1987).

QUADRO 3.1 - Contribuição alóctone de detritos ripícolas (CPOM) em sistemas lóticos

Área estudada	Vegetação ripícola principal	"input" de CPOM (g m ⁻² ano ⁻¹)	Referências
New Hampshire (E.U.A.)	<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh., <i>Acer saccharum</i> Marsh., <i>Betula alleghaniensis</i> Britt.	555 *	FISHER & LIKENS (1973)
South Island (Nova Zelândia)	<i>Nothofagus</i> sp.	453	WINTERBOURN (1976)
Mississippi (E.U.A.)	<i>Pinus</i> sp.	400	DE LA CRUZ & POST (1977)
Victoria (Austrália)	<i>Eucalyptus regnans</i> F. Muell., <i>Nothofagus cunninghamii</i> (Hook. fill.) Oersted, <i>Quercus</i> sp.	600	BLACKBURN & PETR (1979)
Oregon (E.U.A.)	Coníferas	730	TRISKA & CROMACK (1980)
Rohrwiesenschbach (Alemanha)	intensa canópia (<i>Fagus</i> sp.)	1719	MARXSEN (1980 in BIRD & KAUSHIK, 1981)
Himmerland (Dinamarca)	<i>Fagus sylvatica</i> L.	716 *	IVERSEN <i>et al.</i> (1982)
Carolina do Norte (E.U.A.)	<i>Fagus</i> sp., <i>Acer</i> sp., <i>Betula</i> sp.	259	WEBSTER & WAIDE (1982)
Quebec (Canadá)	<i>Picea mariana</i> (Miller) e <i>Picea glauca</i> (Moench) Voss, <i>Betula papyrifera</i> Marshall, <i>Populus tremuloides</i> Michx., <i>Alnus rugosa</i> (Duroi)	15-534 ***	CONNERS & NAIMAN (1984)
Adelaide (Austrália)	<i>Eucalyptus</i> sp.	183	TOWNS (1985)
Jonkershoek (África do Sul)	<i>Pinus radiata</i> D. Don, <i>Protea</i> sp., <i>Widdringtonia nodiflora</i> (L.) Powrie, <i>Ilex mitis</i> (L.) Radlk., <i>Cunonia capensis</i> L., <i>Brabejum stellatifolium</i> L., <i>Metrosideros angustifolia</i> (L.) Smith	434 - 500	KING <i>et al.</i> (1987)

* valores em g após incineração; todos os outros valores estão em peso seco

** variação ao longo de toda a bacia: de ordem 1 (534 g m⁻² ano⁻¹) a ordem 6 (15 g m⁻² ano⁻¹)

Em sistemas lóticos de montanha e durante condições ambientais estáveis, CPOM é processada próximo dos locais de entrada, sendo a matéria orgânica principalmente exportada sob as formas de FPOM ou de DOM, o que demonstra uma grande capacidade retensiva do ecossistema (e.g. CUMMINS, 1974; VANNOTE *et al.*, 1980; CUMMINS *et al.*,

1983; SPEAKER *et al.*, 1984; MALTBY, 1995). Esta característica tem sido relacionada com os fragmentos orgânicos de grandes dimensões que se acumulam e provocam a formação de pequenas barragens orgânicas e locais de açude (BILBY & LIKENS, 1980; SPEAKER *et al.*, 1984). Consequentemente, criam-se condições de maior estabilidade ambiental e aumento da produtividade biológica (SPEAKER *et al.*, 1984; ROBISON & BESCHTA, 1990).

A acumulação de matéria orgânica e de nutrientes, nas barragens orgânicas e/ou no sedimento, provoca uma diminuição nas "dimensões" da espiral, disponibilizando-se, assim, mais energia e nutrientes para os consumidores (SMOCK *et al.*, 1989). As barragens orgânicas fomentam a abundância e a biomassa de invertebrados, afectando igualmente a estrutura trófica, ou seja, a composição dos grupos tróficos funcionais (MOLLES, 1982; SMOCK *et al.*, 1989; HILDREW *et al.*, 1991).

Durante descargas elevadas de água, em locais com acumulação de fragmentos orgânicos de grandes dimensões, criam-se "micro-habitats" com velocidades de corrente reduzida ("dead-zones", segundo nomenclatura de HILDREW *et al.*, 1991), que constituem importantes refúgios temporários. Da mesma forma, em condições ambientais inversas, ou seja fluxo de água reduzido, os troncos de árvore podem proporcionar locais protegidos (TSCHAPLINSKI & HARTMAN, 1983; ROBISON & BESCHTA, 1990). Estes locais "dead-zones" retêm detritos, fitoplâncton e invertebrados, promovendo a recolonização e a recuperação do sistema após as perturbações (HILDREW *et al.*, 1991).

Os fragmentos orgânicos de grandes dimensões podem, contudo, impedir a migração (HELMERS, 1966 *in* ROBISON & BESCHTA, 1990) e diminuir a eficiência alimentar, devido a uma redução da luminosidade (WILZBACK & HALL, 1985). No entanto, a remoção de troncos de árvore, em sistemas lóticos, tem sido associada a uma redução na produção de salmonídeos (HARMON *et al.*, 1986; MURPHY *et al.*, 1986)

O "input" de CPOM em sistemas lóticos é contínuo (e.g. BOLING *et al.*, 1975; HYNES, 1975), mas, em sistemas com vegetação ripícola abundante, "inputs" máximos ocorrem sobretudo durante o período de queda das folhas.

No Hemisfério Norte, a sazonalidade do "input" da matéria orgânica alóctone surge extremamente importante no ciclo de vida (PETERSEN & CUMMINS, 1974) e na dinâmica das populações (RICHARDSON, 1991; RICHARDSON & NEILL, 1991). Nos E.U.A., HAWKINS & SEDELL (1981) e SCHEIRING (1985) demonstraram, que durante o período outonal de queda das folhas, em troços de rio de ordem 1, os detritívoros constituíram o grupo trófico com maior abundância relativa. Referindo-se concretamente àquele sistema, SCHEIRING (1985) acrescenta que o processamento do "input" outonal de CPOM em FPOM deverá ter sido a principal causa responsável pelo pico de colectores observado durante o Inverno.

O "input" de fragmentos orgânicos de maiores dimensões, tais como troncos e ramos de árvore, ocorre preferencialmente no Inverno devido ao efeito do vento e da neve (KNIGHT & BOTTORFF, 1981). Por sua vez, as precipitações arrastam DOM da exudação das plantas terrestres e incorporam resíduos da actividade animal arbórea acumulados nas folhas (KNIGHT & BOTTORFF, 1981).

As enxurradas são também responsáveis pela introdução de importantes quantidades de matéria orgânica alóctone (FISHER & LIKENS, 1973; FISHER & MINCKLEY, 1978; WEBSTER *et al.*, 1979), representando o principal meio de entrada de matéria orgânica, sob a forma de FPOM, em sistemas lóticos de planície (MATTHEWS, 1988). Como refere BUNN (1986), os "inputs" alóctones de FPOM aumentam durante as enxurradas e as

precipitações inverniais podem induzir um padrão sazonal na disponibilidade de alimento aos organismos colectores. FISHER & LIKENS (1973) verificaram, igualmente, o aumento de DOM com o aumento das descargas de água.

FISHER & LIKENS (1973) constataram que o "input" alóctone de DOM assumia uma importância significativa no balanço energético de um rio de montanha, contribuindo com 46,3% para o total da matéria orgânica alóctone. Verificaram, contudo, que a importação e a exportação de DOM era aproximadamente igual. Consequentemente, referem que a concentração de DOM deve ser considerada como um reservatório flutuante de matéria orgânica que, de uma forma contínua, recebe "inputs" alóctones da bacia hidrográfica e do próprio sistema, após lixiviação das partículas de maiores dimensões. FISHER & LIKENS (1973) calcularam que a razão entre DOM exportado e a matéria orgânica particulada era de 2,3; o que, segundo estes autores, demonstra que o sistema reduz a maior parte da matéria orgânica particulada sob a forma de calor ou ao estado dissolvido. De facto, a eficiência de degradação do "input" detritico foi estimada em 63% (FISHER & LIKENS, 1973)

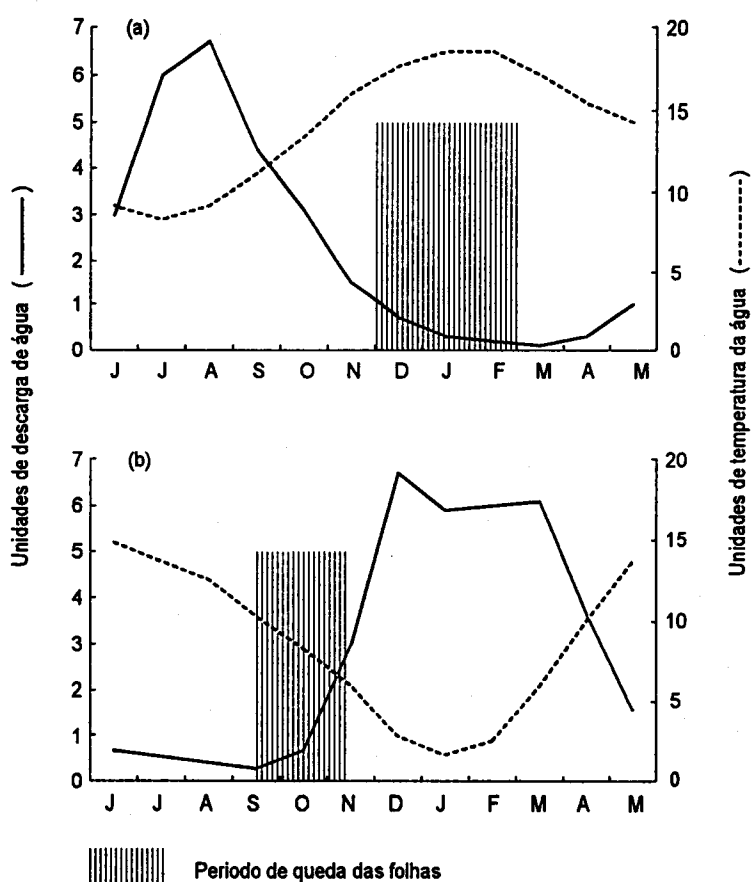


FIGURA 3.1 - Variação temporal do período de queda das folhas, da descarga de água e da temperatura da água, em sistemas lóticos que drenam florestas de *Eucalyptus* na Auastrália (a) e em sistemas lóticos que drenam florestas com espécies caducifólias nos E.U.A (b) (BUNN, 1986)

Exactamente ao contrário do que acontece no Hemisfério Norte, em que o processamento da matéria orgânica ocorre durante o Inverno, quando a descarga de água é maior e a temperatura da água é mais reduzida (após o pico de queda das folhas no Outono), no Hemisfério Sul, o período máximo de queda das folhas ocorre durante os meses de Verão quando a descarga de água é menor e as temperaturas da água são mais elevadas (e.g. BUNN, 1986; KING *et al.*, 1987; BUNN, 1988a; STEWART & DAVIES, 1990) (Figura 3.1).

À semelhança do que acontece no Hemisfério Norte, e com base no conhecimento dos sistemas lóticos que drenam zonas de floresta de clima temperado, poder-se-ia esperar que, no Hemisfério Sul, o "input" alóctone estival fosse processado durante o final do Verão e durante o Outono. O processamento da folhada deveria ser também mais rápido, durante aquela época do ano, devido às elevadas temperaturas da água (CUMMINS, 1974; PETERSEN & CUMMINS, 1974; REICE, 1974; SUBERKROPP & KLUG, 1974; BÄRLOCHER & SCHWEIZER, 1983; HANSON *et al.*, 1984).

Um trabalho realizado por BUNN (1988b) na Austrália, num sistema lótico que drena uma zona de floresta de *Eucalyptus marginata* Sm., demonstrou, contudo, que os macroinvertebrados não contribuem para o processamento da folhada durante os meses de Verão e de Outono e que, contrariamente ao que acontece no Norte dos E.U.A., as taxas de processamento eram baixas e constantes ao longo do ano. O autor atribui tal facto à reduzida qualidade alimentar das folhas de *E. marginata* Sm.

Generalizando, BUNN (1986) refere que as folhas de árvores que caracterizam as florestas australianas são de inferior qualidade alimentar, comparativamente às folhas de árvores das florestas norte americanas, com espécies caducifólias (Quadro 3.2).

Todavia, e embora os níveis de azoto orgânico sejam da mesma ordem de grandeza, o conteúdo em lenhina é superior nas espécies australianas; BUNN (1986) acrescenta que muitas folhas de espécies nativas australianas possuem uma espessa cutícula cerosa e uma elevada concentração de polifenóis.

Os polifenóis influenciam negativamente a palatibilidade das folhas, inibindo a sua ingestão pelos macroinvertebrados (BUNN, 1988b; MAUFFETTE & OECHEL, 1989) e impedindo a colonização microbiana (HARRISON, 1971; BÄRLOCHER & OERTLI, 1978; STOUT, 1989). Em certas condições, tornam-se também responsáveis pela desoxigenação da água (TRÉMOLIÈRES & CARBIENER, 1981; BUNN, 1988).

Observando-se o Quadro 3.2, notam-se marcadas diferenças nos níveis de azoto orgânico e de polifenóis entre as folhas de espécies de árvores nativas da Austrália. Consequentemente, a qualidade dos detritos que entram em rios de zonas florestadas varia consideravelmente, dependendo da composição arbórea.

Em florestas mistas com espécies de folha caduca, PETERSON & CUMMINS (1974) observaram que as folhas de árvore proporcionavam alimento de uma forma contínua, devido a diferenças na taxa de degradação das espécies. É possível que, no Hemisfério Sul, muitas das folhas que entram nos sistemas lóticos, durante o Verão, forneçam às comunidades biológicas um suplemento alóctone de carbono que não tem um imediato valor nutricional. As condições ambientais no Verão podem interactuar de uma forma negativa no processo de decomposição. O reduzido fluxo de água, conjuntamente com temperaturas elevadas, podem proporcionar baixos níveis de oxigénio inibindo a actividade microbiana (BUNN, 1988a). Por outro lado, muitas espécies de invertebrados desenvolvem o seu ciclo de vida de forma a evitar as condições ambientais estivais, pouco favoráveis (e.g. WINTERBOURN, 1976; TOWNS, 1985; LAKE *et al.*, 1986).

QUADRO 3.2 - Composição química de folhas de árvores de espécies australianas e de espécies norte americanas

	N orgân. total (% peso seco)	Polifenóis (% peso seco)	Lenhina (% peso seco)	Referências
Espécies australianas				
<i>Acacia melanoxylon</i> R. Br.	2,34	16,40	26,80	CORK & PAHL (1984)
<i>Casuarina cunninghamiana</i> Miq.	1,78	-	-	PIDGEOON & CAIRNS (1981)
<i>Eucalyptus blakelyi</i> Maiden	1,29	-	-	PIDGEOON & CAIRNS (1981)
<i>E. camaldulensis</i> Dehnh	1,29	16,00	15,10	CORK & PAHL (1984)
<i>E. maculata</i> Hook.	0,97	13,10	24,00	CORK & PAHL (1984)
<i>E. marginata</i> Sm.	0,30 - 0,40	19,00 - 20,00	-	BUNN (1988)
<i>E. obliqua</i> L'Hérit	1,15	16,50	-	KIRKBY & BUCKERFIELD (1975) BARMUTA (1978)
<i>E. ovata</i> Labill.	1,42	16,80	21,80	CORK & PAHL (1984)
<i>E. regnans</i> F. Muell.	0,75	-	-	BLACKBURN & PETR (1979)
<i>Nothofagus cunninghamii</i> (Hook. fill) Orested	0,98	-	-	BLACKBURN & PETR (1979)
Espécies norte americanas				
<i>Acer rubrum</i> L.	0,70	-	10,10	MELILLO <i>et al.</i> (1982)
<i>Acer saccharum</i> Marsh.	0,60	-	10,10	MELILLO <i>et al.</i> (1982)
<i>Carya glabra</i> (Mill.)	1,48	9,10	10,00	SUBERKROPP <i>et al.</i> (1976)
<i>Cornus florida</i> L.	1,06 - 1,63	-	8,00 - 8,20	WEBSTER & WAIDE (1982)
<i>Fraxinus americana</i> L.	0,90	-	12,20	MELILLO <i>et al.</i> (1982)
<i>Quercus alba</i> L.	0,71	16,20	12,20	SUBERKROPP <i>et al.</i> (1976)
<i>Quercus</i> cf. <i>robur</i>	1,09	-	-	BLACKBURN & PETR (1979)
<i>Rhododendron maximum</i> L.	0,73 - 0,77	-	7,20 - 8,20	WEBSTER & WAIDE (1982)
<i>Salix babylonica</i> L.	3,96	-	-	PIDGEOON & CAIRNS (1981)

in BUNN (1986)

Contrariamente aos sistemas lóticos no Norte dos E.U.A., no Hemisfério Sul, os invertebrados, particularmente os detritívoros, não parecem estabelecer uma sincronia com o pico máximo de queda das folhas. Como KING *et al.* (1987) referem, a componente biótica em qualquer sistema lótico é influenciada pela composição do alimento fornecido, mas também, e sobretudo, pelas condições ambientais. Numa perspectiva mais radical, WINTERBOURN *et al.* (1981) atribuem a flexibilidade ecológica observada em espécies de invertebrados na Nova Zelândia à natureza não retensiva dos ecossistemas, associada a

uma grande imprevisibilidade climática que desencadeia perturbações com diferentes níveis de intensidade.

3.2. Contribuição autóctone

Macrófitos

FISHER & CARPENTER (1976) referem contribuições de macrófitos para a produção autóctone variando de 1%, no rio Tamisa, até ao máximo de 100%, em sectores poluídos de alguns rios. Num estudo sobre balanço energético de matéria orgânica num sistema lótico no norte dos E.U.A., HILL & WEBSTER (1983) indicam contribuições de macrófitos de 13,1%, no total de matéria orgânica e 28%, na matéria orgânica gerada no próprio rio.

O consumo directo de macrófitos é, no entanto, raro e pouco significativo; a estrutura lenhificada, com células muito resistentes e com reduzido conteúdo em azoto, diminui a capacidade de ingestão e digestão directa destas plantas (GREGORY, 1983). Consequentemente, os maiores "inputs" de macrófitos na dinâmica trófica processam-se sob a forma de excreção dos macrófitos vivos (DOM) e sob a forma de detritos, resultantes da decomposição dos tecidos senescentes (HILL & WEBSTER, 1983). Aparentemente, a maior contribuição dos macrófitos nos ecossistemas lóticos ocorre após a sua morte e decomposição.

De um modo geral, a decomposição dos macrófitos (50% de perda de peso por semana) é duas vezes mais rápida que a decomposição da vegetação terrestre (5-25% de perda de peso por semana) (ANDERSON & SEDELL, 1979). Após a lixiviação inicial, a decomposição é facilitada pela actividade e consumo dos invertebrados (e.g. BIRD & KAUSHIK, 1985a; ROOKE, 1986; SAND-JENSEN *et al.*, 1989; SUREN & LAKE, 1989; CHILTON, 1990). No entanto, a degradação e o consumo parecem estar relacionados com a maturação dos tecidos, aumentando substancialmente com a senescência e com o condicionamento microbiano (PATIENCE *et al.*, 1983).

Comparativamente com os detritos alóctones, que são incorporados nos sistemas aquáticos ao longo de vários meses, HILL & WEBSTER (1983) referem que, no balanço energético, os detritos com origem nos macrófitos representam um pico, de final de Verão/princípio de Outono. FISHER & CARPENTER (1976) e HILL & WEBSTER (1983) sugerem que os macrófitos, apesar de secundários no balanço energético de muitos sistemas lóticos, podem contribuir significativamente para o aumento de matéria orgânica durante o período pós-Verão, em que a produção perifítica decresce devido à diminuição da insolação, e antes do significativo "input" outonal de detritos alóctones.

Em zonas temperadas, os macrófitos evidenciam anualmente dois períodos distintos: o de expansão e de crescimento, entre o final do Inverno/Primavera e o Outono, e o de paragem invernal, em que grande parte das plantas desaparece por arrastamento durante as enxurradas (WESTLAKE *et al.*, 1980).

Os macrófitos crescem rapidamente na Primavera e atingem a biomassa máxima ("maximum standing crop" - MSC) no final desta estação ou no Verão, de acordo com o regime hidrológico, com as condições climáticas e com a biologia da espécie. No final do Verão, ou no Outono, a maior parte das plantas morrem e resistem ao Inverno sob a forma de órgãos de resistência, como sejam, sementes, bolbos e rizomas; outras param o

crescimento e, eventualmente, diminuem a biomassa (*Myriophyllum spicatum* L.); e outras retêm partes verdes perto ou sob a superfície da água (*Apium nodiflorum* (L.) Lag., *Nasturtium officinale* R. Br.) (FERREIRA, 1992).

Durante o período de crescimento, a biomassa de macrófitos aumenta de forma sigmóide (Figura 3.2).

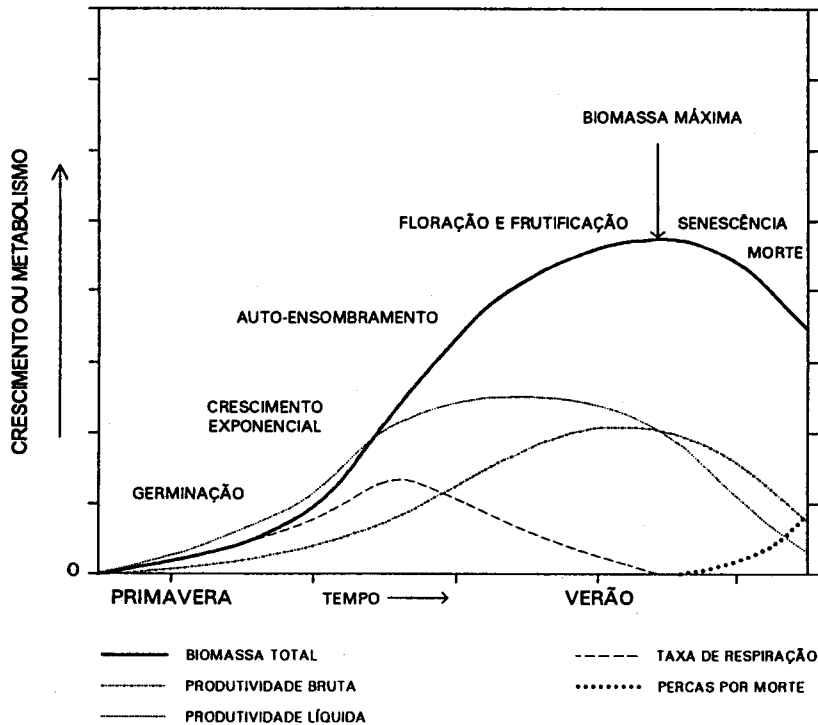


FIGURA 3.2 - Crescimento e padrão metabólico de um macrófito anual típico (WETZEL, 1983)

Neste exemplo, idealizado por WESTLAKE (1965 *in* WETZEL, 1983), a produtividade bruta atinge um "plateau", diminuindo em seguida devido ao envelhecimento dos tecidos; a produtividade líquida começa por aumentar, após o que decresce devido ao aumento progressivo da respiração. A biomassa máxima ("maximum standing crop" - MSC), ou seja, a máxima produtividade líquida acumulada, só é atingida quando a produtividade líquida se torna igual a zero. Subsequentemente, a biomassa e a produtividade líquida acumulada decrescem, sendo a produtividade líquida final igual à quantidade de material que não foi metabolizado no momento da morte da planta.

WETZEL (1983) refere que, para as espécies de macrófitos anuais e apesar das numerosas variações encontradas em populações naturais, este padrão geral de crescimento e metabolismo tende a prevalecer nas comunidades de zonas temperadas e subtropicais.

A biomassa máxima (MSC) assume um significado especial porque atinge um valor próximo da acumulação máxima anual de produção líquida, sendo as perdas, na maior parte dos casos, inferiores a 0,2% (WESTLAKE *et al.*, 1980).

Em águas temperadas férteis, as comunidades submersas de macrófitos atingem valores de MSC entre 0,4 - 0,7 kg peso seco m⁻² (WESTLAKE, 1975), embora possam ocorrer grandes variações. As plantas emergentes podem atingir valores superiores e, para as mesmas águas, a MSC varia entre 0,5 kg peso seco m⁻² em comunidades anuais como *Nasturtium officinale* R. Br., até 2 kg peso seco m⁻² em perenes com rizomas acumulados, como seja *Scirpus lacustris* L. (WESTLAKE, 1975).

Em águas pouco férteis, profundas ou com grande turbidez, as MSC decrescem para valores entre 0,01 - 0,02 kg peso seco m⁻². Em sistemas lóticos de montanha, com números de ordem reduzido, canópias elevadas e grande taxa de ensombramento, os macrófitos estão praticamente ausentes, surgindo por vezes como únicas representantes as filamentosas macroscópicas (WESTLAKE, 1975).

Nos sistemas de águas correntes, os macrófitos desempenham uma importante função na reciclagem de nutrientes, bombeando os nutrientes da água e do sedimento e retendo substâncias tóxicas (WETZEL, 1983, 1988; DENNY, 1987). Intervêm ainda na espiralização dos nutrientes ao fomentarem a retenção, a fragmentação e o processamento da matéria orgânica do sistema terrestre e de montante (DAWSON, 1980). A capacidade de retenção da matéria orgânica proporciona, por seu lado, um maior desenvolvimento da epifauna, acelerando o processamento microbiano e a decomposição (ANDERSON & SEDELL, 1979).

Perifiton

A produtividade perifítica, por superfície, é função da densidade de clorofila *a* (BUSCH & FISHER, 1981). Num rio de uma zona desértica dos E.U.A., BUSCH & FISHER (1981) determinaram, para o Verão, um valor médio de clorofila *a* de 191 mg m⁻², apesar das populações algais desenvolverem uma distribuição em mosaico, com concentrações superiores a 700 mg m⁻² em aglomerados de *Cladophora glomerata* (L.) Kütz.

Se se considerar, como sugere FISHER (1986), que os rios de zonas desérticas são os sistemas lóticos mais produtivos, com as biomassas algais mais elevadas, poder-se-á supor uma reduzida contribuição do perifiton para a matéria orgânica total, sobretudo se comparada com as biomassas de macrófitos e com os "inputs" alóctones de matéria orgânica. Contudo, em sistemas lóticos de montanha, e ao longo dos seus percursos longitudinais, o perifiton surge como o primeiro produtor a desenvolver-se, embora com uma produtividade limitada pela luz (WHITTON, 1975; SUMNER & FISHER, 1979; KEITHAN & LOWE, 1985; LOWE *et al.*, 1986); e em pequenos rios, com reduzida vegetação ripícola de margem, as algas perifíticas assumem-se como o principal produtor primário (e.g. WILHM *et al.*, 1978; BLANCK, 1985).

STOCK & WARD (1989) referem que, embora a produção algal constitua uma pequena parcela no "input" total orgânico, pode representar uma importante componente energética para os produtores secundários.

Neste sentido, MAYER & LIKENS (1987) demonstraram que, num rio de montanha com elevada taxa de ensombramento, 75% da produção de Trichoptera era suportada por algas epibênticas. BIRD & KAUSHIK (1984) constataram que o perifiton produzia uma taxa de crescimento superior em *Ephemerella subvaria*, comparativamente com dietas constituídas por detritos alóctones ou por material fecal proveniente dos macroinvertebrados. Num estudo sobre o efeito da qualidade alimentar no crescimento de três espécies de *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae), FULLER & MACKAY (1981) observaram que

as diatomáceas proporcionavam maior crescimento larvar, comparativamente com o material detrítico, sugerindo que a produção autotrófica poderá representar um importante factor no fluxo de energia, em ecossistemas lóticos.

A qualidade alimentar, em sistemas lóticos, tem sido considerada como uma importante variável, responsável pelas taxas de crescimento ou pela abundância de grupos ou táxones específicos (BÄRLOCHER & KENDRICK, 1973, 1975; IVERSEN, 1974; MACKAY, 1977; WARD & CUMMINS, 1979; FULLER & MACKAY, 1981; HAWKINS & SEDELL, 1981; HAWKINS *et al.*, 1982; FINDLAY *et al.*, 1984; FULLER *et al.*, 1986; FULLER & FRY, 1991), e frequentemente ligada à produção algal (FULLER & MACKAY, 1981; HAWKINS *et al.*, 1982; FULLER *et al.*, 1986; FULLER & FRY, 1991). As algas apresentam uma relação C/N baixa, inferior à existente, por exemplo, nos macrófitos, tornando-as nutricionalmente preferidas pelos invertebrados (ANDERSON & CUMMINS, 1979; HAWKINS *et al.*, 1982; GREGORY, 1983). No entanto, grande parte dos invertebrados aquáticos são generalistas nos seus hábitos alimentares (CUMMINS, 1973) e, para a maioria, o consumo de algas está dependente da disponibilidade destas no ecossistema (GREGORY, 1983).

3.3. Autotrofia e heterotrofia em sistemas lóticos

Em muitos sistemas lóticos, a produção autóctone de matéria orgânica é suplementada por detritos alóctones provenientes da bacia hidrográfica (e.g. FISHER & LIKENS, 1973; PETERSEN & CUMMINS, 1974; BUSCH & FISHER, 1981).

FISHER & LIKENS (1973) verificaram que, em sistemas lóticos com vegetação ripícola abundante, menos de 1 % do "input" total orgânico era proveniente da fotossíntese autóctone. Neste sentido, alguns autores têm demonstrado que a maioria dos sistemas lóticos são heterotróficos (respiração da comunidade, R, superior à produção primária bruta, P), e que os rios não perturbados pelo homem são predominantemente consumidores de matéria orgânica (BUSCH & FISHER, 1981).

MINSHALL (1978) refere, no entanto, que em muitos sistemas lóticos a produção primária autóctone representa a principal fonte de matéria orgânica, e que, mesmo em rios heterotróficos, a produção autóctone assume verdadeira importância no funcionamento dos ecossistemas.

Na teoria do contínuo lótico (VANNOTE *et al.*, 1980), prevê-se que as principais fontes de energia, responsáveis pelos processos bióticos, se alteram ao longo dos percursos longitudinais dos rios. Em zonas de cabeceira, a vegetação ripícola de margem restringe a penetração de luz e a produção autotrófica é diminuta, proporcionando-se um elevado "input" alóctone, sazonal, que constitui a base da energia trófica. Consequentemente, a respiração sobrepõe-se à produção primária, num metabolismo fundamentalmente heterotrófico. Progressivamente, ao longo do percurso longitudinal do rio, a vegetação ripícola diminui, surgindo situações com dominância de fotossíntese (ordem 4-6). A jusante, com o aumento da profundidade e da turbidez da água prevê-se, novamente, uma dominância da respiração.

Rios com uma dinâmica predominantemente autotrófica ($P/R > 1$), normalmente resultam de uma ausência de vegetação ripícola ou de um enriquecimento em nutrientes provocado por perturbação humana (BUSCH & FISHER, 1981).

Vastas áreas de planície estão actualmente ocupadas por uma agricultura explorada em regime intensivo. Adicionalmente, uma grande percentagem das planícies naturais constituem importantes zonas de pastagem, fortemente adubadas. Em pequenos rios que drenam zonas intervencionadas de planície, a reduzida vegetação ripícola proporciona elevadas taxas de insolação que, conjuntamente com temperaturas favoráveis e com um elevado "input" de nutrientes, proporcionam elevadas taxas de fotossíntese. Determinações efectuadas, em sistemas com estas características, sugerem, com frequência mas não necessariamente, uma dinâmica predominantemente autotrófica.

HILL & GARDNER (1987) mediram durante o Verão, em dois rios de planície no Norte do Texas, uma produção primária bruta e uma respiração, variando respectivamente entre 0,7-7,1 $\text{gO}^2\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$ e 0,6-5,3 $\text{gO}^2\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$; comentam que taxas de metabolismo tão elevadas aproximam-se das determinadas nos rios extremamente produtivos das zonas desérticas. NEEL (1985 in MATTHEWS, 1988) refere que em rios de planície, localizados no Norte dos E.U.A., as ocasiões em que a respiração representa o processo metabólico dominante, são raras. No Kansas, E.U.A., GELROTH & MARZOLF (1978) calcularam uma taxa de produção primária bruta e uma taxa de respiração variando entre 0,5-1,2 e 0,5-1,8 $\text{gO}^2\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$, respectivamente, e MATTHEWS (1988) extrapolou valores de produção, em algas perifíticas, variando entre 0,7-1,93 $\text{gO}^2\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$, num pequeno rio (Brier Creek, Oklahoma), onde POWER *et al.* (1985) referiram um rápido desenvolvimento da produtividade de algas bentónicas.

Em zonas desérticas, as condições ambientais características (canópiia reduzida, elevada intensidade luminosa, reduzida velocidade de corrente, elevadas temperaturas e reduzido "input" de CPOM) permitem o desenvolvimento de uma elevada biomassa perifítica [191 mg m^{-2} de clorofila *a*, "Sycamore Creek, Arizona" (FISHER, 1986)]. No entanto, a variabilidade anual é muito elevada (provavelmente a mais elevada em sistemas lóticos) devido às frequentes enxurradas a que os sistemas estão sujeitos. As enxurradas constituem o primeiro agente de remoção dos produtores primários; e, ocorrendo sazonalmente, a produção primária anual é função da frequência e tempo de duração da perturbação. Como FISHER (1986) refere, as elevadas produções primárias registadas em rios de zonas desérticas (Quadro 3.3) podem ocorrer todos os anos por um período de tempo tanto mais longo quanto mais longo for o intervalo inter-enxurradas.

QUADRO 3.3 - Produção primária bruta em sistemas lóticos de zonas desérticas nos E.U.A.

Local	Produção Primária Bruta	Referência
Tecopa Bore, Deserto de Majave	8,7 $\text{gO}^2\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$	NAIMAN (1976)
Pinto Creek, Arizona (durante o Verão)	5,3 $\text{gO}^2\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$	LEWIS & GERKING (1979)
Sycamore Creek, Arizona (no final do Verão)	8,5 $\text{gO}^2\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$	BUSCH & FISHER (1981)
Rattlesnake Springs, Great Basin Desert	3,0 $\text{gO}^2\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$	CUSHING & WOLF (1982)

Como MINSHALL (1978) refere, a autotrofia como processo metabólico pode ser importante em muitos sistemas lóticos, especialmente em zonas desérticas, o que não significa que, numa análise global, estes ecossistemas sejam autotróficos.

Um ecossistema autotrófico é aquele onde a produção primária bruta excede a respiração e onde se verifica acumulação e/ou exportação do excesso de produção fotossintética (BUSCH & FISHER, 1981).

Nas zonas desérticas e durante as enxurradas os rios recebem elevados "inputs" alóctones de matéria orgânica particulada fina. Este material é incorporado no sedimento, à medida que a perturbação perde intensidade, proporcionando um importante recurso alimentar durante os períodos inter-enxurrada. Numa perspectiva global de funcionamento, e com base no facto dos quocientes P/R serem próximos de 1, FISHER (1986) refere que a exportação da produção fotossintética é praticamente anulada pelo "input" de partículas orgânicas finas durante as enxurradas; ou seja, a produção interna de matéria orgânica é quantitativamente equivalente ao "input" total alóctone de matéria orgânica. Acrescenta que, na sua globalidade, estes sistemas não são autotróficos nem heterotróficos, encontrando-se em equilíbrio no que respeita à origem da matéria orgânica.

4. PROCESSO DE DECOMPOSIÇÃO

HANLON (1982) considera que em muitos estudos efectuados tanto no sistema aquático como no sistema terrestre se confunde degradação (breakdown) de detritos com decomposição. Refere que, frequentemente, se comparam perdas de peso com decomposição, conceitos não equivalentes pois que perdas de peso na presença de processamento animal é principalmente uma medida de degradação (breakdown) e não uma decomposição total (HANLON, 1982). Em consequência, HANLON (1982) define degradação (breakdown) como as perdas de peso resultantes da fragmentação física da matéria orgânica e provocadas por factores ambientais, pela actividade microbiana ou pela alimentação animal, definindo como decomposição todo o processo de degradação da matéria orgânica nos seus elementos constituintes.

SWIFT *et al.* (1979 in MATTINGLY, 1986) sugerem que a decomposição resulta, essencialmente, de uma alteração de estado de um recurso (i.e., perda de matéria e alteração da composição química), sob a influência de factores bióticos e abióticos. MATTINGLY (1986) acrescenta que a perda de massa de um substrato orgânico (e.g., folhas de árvore) representa uma medida do processo de decomposição.

Por sua vez, BOLING *et al.* (1975), ANDERSON & SEDELL (1979), CUMMINS *et al.* (1980), PETERSEN *et al.* (1989) incluem no termo "processamento" todos os mecanismos, bióticos e abióticos, envolvidos na transferência dentro e entre a matéria orgânica particulada, dissolvida, incluindo a fragmentação da matéria orgânica em partículas de dimensões mais reduzidas e a conversão do carbono orgânico em dióxido de carbono (mineralização).

BUNN (1986) comenta que os termos "degradação" (breakdown) e "processamento" têm sido utilizados indiferentemente para referir os estados iniciais de decomposição da matéria orgânica, i.e., a degradação (breakdown) dos tecidos em partículas de pequenas dimensões.

Posteriormente, BOULTON & BOON (1991) definem decomposição como o processo pelo qual a matéria orgânica é catabolizada nas respectivas formas inorgânicas (e.g. carbono respirado sob a forma de CO_2 , azoto regenerado sob a forma de NH_4^+ , fósforo regenerado sob a forma de PO_4^{3-}) ou incorporado na biomassa viva, considerando determinante para a decomposição a interacção de quatro factores essenciais: (1) lixiviação abiótica dos componentes solúveis; (2) abrasão física e fragmentação; (3) condicionamento microbiano; (4) e alimentação pelos invertebrados.

Após o "input" da matéria orgânica alóctone (e.g. folhas de árvore) ou autóctone (plantas aquáticas depois de mortas) nos ecossistemas lóticos, e durante um período aproximado de 24 horas, a matéria orgânica sofre uma rápida perda de peso devido à lixiviação dos componentes solúveis, seguida de um declínio gradual durante um período mais prolongado (e.g. CUMMINS, 1974; SHORT *et al.*, 1980; BIRD & KAUSHIK, 1981; WEBSTER & BENFIELD, 1986). A perda de peso, dependente de factores abióticos da água, pode atingir proporções de 20-30% do seu peso inicial, em espécies de folha caduca, e 3-13% em espécies de folha persistente (LUSH & HYNES, 1973). PETERSEN & CUMMINS (1974) referem, como valor médio de várias espécies de folha caduca, uma perda de 15% do peso inicial. Semelhantes perdas de peso têm sido registadas em folhas de *Eucalyptus*, na Austrália (BUNN, 1986).

A lixiviação é sobretudo importante pela redução de açúcares, de polifenóis e de aminoácidos (e.g. REICE, 1974; SUBERKROPP *et al.*, 1976; BIRD & KAUSHIK, 1981), representando, também, uma importante fonte de matéria orgânica dissolvida, rapidamente removida da água pela influência de factores bióticos (actividade dos microrganismos e dos invertebrados) e abióticos (degradação física e transporte longitudinal) (LUSH & HYNES, 1973; BIRD & KAUSHIK, 1981; LOCK, 1981).

A fragmentação da matéria orgânica, provocada por abrasão física, ocorre de uma forma interactiva à medida que o processamento de detritos progride (CUMMINS, 1974). WEBSTER & BENFIELD (1986) referem que a fragmentação física poderá assumir verdadeira importância em ecossistemas lóticos, devido ao fluxo de água e à acção da corrente.

O processamento da matéria orgânica é dependente de factores externos, incluindo a temperatura (BIRD & KAUSHIK, 1985b; HURYN & WALLACE, 1987), a composição química da água (MEYER & JOHNSON, 1983; MUTCH & DAVIES, 1984; PALUMBO *et al.*, 1987; THOMPSON & BÄRLOCHER, 1989; OSGOOD & BOYLEN, 1992), o substrato do rio (REICE, 1974, 1977, 1980) e a velocidade da corrente (REICE, 1974, 1977, 1980; D'ANGELO & WEBSTER, 1992); e depende também das características físico-químicas, internas e específicas da matéria orgânica (e.g. PETERSEN & CUMMINS, 1974; ANDERSON & SEDELL, 1979).

Folhas de algumas espécies como o ulmeiro, o freixo e o amieiro, são processadas rapidamente, enquanto as folhas de nogueira sofrem um processamento intermédio e as folhas de carvalho e de faia são processadas lentamente (PETERSEN & CUMMINS, 1974).

CROMACK & MONK (1975 *in* WEBSTER & BENFIELD, 1986) verificaram que a taxa de degradação em florestas com espécies caducifólias estava correlacionada com o conteúdo inicial em lenhina nas folhas. SUBERKROPP & KLUG (1976) demonstraram a mesma tendência em sistemas lóticos, ou seja, uma degradação mais retardada em espécies com elevado conteúdo inicial em lenhina. A observação de que o conteúdo em azoto e em lenhina, na matéria orgânica, estão correlacionados com a taxa de degradação têm sugerido a utilização da relação lenhina/azoto como um índice de qualidade (MELILLO *et al.*, 1982; MALTBY, 1995).

Alguns autores têm também referido, para os sistemas lóticos, a existência de relações entre a taxa de degradação e o conteúdo inicial em azoto (KAUSHIK & HYNES, 1971; TRISKA *et al.* 1975 *in* WEBSTER & WAIDE, 1982). Todavia, essa relação não parece ser muito forte, baseando-se, fundamentalmente, na rápida degradação das folhas de amieiro, espécie sionte com bactérias fixadoras de azoto e com elevada concentração de azoto

nos diferentes tecidos constituintes da planta (WEBSTER & WAIDE, 1982). MELILLO *et al.* (1982) e TAYLOR *et al.* (1989) sugerem, no entanto, que a razão entre a lenhina e o azoto pode ser utilizada como indicador da qualidade alimentar dos detritos.

A presença de inibidores químicos nos tecidos orgânicos das espécies vegetais pode ser responsável por diferenças significativas na taxa de degradação. WEBSTER & BENFIELD (1986) consideram três tipos diferentes de inibidores: (1) cutículas externas que proporcionam uma barreira física à decomposição; (2) taninos que complexam com as proteínas e inibem o seu consumo; (3) compostos químicos com efeitos inibidores sobre os microrganismos e sobre os invertebrados (aminoácidos, polifenóis), o que se reflecte numa decomposição mais lenta.

As diferenças nas taxas de degradação são, também, aparentemente devidas à capacidade variável de processamento dos substratos orgânicos pelos microrganismos e pelos invertebrados (BOLING *et al.*, 1975), através de processos ainda não inteiramente conhecidos (ANDERSON & SEDELL, 1979; MERRITT *et al.*, 1984a).

4.1. Actividade microbiana

Os microrganismos degradam os detritos, alteram a sua composição química e proporcionam alimento aos invertebrados (e.g. CUMMINS, 1974; ARSUFFI & SUBERKROPP, 1984, 1989; FINDLAY *et al.*, 1984; 1986; BÄRLOCHER, 1985; CHAMIER & WILLOUGHBY, 1986; FINDLAY & ARSUFFI, 1989). Neste sentido, tem-se considerado que os microrganismos desempenham uma função intermédia no processamento da matéria orgânica, representando uma importante componente na nutrição dos invertebrados aquáticos (e.g. CUMMINS, 1974; ARSUFFI & SUBERKROPP, 1984).

A matéria orgânica, só por si, é considerada um recurso com valor nutricional limitado (ANDERSON & SEDELL, 1979; CUMMINS & KLUG, 1979). O nível de azoto total é, de um modo geral, reduzido; e a proteína, na sua maior parte, encontra-se associada a taninos e lenhina, em complexos de difícil digestão (SUBERKROPP *et al.*, 1976). O carbono apresenta-se, na sua maioria, sob a forma de polímeros estruturais muito recalcitrantes, como sejam a celulose, a hemicelulose e a lenhina. A baixa qualidade nutricional dos detritos reflecte-se nos reduzidos valores de "digestibilidade aproximada" (approximate digestibility-AD) e na "eficiência de conversão do alimento ingerido" [efficiency of conversion of ingested food - ECI(%)=100x(biomassa ganha)/material ingerido], registados para os detritívoros (CUMMINS *et al.*, 1973; CUMMINS & KLUG, 1979).

Nos detritos, as componentes com maior valor nutricional estão associadas à biomassa microbiana, e em muitos estudos tem-se demonstrado uma clara preferência dos detritívoros por fragmentos orgânicos com elevada cultura de microrganismos, especialmente de fungos (BÄRLOCHER & KENDRICK, 1973, 1975; SUBERKROPP & KLUG, 1976; ANDERSON & SEDELL, 1979; CUMMINS & KLUG, 1979; BÄRLOCHER, 1980; SRIDHAR & BÄRLOCHER, 1992b).

A matéria orgânica que entra na água (origem alóctone) e a que nela se disponibiliza (origem autóctone) é rapidamente colonizada por microrganismos (e.g. KAUSHIK & HYNES, 1971; CUMMINS, 1974). Os microrganismos produzem enzimas que hidrolizam os tecidos estruturais e libertam componentes solúveis e partículas finas para a água. Este processo tem sido designado por "condicionamento" (CUMMINS, 1974; BOLING *et al.*, 1975).

Numa partícula detritica, a actividade microbiana progride até um determinado instante, diminuindo em seguida bruscamente (Figura 4.1).

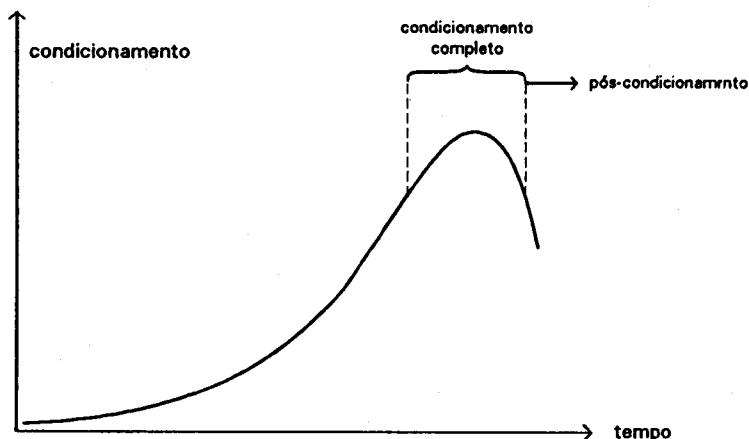


FIGURA 4.1 - Sequência típica do condicionamento microbiano numa partícula detritica (BOLING *et al.*, 1975)

BOLING *et al.* (1975) denominaram por "condicionamento completo" (fully conditioned), o nível máximo de condicionamento. O período de colonização mais reduzida, após o "condicionamento completo", corresponde à exaustão da degradação, ou seja, à degradação total do material detritico mais facilmente metabolizado, e é designado por fase de "pós-condicionamento" (post-conditioned) (BOLING *et al.*, 1975).

Em ecossistemas lóticos, e pelo menos nos estados iniciais de colonização, os fungos são mais importantes que as bactérias no processo de condicionamento (KAUSHIK & HYNES, 1971; SUBERKROPP & KLUG, 1976; BÄRLOCHER, 1985). A biomassa bacteriana aumenta durante a fase de declínio da biomassa de fungos e domina a microflora nos estados terminais do processo (SUBERKROPP & KLUG, 1976).

Fungos do grupo dos hyphomycetes aquáticos têm sido repetidamente observados em detritos alóctones (SUBERKROPP & KLUG, 1976, 1980; BÄRLOCHER & OERTLI, 1978; CHAMIER & DIXON, 1982a, 1982b; BÄRLOCHER & SCHWEIZER, 1983; SUBERKROPP & ARSUFFI, 1984; AIMER & SEGEDIN, 1985a, 1985b; BUTLER & SUBERKROPP, 1986; BÄRLOCHER, 1992; SRIDHAR & BÄRLOCHER, 1992a, 1992b; GESSNER *et al.*, 1993), considerando-se, actualmente, que são os decompositores mais importantes em ecossistemas de água doce, especialmente em condições aeróbicas (e.g. BOULTON & BOON, 1991; SRIDHAR & BÄRLOCHER, 1992a, 1992b; GESSNER *et al.*, 1993). Tem sido sugerido que a dominância dos hyphomycetes sobre os outros fungos resulta, fundamentalmente, da capacidade de permanecerem activos a baixas temperaturas, indicando-se a temperatura de 5°C como o valor limitante da sua actividade (BÄRLOCHER & KENDRICK, 1974). Por exemplo, *Tetracladium marchalianum* de Wild elabora uma pectinase extracelular,

responsável pela maceração de folhas de noqueira [*Carya glabra* (Mill.)] (DeJONG *et al.*, 1975 in SUBERKROPP & KLUG, 1976), e os resultados obtidos em laboratório por SUBERKROPP & KLUG (1976) indicaram que todos os hyphomycetes presentes durante a degradação de folhas de carvalho (*Quercus alba* L.) e de folhas de noqueira [*Carya glabra* (Mill.)] produziam pectinases e celulases, mesmo a baixas temperaturas. SUBERKROPP & KLUG (1976) referem que semelhantes características indicam que os fungos são mais invasivos que as bactérias, desempenhando a actividade dominante durante os primeiros estados de condicionamento, o que é de algum modo corroborado por observações que evidenciam a existência de um micelium na matriz de folhas onde apenas existiam estruturas de resistência (SUBERKROPP & KLUG, 1974); SUBERKROPP & KLUG (1976) acrescentam que, presumivelmente, a colonização bacteriana aguarda o condicionamento da matriz folial efectuado pelos fungos, e que resulta num aumento da área superficial e na libertação de componentes instáveis.

Como referido, as bactérias têm sido consideradas menos importantes que os fungos no processo de decomposição. Possuem menor capacidade para a desintegração de compostos complexos aromatizados, tais como a lenhina, e a sua morfologia não lhes confere rápidas capacidades invasivas (BOULTON & BOON, 1991). No entanto, reconhece-se, presentemente, que determinadas bactérias (especialmente actinomyces) desenvolvem-se de uma forma eficiente em polímeros recalcitrantes, como a lenhinocelulose (DANIEL *et al.*, 1987; BENNER, *et al.*, 1988). Por exemplo, as bactérias foram responsáveis por uma perda de peso de 40% em *Juncus effusus* L. (MORAN & HODSON, 1989); e em detritos de *Spartina* sp., ricos em hemicelulose, a eficiência de conversão do carbono orgânico pelas bactérias foi de 17-37% (BENNER *et al.*, 1988). Tem-se verificado experimentalmente, em sistemas lóticos, que as folhas de *Eucalyptus* apresentam uma reduzida flora de hyphomycetes aquáticos, especialmente durante os primeiros estados de decomposição (BUNN, 1986). Através do uso selectivo de antibióticos, BARMUTA (1978 in BUNN, 1986) demonstrou que as bactérias eram mais importantes que os fungos na decomposição de folhas de *Eucalyptus obliqua* L' Hérít. Estudos de microscopia electrónica efectuados sobre folhas de *Eucalyptus* recolhidas durante o Inverno, demonstraram uma microflora bem desenvolvida dominada por actinomyces (BUNN, 1986). Os actinomyces podem utilizar moléculas orgânicas muito complexas como sejam a quitina, os fenois e a celulose; e parecem estar bem adaptados a situações ambientais com limitação de nutrientes (ALEXANDER, 1977 in BUNN, 1988b). BUNN (1986) refere que os actinomyces representam uma importante componente microbiana na degradação de folhas de *Eucalyptus marginata* Sm.; e outras bactérias, como sejam *Cytophaga*, *Clostridium* e *Pseudomonas*, produzem enzimas extracelulares, importantes na decomposição de detritos de plantas vasculares (BOULTON & BOON, 1991). BUNN (1988b) comenta que, apesar dos hycomycetes serem um constituinte principal na degradação de folhas de espécies com folha caduca, nos rios australianos não parecem comportar-se como a principal componente do condicionamento de folhas de *Eucalyptus*. Como refere MALTBY (1995) a abundância relativa dos fungos e das bactérias na matéria orgânica está dependente do tipo de vegetação e da fase de decomposição. As bactérias são mais importantes nas fases posteriores de decomposição, quando a dimensão das partículas é mais reduzida (SUBERKROPP & KLUG, 1976). SINSABAUGH & LINKINS (1990) sugerem que partículas com dimensões inferiores a 2-4 mm são demasiado pequenas para suportar o

desenvolvimento das hifas, em consequência, o processamento microbiano destas partículas está dependente das bactérias.

Num trabalho experimental, FINDLAY & ARSUFFI (1989) determinaram a biomassa de fungos e a biomassa bacteriana em três lotes diferentes de folhas (*Quercus* sp., *Platanus occidentalis* L. e *Ulmus americana* L.), e verificaram que a biomassa de fungos era superior à biomassa bacteriana, desenvolvendo, no entanto, as bactérias, um rápido e superior "turnover" (duplicação diária de todas as células). Face a estes resultados, FINDLAY & ARSUFFI (1989) referem que as bactérias são mais importantes do que, aparentemente, se poderia pressupor pelos valores comparativos de biomassa (biomassa bacteriana e biomassa de fungos); sugerem, assim, que as bactérias e os fungos assumem importâncias equivalentes na degradação de detritos alóctones e na alimentação directa de detritívoros. Com efeito, como comenta BOULTON & BOON (1991), a decomposição completa da matéria orgânica requer a acção combinada de diferentes microrganismos.

Um dos aspectos principais relacionados com a actividade microbiana e com o condicionamento relaciona-se com a biologia trófica dos invertebrados.

Na sua forma original, a matéria orgânica constitui um alimento impróprio para a alimentação dos invertebrados, pois que estes não possuem enzimas com capacidade de digerir as estruturas polimerizadas que comprimem os tecidos vegetais (MONK, 1976; ANDERSON & SEDELL, 1979). Como consequência da actividade microbiana, a matéria orgânica é convertida em alimento com maior palatabilidade e maior valor nutricional (e.g. ARSUFFI & SUBERKROPP, 1984; SUBERKROPP & ARSUFFI, 1984; BÄRLOCHER, 1985).

As componentes microbianas de detritos em decomposição representam, também, um importante recurso alimentar com valor nutricional superior ao dos substratos vegetais. BÄRLOCHER & KENDRICK (1975) verificaram que *Gammarus pseudolimnaeus* Bousfield (Amphipoda) demonstrou uma eficiência alimentar na ingestão de um alimento unicamente constituído por micelium (e.g. percentagem do alimento ingerido que é convertido em biomassa), superior à verificada na ingestão de detritos de folhas de *Ulmus americana* L. e de *Acer saccharum* Marsh. (Quadro 4.1).

QUADRO 4.1 - Eficiência alimentar (%) de três alimentos ingeridos por *Gammarus pseudolimnaeus* Bousfield

	Peso seco	Proteína	Energia
Micelium	42,6-75,6	73,3-96,4	67,9-83,2
folhas de <i>Ulmus americana</i> L.	9,9 ± 4,0	18,7 ± 3,2	18,6 ± 4,2
folhas de <i>Acer saccharum</i> Marsh.	12,1 ± 3,8	14,3 ± 4,1	17,2 ± 3,8

in BÄRLOCHER & KENDRICK (1975)

ROSSI & FANO (1979) observaram que os isópodes *Asellus aquaticus* L. e *Proasellus coxalis* Dollf. não sobreviviam com uma dieta unicamente constituída por partículas estéreis de plantas, apresentando, no entanto, significativas taxas de sobrevivência e de crescimento quando alimentados com micelium. Resultados similares foram observados nos anfípodes *Hyaella azteca* (Saussure) (HARGRAVE, 1970) e *Gammarus minus* Say

(KOSTALOS & SEYMOUR, 1976). HARGRAVE (1970) verificou que *Hyalella* sp. utilizava 60-90% da biomassa bacteriana ingerida. BÄRLOCHER & KENDRICK (1975) referem que o valor nutricional efectivo das células microbianas, por unidade de peso, é aproximadamente 4-10 vezes superior ao valor nutricional de detritos alóctones. Este facto, e a provável preferência dos detritívoros por partículas orgânicas com elevada concentração de hifas (BÄRLOCHER & KENDRICK, 1973), indica que os microrganismos, na dieta dos detritívoros, desempenham uma função provavelmente mais importante do que a sugerida nas estimativas de biomassa microbiana, calculadas por unidade de peso de folhas decompostas.

De facto, a biomassa dos microrganismos que colonizam os detritos é muito reduzida, em comparação com a biomassa vegetal. BÄRLOCHER & KENDRICK (1973) calcularam que a biomassa máxima de fungos representava apenas 0,02% e 0,03% do peso seco de folhas de *Ulmus americana* L. e de folhas de *Acer saccharum* Marsh., respectivamente. FINDLAY *et al.* (1981) obtiveram proporções variando entre 0,01 e 0,02. Contribuições tão reduzidas sugerem que o crescimento dos detritívoros se deve, principalmente, às substâncias vegetais disponibilizadas pela hidrólise microbiana. CUMMINS & KLUG (1979) demonstraram que apenas uma pequena fracção do carbono, do azoto e das necessidades energéticas de detritívoros eram provenientes de células vivas. Com base nestes resultados, poderemos concluir que a acção dos fungos na modificação dos substratos vegetais é, de facto, mais importante que a sua assimilação directa pelos detritívoros.

Convém realçar, no entanto, que ambos os mecanismos (valor nutricional dos fungos e alterações físico-química dos detritos) são importantes, e não exclusivos, para explicar a apetência dos detritívoros pelos fragmentos orgânicos condicionados. Como BÄRLOCHER & KENDRICK (1975) sugerem, o efeito da actividade microbiana baseia-se em dois mecanismos essenciais: (1) produção microbiana, i.e., adição de proteínas, lípidos e hidratos de carbono, facilmente digeríveis, à matriz folial de reduzido valor nutricional; (2) catálise microbiana, i.e., decomposição dos componentes recalcitrantes da folha em subunidades de mais fácil digestão. GRAÇA (1992) refere que a importância de cada mecanismo é, provavelmente, dependente das características específicas dos detritívoros.

4.2. Função dos invertebrados

Classificação trófica funcional dos invertebrados

Numa perspectiva ecológica orientada para uma compreensão funcional dos ecossistemas lóticos, CUMMINS (1973, 1974) refere a necessidade de identificar grupos funcionais de organismos, independentes de determinantes taxonómicas, e propõe uma classificação dos invertebrados com base nas suas características tróficas.

Em relação às dimensões da matéria orgânica particulada e aos mecanismos alimentares adaptados pelos invertebrados, CUMMINS (1973) distinguiu os consumidores de detritos em dois grupos principais: detritívoros e colectores.

Os detritívoros consomem partículas superiores a 1 mm, e através de mecanismos específicos fragmentam a matéria orgânica em partículas com dimensões que lhes permitam a ingestão. Adicionalmente, aumentam a disponibilidade de detritos para os colectores, sob a forma de fragmentos orgânicos (< 1 mm) e de material fecal (e.g.

CUMMINS, *et al.* 1973; SHORT & MASLIN, 1977; BIRD & KAUSHIK, 1985b; CUFFNEY *et al.*, 1990).

Os colectores utilizam partículas com dimensões inferiores a 1 mm. Com base no modo de captura adoptado, CUMMINS (1974) considerou dois subgrupos: os filtradores, que consomem partículas em suspensão na água e os colectores raspadores (gatherers-collectors), que se alimentam de partículas depositadas no substrato.

Alguns investigadores têm, contudo, demonstrado dificuldade na classificação trófica dos invertebrados lóticos (e.g. HAWKINS & SEDELL, 1981; WINTERBOURN *et al.*, 1981, 1985; HAWKINS *et al.*, 1982; KING *et al.*, 1987); muitos táxones são potencialmente generalistas ou oportunistas, capazes de modificar o seu comportamento, ou dieta, de acordo com as disponibilidades alimentares (CUMMINS, 1974; ROUNICK *et al.*, 1982). Por exemplo, na Austrália a maioria dos detritívoros são generalistas, o que, segundo CHESSMAN (1986) e BARMUTA (1988), põe em causa as classificações tróficas baseadas nos grupos funcionais propostos por CUMMINS (1974). BOULTON & BOON (1991) comentam que talvez seja mais apropriado restringir a classificação trófica, considerando apenas: predadores; herbívoros; e detritívoros de pequenas e de grandes partículas.

Detritívoros

No Hemisfério Norte, e em sistemas lóticos com vegetação ripícola de margem, o "input" de CPOM parece influenciar fortemente a estrutura taxonómica e a estrutura funcional dos invertebrados (SHORT *et al.*, 1980). Os detritívoros tornam-se quantitativamente relevantes na comunidade, assumindo uma importante função no processamento de detritos condicionados, devido não tanto à quantidade de carbono directamente consumida mas, sobretudo, à produção da matéria orgânica particulada fina (FPOM) (BUNN, 1988b).

O mecanismo alimentar dos detritívoros em partículas orgânicas de grandes dimensões (CPOM) conduz a uma alteração quantitativa e qualitativa da matéria orgânica e, conseqüentemente, à produção de FPOM utilizável pelos colectores (e.g. McDIFFETT, 1970; CUMMINS *et al.*, 1973; SHORT & MASLIN, 1977; ANDERSON & SEDELL, 1979; GRAFIUS & ANDERSON, 1979; WARD & CUMMINS, 1979; WALLACE *et al.*, 1982; KIRBY *et al.*, 1983; BIRD & KAUSHIK, 1985b; CUFFNEY *et al.*, 1990; MALTBY, 1995).

O material fecal proveniente dos detritívoros surge, também, frequentemente correlacionado com a ingestão dos colectores. GRAFIUS & ANDERSON (1979) verificaram que o "output" fecal máximo do detritívoro *Lepidostoma* (Trichoptera) estava correlacionado com a produção máxima do colector *Simulium* (Diptera), e que a ingestão fecal pelo colector contribuía em 1/4 a 1/2 da produção observada. Um único *Pteronarcys* pode produzir 15,8% do seu peso em material fecal por dia (McDIFFETT, 1970), a que corresponde mais de 40% do peso inicial de folhas adicionadas ao rio durante um período de sete dias para toda a população de *Pteronarcys* presente (McDIFFETT, 1970). WARD & CUMMINS (1979) demonstraram que, para os colectores, as fezes dos detritívoros proporcionavam taxas de crescimento mais elevadas que FPOM bentónico.

A contribuição dos detritívoros na conversão de partículas orgânicas de grandes dimensões (CPOM) tem sido experimentalmente demonstrada. CUMMINS *et al.* (1973), em ensaios de laboratório com grupos específicos e grupos mistos de invertebrados, estimaram que o processamento animal da folhada representava aproximadamente 20% da perda total



de peso. Em trabalho de campo, PETERSEN & CUMMINS (1974) atribuíram cerca de 24% do processamento de folhas à alimentação dos detritívoros. Num rio de montanha, CUFFNEY *et al.* (1990) verificaram alterações significativas na dinâmica da matéria orgânica, devidas à eliminação de macroinvertebrados por pesticidas (redução de 50-74% na taxa de processamento de folhas de árvore; redução de 25-28% no processamento anual de detritos alóctones). KIRBY *et al.* (1983) compararam a degradação da folhada em três rios permanentes e em três rios temporários e verificaram que o processamento era mais lento nos rios temporários, aparentemente devido à menor abundância de detritívoros.

Estudos sobre balanços energéticos em sistemas lóticos têm sido menos claros relativamente à importância dos invertebrados. Num rio artificial, CUMMINS (1971 in WEBSTER, 1983) estimou que os invertebrados ingeriam 32% das folhas introduzidas; WEBSTER & PATTEN (1979) calcularam que os macroinvertebrados ingeriam anualmente 80% do "input" de folhas num rio de montanha; contudo, FISHER & LIKENS (1973), num rio heterotrófico de segunda ordem, determinaram que os macroinvertebrados utilizavam apenas 1-2% da energia disponível; e WEBSTER (1983) estimou que os detritívoros eram responsáveis por apenas 12% da degradação de CPOM e que os colectores desempenhavam uma função ainda menos importante no processamento de FPOM.

Em sistemas com reduzido "input" alóctone de CPOM, ou com fraca capacidade de retenção, os detritívoros são normalmente pouco abundantes e FPOM terá origem em processos independentes da actividade dos invertebrados (WINTERBOURN *et al.*, 1981; HILL & GARDNER, 1987; MATTHEWS, 1988; CUFFNEY *et al.*, 1990). WINTERBOURN *et al.* (1981) referem que, nos rios da Nova Zelândia, FPOM representa a fracção mais importante ingerida pelos invertebrados, e, estando os detritívoros praticamente ausentes, FPOM terá sobretudo origem externa, entrando nos sistemas sob a forma de pequeníssimas partículas, através do vento ou das águas de escorrência.

A retenção dos "inputs" alóctones de matéria orgânica é função das características das bacias hidrográficas (ANDERSON & SEDELL, 1979), e é um factor determinante que influencia a acumulação de detritos e a sua utilização pelos detritívoros (ANDERSON & SEDELL, 1979; WINTERBOURN *et al.*, 1981; ROUNICK & WINTERBOURN, 1983; CUMMINS *et al.*, 1984; HILL & GARDNER, 1987; PROCHAZKA *et al.*, 1991). A retenção parece afectar a abundância dos detritívoros devido à disponibilização de suplementos alimentares (HILDREW *et al.*, 1991). TOWNSEND & HILDREW (1984) verificaram que os detritívoros estavam positivamente relacionados com a retenção, enquanto que outros grupos funcionais, nomeadamente os fitófagos, eram diminutos nas zonas mais retensivas de cabeceira.

Muitos detritívoros demonstram preferências alimentares por determinados tipos de folhas (BÄRLOCHER & KENDRICK, 1973; ANDERSON & SEDELL, 1979; BÄRLOCHER, 1985) e por fungos específicos (BÄRLOCHER & KENDRICK, 1973; SUBERKROPP *et al.*, 1983; ARSUFFI & SUBERKROPP, 1984, 1985, 1989).

KAUSHIK & HYNES (1971) afirmam que as preferências alimentares por determinados tipos de folhas estão associadas com a taxa de degradação, por sua vez relacionada com a colonização de fungos e com o conteúdo em proteína do alimento. Como BÄRLOCHER & KENDRICK (1973) comentam, as folhas representam um substrato para os microrganismos, constituindo, também, um importante alimento para os invertebrados.

BÄRLOCHER (1985) refere que, por exemplo, as folhas de amieiro têm um elevado conteúdo em proteína, o que as torna apetecíveis para os detritívoros mesmo antes do

condicionamento; pelo contrário, as folhas de faia e de muitas coníferas requerem um extenso período de condicionamento antes de se tornarem aceitáveis pelos detritívoros. Por sua vez, as folhas de carvalho sustentam, normalmente, uma menor abundância de hyphomycetes aquáticos e são processadas a taxas mais reduzidas que muitas outras espécies de árvore com folha caduca (PETERSEN & CUMMINS, 1974; SUBERKROPP & KLUG, 1976; CHAMIER & DIXON, 1982b; BUTLER & SUBERKROPP, 1986). BUTLER & SUBERKROPP (1986) acrescentam que espécies de folhas resistentes, como sejam as folhas de carvalho, provocam uma clara diminuição do potencial degradativo dos hyphomycetes aquáticos. Na mesma acepção, ANDERSON & SEDELL (1979) referem que as preferências alimentares de anfípodas e de isópodes, por determinadas folhas de árvore, seguem a mesma ordem que as respectivas taxas de degradação: ulmeiro > acer > amieiro > carvalho > faia. BÄRLOCHER (1985) nota, no entanto, que quando o condicionamento completo é alcançado, qualquer exposição adicional dos detritos aos microrganismos diminui a sua capacidade para atrair os detritívoros e acrescenta que para avaliar correctamente o efeito da actividade microbiana é necessário diferenciar as distintas fases do condicionamento: pré-condicionamento; condicionamento completo; e pós-condicionamento.

Os hyphomycetes aquáticos desempenham uma função muito importante na regularização das populações detritívoras. Contudo, diferenças entre espécies de hyphomycetes aquáticos têm sido notadas em relação às respectivas capacidades de maceração e de degradação de componentes estruturais do material orgânico (SUBERKROPP & KLUG, 1980). Trabalhos experimentais com detritívoros demonstram, também, que estes desenvolvem diferentes preferências alimentares por folhas colonizadas por espécies distintas de fungos (BÄRLOCHER & KENDRICK, 1973; ARSUFFI & SUBERKROPP, 1984; SUBERKROPP & ARSUFFI, 1984).

BUTLER & SUBERKROPP (1986) demonstraram que as preferências alimentares de larvas de trichoptera por determinadas folhas de carvalho (*Quercus gambellii* Nutt.) estavam relacionadas com os hyphomycetes presentes. Folhas colonizadas por *Tetracladium marchalianum* de Wild e por *Heliscus lugdunensis* Sacc & Therry eram relativamente inapetecíveis, notando-se uma preferência nítida por folhas colonizadas por *Alatospora acuminata* Ingold ou por *Flagellospora curvula* Ingold. SUBERKROPP *et al.* (1983) observaram, no entanto, que folhas de faia (*Populus* sp.) colonizadas por *Tetracladium marchalianum* de Wild e por *Heliscus lugdunensis* Sacc & Therry eram consumidas por larvas de trichoptera, classificando-se os fungos, quanto às respectivas preferências alimentares dos detritívoros, numa posição intermédia a elevada. SUBERKROPP & ARSUFFI (1984) verificaram, também, num estudo comparativo de seis espécies de hyphomycetes (*Flagellospora curvata* Ingold, *Articulospora inflata* Ingold, *Anguillospora pseudolongissima* Ranzoni, *Heliscus lugdunensis* Sacc & Therry, *Tetrachaetum elegans* Ingold, *Lemmoniera terrestris* Tubaki) em folhas de faia (*Populus tremuloides* Michx.), que *Heliscus lugdunensis* foi uma das duas espécies preferencialmente consumidas por larvas de trichoptera (a outra foi *Flagellospora curvula*).

BUTLER & SUBERKROPP (1986) sustentam que, pelo menos, dois factores principais poderão afectar a apetência dos detritívoros pela combinação folha-fungos. O primeiro factor resulta das características específicas dos fungos [e.g. (1) eliminação de factores que interferem na disponibilidade de nutrientes -antifeeding factors-, (2) conteúdo em micro-nutrientes, (3) produção de factores aleloquímicos].

(1) - Todas as plantas têm capacidade para produzir defesas químicas contra os herbívoros, como sejam os polifenóis e os taninos que produzem toxinas prejudiciais para muitos detritívoros (e.g. BERNAYS, 1981; MARTIN & MARTIN, 1982; EDWARDS & WRATTEN, 1983; BUNN, 1988b, MAUFFETTE & OECHAL, 1989; STOUT, 1989). GRAÇA (1993) sugere que a selecção observada nos detritívoros, por determinadas espécies de fungos, possa estar relacionada com a capacidade que muitos fungos apresentam para neutralizar componentes tóxicos.

(2) - Os fungos representam uma importante dieta alimentar para muitos detritívoros, rica em azoto, em vitaminas, aminoácidos e esteróis (KAUSHIK & HYNES, 1971; MARTIN, 1979; BÄRLOCHER, 1985; WHITE & FINDLAY, 1988; SUBERKROPP *et al.*, 1993). CARGILL *et al.* (1985) demonstraram que muitas larvas de trichoptera alimentam-se de detritos cobertos com lípidos isolados do micélio.

(3) - BUTLER & SUBERKROPP (1986) referem que os fungos *Flagellospora curvula* Ingold e *Lemonniera aquatica* de Wild provocam degradações semelhantes nas folhas de carvalho (*Quercus gambellii* Nutt.) e de faia (*Populus* sp.), sendo, no entanto, as folhas colonizadas por *Flagellospora curvula* Ingold mais apetecíveis que as colonizadas por *Lemonniera aquatica* de Wild; este facto, segundo o autor, poderá ser atribuído a preferências alimentares relacionadas com determinadas características específicas dos fungos. Recentemente tem-se sugerido que os fungos produzem componentes secundárias com efeitos tóxicos para os detritívoros, e GRAÇA (1993) sugere que talvez seja esta a causa provável da rejeição quase sistemática de *Lemonniera aquatica* pelos detritívoros.

O segundo factor, indicado por BUTLER & SUBERKROPP (1986), responsável por uma apetência diferenciada dos detritívoros pela combinação folha-fungos relaciona-se com a capacidade de crescimento dos fungos em tecidos orgânicos modificados. Como exemplo, BUTLER & SUBERKROPP (1986) sugerem que a menor palatibilidade de *Tetracladium marchalianum* de Wild e de *Heliscus lugdunensis* Sacc & Therry nas folhas de carvalho (*Quercus gambellii* Nutt.), comparativamente a folhas de faia (*Populus* sp.), poderá ser devida à inferior capacidade de degradação e de crescimento de *Tetracladium marchalianum* de Wild e de *Heliscus lugdunensis* Sacc & Therry nas referidas folhas (BUTLER & SUBERKROPP, 1986).

ARSUFFI & SUBERKROPP (1984) sugerem que o tempo de colonização microbiana afecta a palatibilidade e, conseqüentemente, as preferências alimentares dos detritívoros. Num estudo, em que o objectivo principal foi a comparação da taxa de crescimento de quatro espécies de fungos, ARSUFFI & SUBERKROPP (1984) verificaram que todas as espécies causavam alterações similares nas estruturas resistentes dos tecidos, nas perdas de peso e no conteúdo em azoto de folhas de faia, durante um período de 15-20 dias. Contudo, as espécies necessitavam de tempos diferentes para a degradação. Nas espécies preferidas pelos detritívoros, a palatibilidade das folhas aumentava depois dos fungos terem iniciado a degradação das folhas. Segundo os autores, estes resultados sugerem que o estado de modificação das folhas é uma variável que deve ser considerada na comparação da palatibilidade de folhas colonizadas por diferentes fungos. De facto, posteriormente, num estudo sobre a dinâmica de decomposição de folhas de faia (*Populus* sp.), causada por seis espécies de hyphomycetes, SUBERKROPP & ARSUFFI (1984) confirmaram que tanto a composição específica dos fungos como a duração do período de colonização afectavam a palatibilidade aos trichoptera.

ARSUFFI & SUBERKROPP (1984) referem, no entanto, que, para estudar as diferenças nas espécies de fungos, é necessário proceder a ensaios experimentais com culturas puras. A extensão dos resultados obtidos em laboratório para as condições naturais sugere que cada folha, num rio, representa um mosaico de áreas colonizadas por diferentes fungos. O estado de condicionamento de cada área é, em parte, função da capacidade intrínseca de processamento dos fungos dominantes naquela área. Uma só folha pode conter áreas apetecíveis e não apetecíveis, o que implica que os detritívoros têm de distinguir os recursos alimentares no que respeita ao seu condicionamento e às suas características nutricionais. Adicionalmente, o processamento dos detritos pode ser afectado pela relativa palatabilidade de cada área, ou seja pela actividade dos invertebrados. Deste modo, uma melhor compreensão, sobre os mecanismos adoptados pelos detritívoros na exploração dos recursos alimentares e sobre a repartição dos microrganismos nos substratos vegetais, poderá proporcionar um melhor conhecimento sobre as causas da variação temporal na disponibilidade qualitativa e quantitativa de alimentos (ARSUFFI & SUBERKROPP, 1984).

Tem sido demonstrado que a actividade enzimática de alguns fungos permanece activa no conteúdo estomacal de invertebrados, como sejam: *Gammarus fossarum* Koch (Amphipoda) (BÄRLOCHER, 1982); *Pteronarcys proteus* Newman (Plecoptera); *Tipula abdominalis* (Say) (Diptera); *Psycnopsyche luculenta* (Betten) (Trichoptera) (SINSABAUGH *et al.*, 1985); *Gammarus tigrinus* Sexton (Amphipoda); *Hydropsyche betteni* Ross (Trichoptera) (BÄRLOCHER & PORTER, 1986). De facto, SINSABAUGH *et al.* (1985) verificaram que o pH medido nos tubos digestivos de *Pteronarcys proteus* Newman, *Tipula abdominalis* (Say), *Psycnopsyche luculenta* (Betten) era semelhante ao pH produzido pelas celulasas em folhas condicionadas, e que a assimilação da C-celulose ingerida era de 11,2%, 18,5% e 12,0%, respectivamente. SINSABAUGH *et al.* (1985) verificaram, contudo, que os enzimas nos tubos digestivos dos invertebrados tinham sobretudo origem endógena em detritos condicionados. Da mesma forma, WALTERS & SMOCK (1991) verificaram que o pico de actividade da exocelulase no conteúdo estomacal dos detritívoros estava associado com "inputs" de detritos alóctones com origem na vegetação ripícola, e com a subsequente colonização microbiana e decomposição da matéria orgânica. Sugere-se, deste modo, que muitos invertebrados lóticos desenvolvem um potencial trófico que lhes permite beneficiar de polissacarídeos vegetais, sem, no entanto, dispensarem uma intervenção microbiana intermédia.

Colectores

A matéria orgânica particulada fina (FPOM) é quantitativamente muito importante na dinâmica da matéria orgânica em sistemas lóticos (e.g. WALLACE *et al.*, 1982; MINSHALL *et al.*, 1983), constituindo fonte alimentar para os colectores.

As partículas finas têm origem em diferentes processos: abrasão física; actividade enzimática microbiana; fragmentação alimentar pelo detritívoros; e floculação da matéria orgânica dissolvida (DOM) (ANDERSON & SEDELL, 1979). Os "inputs" directos de FPOM, provenientes das águas de escorrência ou do vento, podem, também, representar um importante contributo alimentar para os colectores (e.g. WINTERBOURN *et al.*, 1981; MATTHEWS, 1988). Consequentemente, poderemos concluir que para os colectores, e comparativamente aos detritívoros, disponibiliza-se uma gama variada de alimento com distintas características e qualidade nutricional. Ao nível dimensional das partículas finas,

equivalente a um estado avançado da decomposição orgânica, torna-se muito difícil identificar a origem das partículas. Nesta acepção, ANDERSON & SEDELL (1979) comentam que FPOM é uma combinação de material ripícola disponibilizado pelos detritívoros, de fezes, de macrófitos, de algas e de matéria animal constituída por micróbios vivos e não vivos.

Estudos sobre a qualidade alimentar de FPOM têm, no entanto, demonstrado que os detritos bentônicos, depositados sobre o substrato, são muito resistentes e nutricionalmente pobres para os colectores (WARD & CUMMINS, 1979; BENKE & WALLACE, 1980; FULLER & MACKAY, 1981). Apresentam, de um modo geral, valores C/N elevados, reduzidas taxas de respiração, e reduzida biomassa microbiana (NAIMAN & SEDELL, 1979; WARD & CUMMINS, 1979; WARD, 1986). Pelo contrário, FPOM recentemente gerado, durante a degradação da folhada, apresenta maior colonização microbiana e concentrações em lenhina e fibra semelhantes às detectadas nas folhas, tornando-se menos resistente à decomposição (SUBERKROPP & KLUG, 1980; WARD, 1984, 1986). WARD (1986) refere que FPOM recentemente gerado é muito importante para o crescimento dos invertebrados-colectores e para o metabolismo microbiano. Demonstra-se deste modo que, em sistemas com vegetação ripícola, as folhas de árvore que entram nos sistemas lóticos representam um "input" de alta qualidade alimentar não só para os detritívoros (após o condicionamento microbiano), mas também para os colectores (SHORT *et al.*, 1980).

Num estudo laboratorial em que o único alimento adicionado foram folhas de ulmeiro (*Ulmus americana* L.) e de acer (*Acer saccharum* Marsh), BIRD & KAUSHIK (1985b) verificaram que a quantidade de material folial processado por indivíduo era superior para os detritívoros do que para os colectores. Contudo, quando o processamento orgânico foi expresso por unidade de peso, constatou-se que o maior processamento de folhas era efectuado pelo colector *Hyaella azteca* (Amphipoda). Demonstra-se, deste modo, a importância que os colectores assumem no processamento da matéria orgânica, quando surgem com uma densidade elevada e superior aos detritívoros.

Os colectores filtradores são, fundamentalmente, insectos (e.g. Trichoptera-Hydropsychidae; Diptera-Simuliidae) que desenvolvem vários mecanismos específicos de captura. Deste modo, diferentes espécies consomem partículas de diferentes dimensões e origem, o que proporciona uma utilização eficiente das partículas em suspensão na água (MERRITT *et al.*, 1984a). Esta utilização reduz a exportação, com eventual reflexo no ciclo de constituintes inorgânicos que se encontram adsorvidos às partículas orgânicas ingeridas (e.g. fósforo e metais pesados). Ou seja, os colectores filtradores podem, potencialmente, intervir no movimento de iões, acelerar o ciclo dos nutrientes e, conseqüentemente, promover a produtividade dos sistemas. Por exemplo, num rio em que o nutriente limitante é o fósforo, um incremento no ciclo daquele nutriente poderá contribuir favoravelmente para a produtividade do sistema (ELWOOD *et al.*, 1981, 1983).

Na maioria dos sistemas lóticos, os colectores filtradores têm, contudo, um efeito reduzido na remoção de FPOM da coluna de água. McCULLOUGH *et al.* (1979) estimaram que Simuliidae e Hydropsychidae removiam apenas cerca de 0,01% da matéria orgânica particulada, transportada por dia. Segundo CUDNEY & WALLACE (1980), nos grandes rios, a disponibilidade de locais de fixação constitui a principal limitação à colonização destes organismos. No entanto, a baixa taxa de remoção pode ser alterada se a fixação se tornar possível. Por exemplo, MACIOLEK & TUNZI (1978 *in* MERRITT *et al.*, 1984a) estimaram uma remoção de 60% de algas unicelulares, efectuada pelos Simuliidae, num sistema de

águas correntes formado após as descargas de água de um lago. Num rio com características calcárias, LADLE *et al.* (1972 in ANDERSON & SEDELL, 1979) consideraram para os Simuliidae uma taxa de assimilação de 5%, e determinaram que, por dia, a ingestão, a assimilação e a produção daqueles organismos eram respectivamente de 12,8 g m⁻², 0,64 g m⁻² e 0,066 g m⁻². Considerando como "inputs" orgânicos apenas os transportados na água corrente, e excluindo a re-ingestão de fezes, os autores calcularam que a distância teórica para a remoção completa dos sólidos em suspensão pelos Simuliidae filtradores era, aproximadamente, de 0,6 Km.

Os Simuliidae são geralmente considerados não selectivos, excepto no que se refere às dimensões das partículas, cuja gama de tamanhos se situa entre 10-100 µm (CHANCE, 1970 in ANDERSON & SEDELL, 1979). As densas populações de larvas de Simuliidae, normalmente verificadas após as descargas de água de um lago ou de uma albufeira, têm sido atribuídas ao suplemento alimentar muito rico, maioritariamente constituído por plâncton (ANDERSON & SEDELL, 1979). Contudo, em muitos sistemas lóticos, o material ingerido é maioritariamente constituído por detritos e partículas minerais em suspensão, associados a microrganismos (ANDERSON & SEDELL, 1979). Estes organismos podem, também, ser responsáveis pela alteração dimensional das partículas orgânicas, devido à ingestão de partículas orgânicas de muitas reduzidas dimensões posteriormente compactadas em fezes de maiores dimensões (LADLE, 1972 in MERRITT *et al.*, 1984a). WOTTON (1980) refere que os Simuliidae, em grandes densidades populacionais, podem transformar e ingerir as próprias fezes. CUMMINS (1974) refere que o material fecal proveniente dos detritívoros apresenta dimensões variando entre 75-1000 µm, proporcionando um potencial recurso nutricional para *Simulium* e *Hydropsyche*.

Os Trichoptera filtradores, através de diferentes espécies, exploram uma gama de partículas com dimensões variáveis. Por este motivo, aqueles organismos desenvolvem uma sucessão espacial de espécies adaptadas aos recursos alimentares que se vão disponibilizando (ANDERSON & SEDELL, 1979). Por exemplo, num sistema lótico de cabeceira, o conteúdo estomacal de *Arctopsyche irrorata* apresentava uma considerável componente de material animal e fragmentos de folhas nitidamente reconhecíveis; pelo contrário, o conteúdo estomacal de *Hydropsyche incommata*, espécie típica de grandes rios, continha sobretudo agregados de DOM e detritos amorfos, com provável proveniência em material fecal que foi ingerido muitas vezes durante o transporte longitudinal (WALLACE *et al.*, 1977). Numa experiência laboratorial em rio artificial, DARROW & HOLLAND (1989) verificaram uma redução na taxa de processamento de folhas de *Populus deltoides* Bartr. devida à presença de *Hydropsyche betteni* ROSS, mais concretamente, atribuída à construção de abrigos e casulos sobre substratos orgânicos, incluindo folhas de *Populus deltoides* Bartr. Estes autores sugerem que, sob a influência de Trichoptera, os detritos orgânicos podem permanecer, como fonte de alimento, durante mais tempo nos sistemas lóticos.

Os colectores raspadores são, fundamentalmente, organismos bentónicos que ocorrem preferencialmente em "habitats" lênticos ou em locais com corrente reduzida (ANDERSON & SEDELL, 1979). Os detritos são colonizados por microrganismos, ingeridos, e reutilizados várias vezes como alimento. Por exemplo, a produção de fezes do gastrópode *Potamopyrgus jenkinsis* Smith, que ocorre com uma densidade de 50000 indivíduos por m², é de 140 g m⁻² dia⁻¹ (HARGRAVE, 1976).

Os colectores, ao ingerirem o material fecal, assumem uma importante função na mobilização contínua da matéria orgânica depositada (ANDERSON & SEDELL, 1979). Por outro lado, os detritos bentônicos de reduzidas dimensões apresentam uma escassa população bacteriana, até passarem pelos conteúdos estomacais dos invertebrados, após o que são rapidamente colonizados por uma sucessão de microrganismos (ANDERSON & SEDELL, 1979). Consequentemente, a utilização dos detritos pelos colectores proporciona espaço para a actividade microbiana, o que incrementa o seu valor nutricional para os consumidores. Como referem MERRITT *et al.* (1984a), as fezes dos invertebrados representam uma importante fracção das partículas finas nos sistemas aquáticos e, segundo WARD & CUMMINS (1979), com valor nutricional superior ao do FPOM bentônico. Demonstra-se, deste modo, o enorme impacto que os invertebrados podem assumir na alteração e processamento de FPOM.

4.3. Influência dos factores ambientais

Temperatura

Muitos autores têm demonstrado uma evolução sazonal na taxa de degradação, com decomposição superior nos períodos do ano com temperaturas mais elevadas (e.g. PETERSEN & CUMMINS, 1974; REICE, 1974; SUBERKROPP & KLUG 1976; BÄRLOCHER & SCHWEIZER, 1983; PAUL *et al.*, 1983; RODGERS *et al.*, 1983; SHORT *et al.*, 1984). ANDERSON & SEDELL (1979) referem que a perda de peso da matéria orgânica é directamente proporcional à temperatura. PETERSEN & CUMMINS (1974) e SUBERKROPP & KLUG (1974) relacionaram o efeito positivo da temperatura, no processamento da matéria orgânica com a influência exercida no metabolismo microbiano. CUFFNEY *et al.* (1990) verificaram que a taxa de respiração aumentava com a temperatura, e TANK *et al.* (1993) obtiveram uma correlação significativa entre a taxa de respiração microbiana, em folhas e ramos de rododendro (*Rhododendron maximum* L.), e a temperatura da água.

Todavia, no Hemisfério Norte e em sistemas lóticos com vegetação ripícola, a queda máxima de folhas ocorre durante o período Outono/Inverno, e um número significativo de invertebrados desenvolvem o seu ciclo de vida ajustado ao "input" alóctone de matéria orgânica. Em consequência, a actividade microbiana responsável pela degradação orgânica desenvolve-se antes da Primavera, frequentemente a temperaturas inferiores a 10° C. Neste sentido, e considerando o período anual, BOLING *et al.* (1975) referem que, em sistemas lóticos, o máximo processamento orgânico não corresponde necessariamente às temperaturas mais elevadas registadas na água.

Alguns estudos têm demonstrado uma decomposição significativa da matéria orgânica a temperaturas próximas dos 0° C (COWAN *et al.*, 1983; MUTCH *et al.*, 1984; SHORT *et al.*, 1984). SINSABAUGH *et al.* (1981) verificaram que a 0° C os enzimas microbianos apresentavam cerca de 30% da actividade desenvolvida a 25° C.

GUPTA & MEHROTRA (1989) verificaram que na Índia (Kurukshetra - 29° 59' latitude N e 76° 51' longitude E; clima tropical de monção) o número máximo de fungos aquáticos ocorria no Inverno e durante as estações de monção, épocas do ano com temperaturas mais reduzidas. Pelo contrário, as temperaturas elevadas dos meses de Verão exerciam um efeito inibidor no crescimento e na ocorrência dos fungos. Os mesmos autores classificaram os

fungos quanto às temperaturas requeridas para o crescimento, e consideraram quatro grupos principais (Quadro 4.2)

QUADRO 4.2 - Classificação dos fungos aquáticos em relação à temperatura e gama de variação da temperatura em cada grupo

Espécies adaptadas a:	Gama de variação (°C)
Baixas temperaturas	14,2 - 18,0
Baixas a moderadas temperaturas	14,2 - 30,0
Moderadas a altas temperaturas	21,4 - 34,8
Constantes ao longo do ano	14,2 - 34,8

in GUPTA & MEHROTRA (1989)

Observando o Quadro 4.2, verifica-se que as baixas temperaturas registadas na Índia, numa região de clima tropical de monção, não correspondem, de modo nenhum, ao que em clima temperado se considera baixas temperaturas (inferior a 5° C, segundo BÄRLOCHER & KENDRICK, 1974), facto que demonstra a dificuldade existente na comparação de resultados obtidos em diferentes regiões do mundo.

STOUT (1989) refere que as diferenças na temperatura da água devem ser consideradas em estudos comparativos de distintas regiões climáticas. Nesse sentido, propõe a normalização para a temperatura, do coeficiente de degradação (decay coefficient: $-K$) proposto por PETERSEN & CUMMINS (1974) (cf. pag. 37-41).

pH

Nos sistemas lóticos, o pH da água e as alterações na química da água, associadas com aquele parâmetro, exercem uma influência muito significativa na taxa de degradação da matéria orgânica (PALUMBO *et al.*, 1987). De um modo geral, valores reduzidos de pH conduzem a níveis de alumínio elevados (BURTON & ALLAN, 1986; HALL *et al.*, 1987; ORMEROD *et al.*, 1987; PALUMBO *et al.*, 1987). O alumínio é tóxico para os organismos aquáticos (BURTON & ALLAN, 1986; HALL *et al.*, 1987; ORMEROD *et al.*, 1987; PALUMBO *et al.*, 1987), inibindo a sua actividade e, consequentemente, de uma forma indirecta, todo o processo de decomposição.

Em condições ácidas, especialmente para valores de pH <6, tem-se demonstrado uma redução muito significativa da densidade e/ou da actividade microbiana (e.g. WINTERBOURN *et al.*, 1985; PALUMBO *et al.*, 1987; THOMPSON & BÄRLOCHER, 1989; MULHOLLAND *et al.*, 1992; OSGOOD & BOYLEN, 1992), assim como da densidade e da diversidade dos macroinvertebrados (e.g. TOWNSEND, *et al.*, 1983; HILDREW *et al.*, 1984; BURTON *et al.*, 1985; BURTON & ALLAN, 1986; HALL *et al.*, 1987; ORMEROD *et al.*, 1987; THOMPSON & BÄRLOCHER, 1989; SMITH *et al.*, 1990; MULHOLLAND *et al.*, 1992). TOWNSEND *et al.* (1983) verificaram ser o pH o factor ambiental mais fortemente associado à comunidade de invertebrados bentónicos; os locais mais ácidos apresentavam menor número de espécies, menor densidade e uma diversidade funcional mais reduzida.

Uma característica específica dos sistemas lóticos com valores reduzidos de pH na água é a acumulação de matéria orgânica (KIMMEL *et al.*, 1985; MACKAY & KERSEY, 1985; PALUMBO *et al.*, 1987), com conseqüente efeito no ciclo dos nutrientes (TRAAEN, 1980; MAURICE *et al.*, 1987; PALUMBO *et al.*, 1987).

TRAAEN (1980) refere que os sistemas aquáticos, que dependem da matéria orgânica alóctone como principal fonte de energia, podem ser seriamente afectados pela acidificação devido a alterações no processo de decomposição e no ciclo dos nutrientes. Os nutrientes e os minerais podem permanecer fisicamente retidos no sedimento pelas partículas orgânicas de grandes dimensões ou mesmo adsorvidos às partículas orgânicas (MAURICE *et al.*, 1987), o que reduz a sua disponibilidade aos produtores primários. Como MAURICE *et al.* (1987) referem, a redução na taxa de colonização de algas perifíticas, detectada num rio sujeito a acidificação, foi sobretudo devida à desestabilização do ciclo de nutrientes causada pela inibição da actividade microbiana e dos macroinvertebrados, no processamento da matéria orgânica.

Oxigénio dissolvido

É de um modo geral reconhecido que o processo de decomposição decorre mais lentamente em condições de anaerobiose (e.g. ANDERSON & SEDELL, 1979; WEBSTER & BENFIELD, 1986; BUNN, 1988a, 1988b).

ANDERSON & SEDELL (1979) comentam que, em sistemas lóticos, as grandes acumulações de matéria orgânica ocorrem preferencialmente em locais remansados com corrente reduzida, resistindo à decomposição devido a inacessibilidade ou aos níveis reduzidos de oxigénio. A matéria orgânica que fica subposta nas camadas inferiores e enterrada no substrato, apresenta frequentemente uma cor negra indicadora de condições anóxicas e a decomposição é adiada por tempo dependente daquelas condições (ANDERSON & SEDELL, 1979).

Na mesma acepção, e para o Hemisfério Sul, BUNN (1988a) refere que as condições ambientais verificadas, na Austrália e na Nova Zelândia, durante o Verão interactuam negativamente no processo de decomposição de folhas de *Eucalyptus*; o reduzido fluxo de água e as elevadas temperaturas da água registadas, são responsáveis pela criação de níveis muito baixos de oxigénio dissolvido, restritivos do condicionamento microbiano e conseqüentemente da decomposição.

Alguns estudos são, contudo, contraditórios e inconclusivos em relação ao efeito dos níveis de oxigénio na decomposição da matéria orgânica. Num estudo laboratorial, GODSHALK & WETZEL (1978) consideraram que a temperatura e a concentração inicial em azoto nos tecidos orgânicos, exerciam, na decomposição de macrófitos, um efeito superior ao exercido pela variação dos níveis de oxigénio dissolvido. Em condições ambientais em que o azoto foi limitante, NICHOLS & KEENEY (1973) verificaram uma decomposição superior em situações com concentrações reduzidas de oxigénio dissolvido. Sugerem que, em anaerobiose, o processo de decomposição é mais rápido por as bactérias anaeróbicas requererem menores níveis de azoto.

Nutrientes

O efeito da concentração de nutrientes na água, na taxa de degradação da matéria orgânica, resulta principalmente das complexas interações químicas entre a água e a matéria orgânica (WEBSTER & BENFIELD, 1986). FEDERLE & VESTAL (1980) demonstraram que a decomposição da celulose era estimulada pela adição de azoto e fósforo, enquanto que a lenhina não parecia sofrer qualquer alteração. Deste modo, poder-se-á esperar que detritos com elevado conteúdo em lenhina não demonstrem uma alteração significativa com a adição de azoto e/ou fósforo.

Alguns autores têm, contudo, referido uma decomposição mais rápida em sistemas ricos em nutrientes, comparativamente a sistemas pobres ou limitados pela disponibilidade daqueles (e.g. ROSSET *et al.*, 1982; MEYER & JOHNSON, 1983; PETERSEN, 1984). Particularmente, a adição de azoto tem sido descrita como um factor estimulante da decomposição (WEBSTER & BENFIELD, 1986). MEYER & JOHNSON (1983) relacionaram o aumento da decomposição orgânica com a influência positiva que a adição de azoto parece exercer na biomassa microbiana.

A influência do fósforo no processamento da matéria orgânica é mais controverso (WEBSTER & BENFIELD, 1986). ELWOOD *et al.* (1981) verificaram que, num rio de montanha, a taxa de respiração microbiana e a taxa de degradação aumentavam após a adição de fósforo inorgânico, demonstrando o efeito positivo do fósforo na colonização microbiana e na decomposição. De modo semelhante, também num sistema lótico de montanha, MUTCH & DAVIES (1984) atribuíram a reduzida taxa de degradação orgânica observada à concentração em ortofosfato, inferior ao limite de detecção do método utilizado (0,002 mg l⁻¹) e possível limitante do condicionamento microbiano. Contudo, BROCK *et al.* (1985) e FAIRCHILD *et al.*, 1984 não verificaram aumento na taxa de degradação com o aumento da concentração em fósforo.

Velocidade da corrente e substrato

Com base no conceito "erosão-deposição" de MOON (1939 *in* HYNES, 1970), HYNES (1970) discutiu a relação entre a velocidade da corrente, num rio, e o tipo de substrato. Concluiu que o gradiente dimensional das partículas, no substrato de um rio, é manifestação do regime de corrente; em águas rápidas, a erosão, causada por velocidades de corrente elevadas, arrasta partículas com dimensões consideráveis, tais como rochas, pedras e calhaus; pelo contrário, fluxos de água com corrente reduzida proporcionam a deposição das partículas em suspensão e a formação de praias de areia e de silte. Consequentemente, qualquer interpretação de causa-efeito entre o substrato e a dinâmica de comunidades, ou a decomposição da matéria orgânica, fica seriamente comprometida pelo regime de corrente (REICE, 1974).

Num trabalho experimental, com eliminação de variações na velocidade da corrente, REICE (1980) verificou que os invertebrados demonstravam padrões específicos de distribuição e de abundância com base nas características do substrato inorgânico. Contudo, o efeito do substrato nas taxas de degradação de folhas de árvore foi muito reduzido. REICE (1980) constatou que a selecção dos invertebrados por um determinado tipo de substrato inorgânico não parecia ser influenciada pela presença de detritos naquela superfície, e que muitos invertebrados, específicos de diferentes substratos, utilizavam os

mesmos detritos como recurso alimentar. Segundo os resultados obtidos por REICE (1980), as populações de invertebrados em detritos de folhas de árvore reflectiam as populações capturadas no substrato inorgânico envolvente, não sendo contudo ditadas por ele. Ou seja, a selectividade pelos detritos, e o conseqüente efeito na taxa de degradação, foram sobretudo sazonais e independentes do tipo de substrato inorgânico (REICE, 1980).

Pelo contrário, em situações naturais e com variação da velocidade da corrente o efeito do substrato inorgânico na decomposição parece ser significativo (REICE, 1974; 1977). De facto, num sistema lótico de montanha, REICE (1974) verificou uma taxa de degradação significativamente menor em substrato de silte comparativamente a outros substratos (areia, cascalho, pedras, calhaus e rochas). Um substrato de silte, constituído por partículas muito finas, forma-se em zonas remansadas com velocidade de corrente reduzida. Apresenta uma grande homogeneidade e uma estabilidade diminuta (REICE, 1974). A homogeneidade conduz a uma diminuição da diversidade específica e a uma comunidade com reduzida complexidade, que é agravada pela instabilidade inerente ao substrato (REICE, 1974). As condições anaeróbicas, geradas neste tipo de substrato, podem contribuir, também, para uma redução da taxa de degradação orgânica (REICE, 1974).

Demonstra-se, deste modo, que a velocidade da corrente interactua com o substrato, determinando condições ambientais e uma associação animal específicas.

ULFSTRAND (1968 *in* REICE 1980) refere que a corrente, só por si, deverá ter pouca influência nas condições de vida dos organismos, sendo, contudo, muito importante devido aos seus efeitos indirectos (substrato, oxigénio, ...). RABENI & MINSHALL (1977) demonstraram, experimentalmente, que a velocidade da corrente exercia uma influência indirecta na microdistribuição dos insectos lóticos bentónicos, e que a disponibilidade de partículas orgânicas era significativa com a microdistribuição. Neste sentido, REICE (1980) refere que a velocidade influencia a distribuição e a abundância dos invertebrados, actuando, conseqüentemente, de uma forma indirecta no processo de decomposição.

HAMMERLY *et al.* (1989) refere, no entanto, que a velocidade da corrente é muito importante no processo de decomposição; fomenta a fragmentação mecânica, com reflexos na lixiviação e na taxa de degradação.

A influência da corrente no processo de decomposição parece ser, contudo, dependente das características estruturais da matéria orgânica. D'ANGELO & WEBSTER (1992) verificaram que a corrente contribuía para a degradação de folhas de dogwood (*Cornus florida* L.) e de carvalho (*Quercus alba* L.), sendo, no entanto, a sua influência determinante apenas na degradação das folhas de *Cornus florida* L..

5. MODELOS DE DECOMPOSIÇÃO

A utilização de modelos matemáticos em análises de decomposição orgânica tem como objectivo estabelecer constantes que descrevam a perda de massa ao longo do tempo (WIEDER & LANG, 1982).

O modelo mais frequentemente utilizado, para descrever a decomposição, consiste numa função exponencial negativa com uma só variável, inicialmente proposto por JENNY *et al.* (1949 *in* WIEDER & LANG, 1982) e utilizado por OLSON (1963) em análises de decomposição no sistema terrestre. A vantagem deste modelo exponencial deriva do facto de uma só constante, K , caracterizar a perda de massa, o que facilita comparações de resultados e simplifica o esforço para modelar a acumulação da matéria orgânica (OLSON, 1963; WIEDER & LANG, 1982).

Baseados no modelo de OLSON (1963), PETERSEN & CUMMINS (1974) propõem um modelo exponencial negativo para os sistemas lóticos, descrito pela seguinte função:

$$W_D = W_0 e^{-KD}$$

onde: W_D = Matéria orgânica depois de D dias

W_0 = Matéria orgânica inicial

K = Coeficiente de degradação (constante de decomposição)

D = Intervalo de tempo (medido em dias)

Com base no coeficiente da curva de decomposição, resultante da aplicação do modelo, e calculado para diferentes espécies, PETERSEN & CUMMINS (1974) consideraram três "classes de processamento": lento ($< 0,005$), médio ($0,005-0,010$) e rápido ($0,010-0,015$). Posteriormente, generalizou-se a aplicação do modelo exponencial negativo, em sistemas lóticos, e a classificação dos detritos segundo a respectiva classe de processamento (e.g. BENFIELD *et al.*, 1977; KILLINGBECK *et al.*, 1982; BUNN, 1988a, 1988b; HAMMERLY *et al.*, 1989; CUFFNEY *et al.*, 1990).

O modelo exponencial negativo admite que a perda de peso da matéria orgânica é uma fracção constante da quantidade de material não degradado. Um coeficiente de degradação constante parece plausível em determinadas situações. Contudo, durante a decomposição orgânica, as taxas de degradação variam ao longo do tempo; a perda de peso é rápida

durante as primeiras semanas devido à dissociação dos compostos solúveis e instáveis; o restante material é mais resistente, e a subsequente perda de peso processa-se lentamente (WEBSTER & BENFIELD, 1986). Por outro lado, ao longo do processo de decomposição, a alteração dos parâmetros biológicos, físicos e químicos pode afectar o coeficiente calculado (HANSON *et al.*, 1984).

Neste sentido, HANSON *et al.* (1984) referem que o modelo exponencial negativo determina um coeficiente "médio" de degradação para o período de processamento, podendo, no entanto, perante situações de alteração ambiental, não reflectir o processo de decomposição.

Em consequência das restrições verificadas à aplicabilidade do modelo, têm surgido propostas de modificação e outros modelos alternativos.

A temperatura varia sazonalmente e determina regiões climáticas. Concretamente, em relação ao processo de decomposição, a temperatura é descrita como um importante factor regulador do crescimento microbiano (e.g. BÄRLOCHER & KENDRICK, 1974; SUBERKROPP & KLUG, 1976; BÄRLOCHER & SCHWEIZER, 1983).

STOUT (1989) refere que as diferenças na temperatura da água devem ser consideradas em estudos comparativos de distintas regiões climáticas. Neste sentido, numa modificação simplificada do modelo exponencial negativo, propõe a normalização para a temperatura do coeficiente de degradação K , proposto por PETERSEN & CUMMINS (1974). O coeficiente de degradação surge, assim, referenciado a grau-dia ($-K/^\circ\text{C dia}$). Segundo STOUT (1989), permite-se, deste modo, efectuar comparações legítimas entre distintas regiões climáticas, pois que a influência da temperatura no processamento da matéria orgânica surge diferenciada de efeitos biológicos. MINSHALL *et al.* (1983) e SHORT *et al.* (1984) verificaram igualmente uma melhor validação estatística do modelo de decomposição pela substituição da variável independente tempo, pela variável grau-dia.

HANSON *et al.* (1984) sugerem que a modificação do modelo exponencial negativo, de modo a incluir parâmetros físicos que, como a temperatura, variam ao longo do processo de decomposição, permite testar os seus efeitos no coeficiente de degradação e detectar a importância de outros factores.

Nesta perspectiva, HANSON *et al.* (1984) propõem um modelo exponencial negativo que utiliza duas variáveis independentes, sendo a primeira uma medida de tempo (dias) e a outra uma medida da acumulação de temperatura ao longo do tempo:

$$\ln W_D = \ln W_0 - b_0D - b_1TD$$

onde: W_D = Matéria orgânica após de D dias

W_0 = Matéria orgânica inicial

b_0 = Coeficiente para a medida de tempo

D = Tempo (dias)

b_1 = Coeficiente para a medida de temperatura

b_1TD = Medida de temperatura [temperatura média diária ou grau-dia

(MINSHALL *et al.*, 1983; SHORT *et al.*, 1984; STOUT, 1989)]

HANSON *et al.* (1984) comentam que o modelo exponencial negativo modificado para duas variáveis independentes, dias e grau-dias, descreve de uma forma mais adequada as curvas de processamento devido à variação da temperatura ao longo do processo de decomposição.

Como alternativa ao modelo exponencial negativo proposto por PETERSEN & CUMMINS (1974), WIEDER & LANG (1982) referem o modelo exponencial duplo. Este modelo assume que a matéria orgânica pode ser dividida em duas componentes: uma fracção instável ou facilmente decomposta (A) e uma fracção mais recalcitrante ($(1-A)$). A decomposição de cada fracção é exponencial, a taxas caracterizadas por K_{1d} e K_{2d} , respectivamente; a decomposição total representa a soma das perdas de cada fracção:

$$W_D = Ae^{-K_{1d}t} + (1-A)e^{-K_{2d}t}$$

onde: W_D = Matéria orgânica após de D dias

A = Fracção instável

K_{1d} = Coeficiente de degradação da fracção instável

$(1-A)$ = Fracção recalcitrante

K_{2d} = Coeficiente de degradação da fracção recalcitrante

A proporção de A e de $(1-A)$ é uma característica inicialmente atribuída à matéria orgânica não decomposta. O modelo exponencial duplo não considera qualquer possível transferência de materiais instáveis a recalcitrantes, como possivelmente ocorre na síntese da biomassa microbiana durante o processo de decomposição (WIEDER & LANG, 1982).

BOLING *et al.* (1975) utilizam uma aproximação similar no modelo proposto sobre dinâmica da matéria orgânica em sistemas lóticos. Sugerem que os detritos podem ser organizados numa matriz segundo as suas dimensões e o grau de condicionamento microbiano. Consideraram seis classes dimensionais (colunas) e seis estados diferentes de condicionamento (linhas), sendo os detritos classificados e incluídos na matriz em função das duas características. Assume-se, neste modelo, que a taxa de condicionamento, nos detritos, aumenta com a diminuição do tamanho das partículas. Presumivelmente, a bioquímica natural das partículas exerce algum controle sobre o grau de condicionamento por inibição (ou estimulação) da colonização microbiana e do crescimento (BOLING *et al.*, 1975).

WIEDER & LANG (1982) consideram que os modelos exponenciais simples e duplo descrevem com algum realismo biológico a perda de peso da matéria orgânica ao longo do tempo, e criticam os modelos que utilizam funções lineares e quadráticas.

Com efeito, os modelos lineares consideram que a taxa de degradação relativa aumenta ao longo do tempo, suposição difícil de justificar biologicamente (WIEDER & LANG, 1982). Todavia, se a perda de massa é relativamente reduzida ao longo do processo de decomposição, é possível ajustar uma função linear ao vector de dados. WIEDER & LANG (1982) referem que, pelo menos nos primeiros estados de decomposição, os detritos com uma reduzida quantidade de compostos facilmente lixiviados e instáveis podem seguir um modelo linear (WIEDER & LANG, 1982).

Em muitas situações, a decomposição não parece seguir um modelo linear. Os dados ajustam-se preferencialmente a um modelo composto e BUNN (1986) refere que, na Austrália, a decomposição de folhas de *Eucalyptus* em sistemas lóticos é processada em três fases distintas (Figura 5.1).

Um substancial e rápido período de lixiviação é seguido por um período de latência, em que as folhas são lentamente colonizadas por microrganismos. A taxa de processamento aumenta após este período, devido ao efeito combinado dos invertebrados e da abrasão física. Em espécies menos refractivas, como seja *Eucalyptus viminalis* Labill., pode surgir um relativo atraso na intervenção dos invertebrados e, em consequência, o processamento é descrito por um modelo exponencial. BUNN (1986) conclui que a estrutura e as características químicas das folhas de eucalipto são as principais responsáveis por este padrão específico de decomposição.

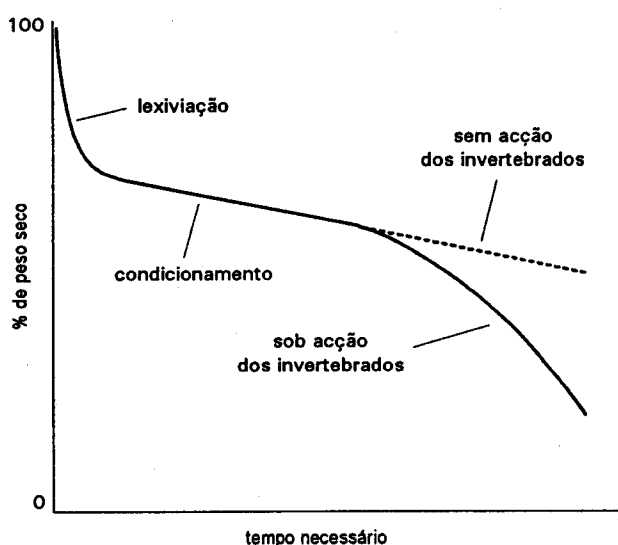


FIGURA 5.1 - Padrão de processamento de folhas de *Eucalyptus* em sistemas lóticos na Austrália (BUNN, 1986)

Relativamente a modelos compostos e modelos quadráticos, WIEDER & LANG (1982) referem, contudo, que extrapolações para além da gama de dados obtidos, dentro de um intervalo específico de variação, podem ser especialmente problemáticas. Como referem BOULTON & BOON (1991), um coeficiente de correlação elevado, entre a curva e o vector de dados, não é suficiente para afirmar que a expressão matemática descreve o processo biológico. Em particular, no caso de funções quadráticas, o comportamento matemático da função parece surgir claramente irrealístico relativamente a uma problemática biológica. Ou seja, numa função quadrática, à medida que o tempo aumenta indefinidamente, tanto a matéria orgânica como a taxa de degradação absoluta são infinitamente positivas ou negativas (dependendo do sinal do termo quadrático), o que é um comportamento claramente irrealístico segundo a biologia de decomposição dos detritos vegetais. É nesta

perspectiva que alguns autores rejeitam a sua aplicação (e.g. WIEDER & LANG, 1982; WEBSTER & BENFIELD, 1986; BOULTON & BOON, 1991). WIEDER & LANG (1982) referem que, no limite, as propriedades matemáticas do modelo quadrático tornam-no num dos menos apropriados para a análise de decomposição de detritos vegetais. WEBSTER & BENFIELD (1986) comentam que o modelo quadrático é provavelmente eficiente na predição de taxas de degradação em situações ambientais idênticas às prevalentes durante a colheita dos dados utilizados no modelo, mas contribuem pouco para o conhecimento do processo de decomposição. WIEDER & LANG (1982) acrescentam "... sobretudo se tivermos em consideração os objectivos para a utilização de modelos matemáticos em análises de decomposição: estabelecer constantes que descrevam a perda de massa ao longo do tempo ou obter expressões empíricas para subsequente modelação da acumulação de matéria orgânica".

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Grande parte do conhecimento actual sobre a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas lóticos foi, fundamentalmente, baseado no estudo de sistemas que drenam áreas de floresta em região temperada do Hemisfério Norte. As investigações efectuadas conduziram a uma visão de ecossistema aberto, espacialmente distribuído, que recebe e processa uma grande quantidade de matéria orgânica, retardando a exportação de nutrientes aos oceanos (FISHER & GRIMM, 1991).

Numa perspectiva global, contribuiu-se significativamente para o conhecimento da estrutura e funcionamento dos sistemas de águas correntes. No entanto, mais progressos deverão que ser feitos numa análise comparativa que integre sistemas lóticos que drenam outras regiões. Neste contexto, muitos dos paradigmas desenvolvidos em rios de montanha, de clima temperado, têm recentemente vindo a ser testados em rios que drenam regiões tropicais, zonas de planície e zonas desérticas. Recentemente, a teoria do contínuo lótico foi modificada (MINSHAL *et al.*, 1985) no sentido de tentar justificar diferenças climáticas, geológicas, litológicas, geomorfológicas.

Os estudos efectuados em regiões tropicais demonstraram que, de um modo geral, a taxa de lixiviação dos materiais solúveis é mais elevada e a colonização microbiana é mais rápida que as referenciadas para rios com maior latitude (STOUT, 1980; DUDGEON, 1982; COVICH, 1988).

O padrão de queda das folhas, em região tropical, está dependente da distribuição sazonal das chuvas, de enxurradas episódicas e das espécies arbustivas (DUDGEON, 1982; SPAIN, 1984; LAM & DUDGEON, 1985; STATZNER, 1987), e é muito diferente do padrão registado nas florestas com espécies de folha caduca em região com clima temperado, no Hemisfério Norte, onde a redução das temperaturas e a menor duração dos dias, no Inverno, resultam num único e muito sincronizado "input" de folhas nos sistemas lóticos.

Algumas espécies arbóreas de florestas tropicais perdem as folhas em pequenas proporções ao longo do ano, enquanto que outras perdem grandes quantidades na estação seca. Durante a estação seca, os rios e as lagoas podem acumular uma quantidade muito considerável de matéria orgânica, e uma decomposição rápida pode acelerar a reciclagem de nutrientes. A relação entre a acumulação de matéria orgânica alóctone, com origem em folhas de árvore, e a predizibilidade do transporte e da decomposição de folhas é, contudo, um processo ainda pouco conhecido em rios de florestas tropicais (COVICH, 1988).

Também em sistemas lóticos localizados em regiões com maior latitude e no Hemisfério Sul, o período máximo de queda das folhas ocorre nos meses de Verão, durante a estação do ano com temperaturas mais elevadas e com o fluxo de água mais reduzido. Segundo

BUNN (1986) e KING *et al.* (1987) criam-se condições ambientais pouco favoráveis ao processamento imediato da matéria orgânica e proporciona-se uma densa acumulação de CPOM. A decomposição é muito reduzida no Verão e a maior parte deste material é maioritariamente exportado como CPOM não processado (BUNN, 1986; KING *et al.*, 1987). Semelhantes situações têm sido descritas para sistemas lóticos na Austrália (TOWNS, 1985; BUNN, 1986; LAKE *et al.*, 1986), na Nova Zelândia (WINTERBOURN, 1976; WINTERBOURN *et al.*, 1981) e na África do Sul (KING *et al.*, 1987; STEWART & DAVIES, 1990), e, como refere BUNN (1986), são típicas de muitos rios temporários de floresta, na Austrália.

Na Austrália e em rios temporários, as folhas de *Eucalyptus* caem no Verão e acumulam-se em grandes quantidades no leito seco dos rios, ou em poças estagnadas onde a lixiviação das folhas torna a água castanha escura e a percentagem de saturação do oxigénio dissolvido pode descer a valores inferiores a 20% (TOWNS, 1985; BOULTON & SUTER, 1986).

BÄRLOCHER *et al.* (1978) sugerem que o enriquecimento microbiano dos detritos, resultante da exposição terrestre, numa lagoa temporária, é, em parte, responsável pela concentração de proteína e pela riqueza, posterior, da comunidade animal aquática. Da mesma forma, num rio temporário em região semi-árida, em Israel, HERBST & REICE (1982) consideram importante, para a decomposição de detritos de *Eucalyptus*, o enriquecimento microbiano das folhas durante o período seco. Pelo contrário, MERRITT *et al.* (1984b) verificaram que as folhas de *Carya glabra* (Mill.), condicionadas num rio durante 5 semanas, decompunham-se mais rapidamente que folhas expostas na planície de inundação durante 17 semanas, e atribuem o facto ao elevado condicionamento microbiano na água. Similarmente, num rio temporário de planície no Kansas, GURTZ & TATE (1988) demonstraram que as folhas de *Quercus macrocarpa* Michx. e de *Celtis occidentalis* L. decompunham-se mais rapidamente na zona de canal, submersa, que nas margens adjacentes. Igualmente, num rio temporário na Austrália, BOULTON (1991) não verificou a influência da exposição terrestre na degradação de folhas de *Eucalyptus*, e acrescenta que é necessário compreender as interacções entre as espécies microbianas que colonizam as folhas nos rios; conclui que o condicionamento microbiano dos detritos é mais complexo que a simples acumulação de microrganismos nas folhas.

Em muitas regiões do globo, especialmente em áreas de planície e em zonas com clima árido e semi-árido, os sistemas lóticos temporários ou intermitentes representam as formas predominantes de escorrência da água (WILLIAMS & HYNES, 1976, 1977; HILL & GARDNER, 1987; RICHARDSON, 1990). Apesar de frequentes, o processamento da matéria orgânica nestes ecossistemas é pouco conhecido (RICHARDSON, 1990). Teoricamente, a dinâmica da matéria orgânica (e.g. quantidades, transporte, taxas de processamento de CPOM) é diferente nos rios temporários, onde os organismos detritívoros são em menor número que nos rios permanentes (e.g. HERBST & REICE, 1982; KIRBY *et al.*, 1983; MATTHEWS, 1988; RICHARDSON, 1990).

De um modo geral, a vegetação ripícola de margem é descontínua ao longo dos rios temporários e frequentemente consiste numa única linha de árvores. Em consequência a taxa de "input" de matéria orgânica particulada grosseira é reduzida e, em zonas pouco declivosas, o transporte eólico das folhas é diminuto, não contribuindo significativamente para o "input" alóctone. Todavia, para FISHER (1986), a reduzida utilização de detritos alóctones relaciona-se principalmente com a incapacidade de retenção e armazenamento da matéria orgânica.

Em rios de planície e de zonas desérticas, os fragmentos orgânicos de grandes dimensões, responsáveis pela formação de barragens e pela retenção, são raros. Desse modo, e contrariamente aos rios de montanha, as folhas de árvore, mesmo que entrem em grandes quantidades, são rapidamente exportadas para jusante ou lateralmente para a planície de inundação (FISHER, 1986). Consequentemente, FISHER (1986) conclui que devido às características físicas destes ecossistemas, as folhas de árvore não permanecem no sistema o tempo necessário para os detritívoros completarem o seu ciclo de vida. GURTZ & TATE (1988) comentam: "... a disponibilidade variável de CPOM tem sido referida como a principal causa responsável pela reduzida representatividade de detritívoros nos rios temporários".

HILL & GARDNER (1987) compararam a dinâmica do seston em dois rios intermitentes de planície, no Texas. Em ambos os sistemas, a retenção foi fraca e a concentração de seston apresentava-se significativamente relacionada com a descarga de água. HILL & GARDNER (1987) sugerem que a escassez de dispositivos de retenção distingue os rios de planície dos rios que drenam regiões de montanha com vegetação ripícola de margem, caracterizados por desenvolverem maior retenção orgânica.

Contrariamente à matéria orgânica particulada grosseira, a matéria orgânica alóctone com dimensões mais reduzidas (FPOM) parece constituir importante fonte de assimilação directa em ecossistemas lóticos de planície. Análises de seston, efectuadas em rios de planície, demonstraram superioridade quantitativa da matéria orgânica particulada fina (HILL & GARDNER, 1987). Segundo HILL & GARDNER (1987), a dominância de FPOM, em rios de planície, realça a importância dos "inputs" de FPOM resultantes das águas de escorrência. Do mesmo modo, FISHER (1986) refere que, durante as enxurradas, os rios das zonas desérticas dos E.U.A. recebem um grande "input" alóctone de FPOM, proveniente da bacia de drenagem. Durante as enxurradas, quantidades consideráveis de matéria orgânica particulada fina, com origem no sistema terrestre, são incorporadas no ecossistema lótico. GRAY (1981) afirma que, após as enxurradas, aquela matéria orgânica constitui importante alimento para muitos invertebrados. THURMAN (1985 *in* NELSON *et al.*, 1990) refere que, à medida que os rios são mais pequenos e intermitentes pode-se esperar que o carbono orgânico dissolvido seja maioritariamente alóctone. Por outro lado, em situações ambientais estáveis, a ausência de vegetação ripícola proporciona elevadas taxas de insolação que, conjuntamente com temperaturas favoráveis e com o "input" de nutrientes com origem no sistema terrestre, proporcionam elevadas taxas de fotossíntese (FISHER, 1986).

KIRBY *et al.* (1983) verificaram que, de um modo geral, nos rios intermitentes, a taxa de degradação orgânica é mais lenta, a concentração de matéria orgânica particulada é mais reduzida, POM evidencia menores dimensões médias e a densidade de detritívoros é mais reduzida, comparativamente com rios permanentes. Sugerem que, nos rios onde os detritívoros são abundantes, o seu mecanismo alimentar acelera a perda de peso das folhas e que as suas fezes, com dimensões relativamente grandes, representam a maior proporção de POM transportadas pelos rios. TATE & GURTZ (1986) verificaram que a decomposição de folhas de ulmeiro era mais elevada em rios permanentes do que em rios temporários, onde os detritívoros eram pouco abundantes. MATTHEWS (1988) sugere que, nos rios intermitentes e em presença de um número reduzido de detritívoros, o processamento orgânico é fundamentalmente microbiano. Na mesma aceção, BENFIELD *et al.* (1977) concluem que o processamento da folhada em rios de planície da América do Norte difere,

pelo menos aparentemente e nas etapas iniciais, do típico processamento descrito para rios de montanha. Enquanto que nos rios de montanha os detritívoros se assumem como uma fracção significativa na comunidade responsável pela fragmentação da folhada, em rios de planície aqueles organismos estão praticamente ausentes. Consequentemente, BENFIELD *et al.* (1977) referem que a fragmentação inicial da folhada está dependente de processos alternativos, ou seja, da acção mecânica em conjugação com a decomposição microbiana. Nos pequenos lagos ou poças temporárias que se formam na região desértica SW dos E.U.A, MACKAY *et al.* (1992) verificaram igualmente uma reduzida contribuição da componente biológica na decomposição orgânica. Num estudo comparativo sobre processamento da matéria orgânica em rios temporários e em rios permanentes, RICHARDSON (1990) sugere que os rios temporários são menos eficientes no processamento de carbono orgânico, devido a uma importante redução biótica no processo de decomposição. Refere que o processamento orgânico nos rios temporários pode apresentar significativas variações geográficas, em parte relacionadas com alterações dos "inputs" orgânicos e na abundância dos detritívoros.

As intervenções nas bacias hidrográficas, directamente relacionadas com a alteração dos "inputs" orgânicos nos sistemas lóticos, têm efeitos significativos na dinâmica e processamento da matéria orgânica e, consequentemente, nas comunidades lóticas (e.g. NEWBOLD *et al.*, 1980; WEBSTER & WAIDE, 1982; NOEL *et al.*, 1986; GRIFFITH & PERRY, 1991). Incluem as que resultam da alteração da vegetação ripícola e/ou da qualidade da água (MALTBY, 1995). Em qualquer caso as taxas de degradação decrescem devido, sobretudo, a uma actividade microbiana inferior ou a alterações nas estruturas taxonómica e funcional dos invertebrados (MALTBY, 1995).

O corte da vegetação ripícola provoca um aumento da luz e, consequentemente, da temperatura da água (HAWKINS *et al.*, 1982; NOEL *et al.*, 1986); a produção primária autóctone é estimulada e os grupos tróficos funcionais dos invertebrados alteram-se (GURTZ & WALLACE, 1984; WALLACE & GURTZ, 1986). A remoção de árvores pode provocar a deposição de ramos e troncos nos rios, disponibilizando-se diferentes "habitats" e alimento para os invertebrados (NOEL *et al.*, 1986). A libertação de nutrientes no ecossistema é alterada, podendo aumentar a lixiviação química no substrato dos rios (WEBSTER & WAIDE, 1982; NOEL *et al.*, 1986). O corte de árvores pode causar a erosão dos solos e fomentar a sedimentação orgânica e inorgânica no leito dos rios, com reflexos significativos nas comunidades biológicas (WEBSTER & WAIDE, 1982).

A resiliência do ecossistema florestal pode, no entanto, apresentar-se relativamente rápida e, passados alguns anos, a produção primária, nos rios, decresce e o "input" autóctone, resultante do estabelecimento da nova floresta, aumenta (WEBSTER *et al.*, 1983; WALLACE & GURTZ, 1986). Para os sistemas lóticos, o restabelecimento do ecossistema florestal resulta, normalmente, na recuperação da comunidade de macroinvertebrados para níveis próximos da pré-perturbação (O'HOP *et al.*, 1984).

A composição qualitativa do "input" orgânico autóctone pode, contudo, não recuperar tão rapidamente. Ou seja, a contribuição das espécies arbóreas nos detritos das folhas pode apresentar-se significativamente diferente (WEBSTER & WAIDE, 1982). Frequentemente, após uma remoção de árvores, o "input" de folhas é maioritariamente constituído por espécies com uma mais rápida taxa de processamento (maior velocidade de crescimento e recuperação), enquanto que o "input" das folhas, antes da perturbação, é preferencialmente

constituído por espécies com maior resistência à decomposição (GRIFFITH & PERRY, 1991).

PETERSEN & CUMMINS (1974) propuseram que as variações nas taxas de processamento das folhas de diferentes espécies arbóreas, que constituem o "input" alóctone num rio de clima temperado, resultam num processamento orgânico contínuo, o que permite uma prolongada disponibilidade temporal de detritos condicionados. Possibilita-se, assim, que muitos insectos disponham de alimento no final do Inverno e na Primavera e completem os seus ciclos de vida. Segundo a concepção proposta por PETERSEN & CUMMINS (1974), alterações na composição das espécies arbóreas desestabilizam o processamento orgânico contínuo nos rios, causando importantes alterações no funcionamento do ecossistema lótico, mesmo depois do restabelecimento da nova floresta (GRIFFITH & PERRY, 1991).

A introdução de espécies arbóreas exóticas constitui um grande problema, com graves repercussões nos ecossistemas aquáticos. Nas últimas duas décadas, vastas áreas do globo terrestre, sobretudo na África do Sul, na Índia, no Brasil e nos países mediterrânicos (Portugal, Espanha e Marrocos), têm sido plantadas com *Eucalyptus* australiano, sabendo-se muito pouco sobre o potencial impacte destas florestações nos ecossistemas aquáticos. Todavia, e contrariamente ao que acontece nos países mediterrânicos do Hemisfério Norte, nas florestas de *Eucalyptus* as folhas não caem no Outono, mas sim ao longo de todo o ano e com maior intensidade no Verão (e.g. BUNN, 1986, 1988a; KING *et al.*, 1987; STEWART & DAVIES, 1990). Por outro lado, as folhas de *Eucalyptus* são de inferior qualidade alimentar, comparativamente com espécies de folhas caduca (BUNN, 1986). Possuem uma espessa cutícula cerosa, uma elevada concentração de polifenóis e, de um modo geral, são mais pobres em azoto (BUNN, 1986, 1988a). SUBERKROPP *et al.* (1976) referem, ainda, que entre os compostos azotados e a camada exterior das folhas, constituída por componentes fibrosas (celulose, lenhina e polifenóis, entre outros), formam-se complexos estáveis, de grande resistência, que reduzem enormemente a disponibilidade aos invertebrados e aos microrganismos. Consequentemente, e segundo as "classes de processamento" propostas por PETERSEN & CUMMINS (1974), as folhas de *Eucalyptus* são de processamento lento.

Nas áreas agrícolas, e em regiões de planície, a enorme circulação de nutrientes ao longo das bacias hidrográficas representa a principal perturbação dos ecossistemas aquáticos (MATHEWS, 1988; PETERSEN *et al.*, 1992). A qualidade da água diminui e de um modo geral, a eutrofização cultural acelera a degradação orgânica; contudo, a pare da adição de nutrientes entram também, e frequentemente, outros poluentes com efeito oposto na degradação orgânica, tais como insecticidas e herbicidas (e.g. WALLACE *et al.*, 1986; WEBSTER & BENFIELD, 1986; CUFFNEY, *et al.*, 1990; CHUNG *et al.*, 1993). Estudos efectuados sobre o efeito da acidificação da água (e.g. PALUMBO *et al.*, 1987; THOMPSON & BÄRLOCHER, 1989; MULHOLLAND *et al.*, 1992; OSGOOD & BOYLEN, 1992) e da adição de metais pesados (CARPENTER *et al.*, 1983; GRAY & WARD, 1983; MALTBY & BOOTH, 1991) têm, também, demonstrado significativas diminuições nas taxas de decomposição, sobretudo relacionadas com uma redução da actividade microbiana.

As perturbações e as suas influências na estrutura e no funcionamento dos sistemas lóticos têm sido estudadas por numerosos autores (e.g. RESH *et al.*, 1988; REICE *et al.*, 1990; STEINMAN & McINTIRE, 1990; WALLACE, 1990; FISHER & GRIMM, 1991). RESH *et al.* (1988) consideram que as perturbações representam o factor dominante de organização

em ecologia e que a recuperação de um sistema, após uma perturbação, depende da frequência, da intensidade e da violência daquela. Consequentemente, as perturbações e as suas características, nomeadamente origem natural (enxurradas e secas) ou antropogénica, são determinantes para a recuperação dos sistemas. O efeito de uma perturbação pode provocar simples alterações na estrutura das comunidades, rapidamente recuperáveis, até alterações estruturais profundas que conduzem à destruição de "habitats" e à eliminação de espécies.

Apesar da opinião generalizada de que alguma coisa tem de ser feita para a preservação dos recursos aquáticos, nomeadamente protecção de "habitats" e preservação da qualidade da água, não existe uma estratégia de intervenção organizada e um consenso sobre o efeito de diferentes medidas de recuperação (PETERSEN *et al.*, 1992), facto que representa uma séria deficiência e uma grave ameaça para muitos ecossistemas aquáticos em todo o globo terrestre.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIMER, R. D. & B. P. SEGEDIN, 1985a - Fluctuation in spore numbers of aquatic hyphomycetes in a New Zealand stream. *Bot. J. Limnean Society*, 91: 61-66.
- AIMER, R. D. & B. P. SEGEDIN, 1985b - Some aquatic hyphomycetes from New Zealand streams. *N. Zealand J. Bot.*, 23: 273-299.
- ANDERSON, N. H. & J. R. SEDELL, 1979 - Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Ann. Rev. Entomol.*, 24: 351-377. -
- ARSUFFI, T. L. & K. SUBERKROPP, 1984 - Leaf processing capabilities of aquatic hyphomycetes: interspecific differences and influence on shredder feeding preferences. *Oikos*, 42: 144-154.
- ARSUFFI, T. L. & K. SUBERKROPP, 1985 - Selective feeding by stream caddisfly (Trichoptera) detritivores on leaves with fungal-colonized patches. *Oikos*, 45: 50-58.
- ARSUFFI, T. L. & K. SUBERKROPP, 1989 - Selective feeding by shredders on leaf-colonizing stream fungi: comparison of macroinvertebrate taxa. *Oecologia*, 79: 30-37.
- AUMEN, N. G., C. P. HAWKINS & S. V. GREGORY, 1990 - Influence of woody debris on nutrient retention in catastrophically disturbed streams. *Hydrobiologia*, 190: 183-192.
- BÄRLOCHER, F. & B. KENDRICK, 1973 - Fungi in the diet of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda). *Oikos*, 24: 295-300.
- BÄRLOCHER, F. & B. KENDRICK, 1974 - Dynamics of fungal population on leaves in a stream. *J. Ecol.*, 62: 761-791.
- BÄRLOCHER, F. & B. KENDRICK, 1975 - Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda) feeding on fungal mycelium of autumn-shed leaves. *Oikos*, 26: 55-59.
- BÄRLOCHER, F. & J. J. OERTLI, 1978 - Inhibitors of aquatic hyphomycetes in dead conifer needles. *Mycologia*, 70: 964-974.
- BÄRLOCHER, F., R. MACKAY & G. B. WIGGINS, 1978 - Detritus processing in a temporary vernal pond in Southern Ontario. *Arch. für Hydrob.*, 81: 269-295.
- BÄRLOCHER, F., 1980 - Leaf-eating invertebrates as competitors of aquatic hyphomycetes. *Oecologia*, 47: 303-306.

- BÄRLOCHER, F., 1982 - The contribution of fungal enzymes to the digestion of leaves by *Gammarus fossarum* KOCH (Amphipoda). *Oecologia*, 52: 1-4.
- BÄRLOCHER, F. & M. SCHWEIZER, 1983 - Effects of leaf size and decay rate on colonization by aquatic hyphomycetes. *Oikos*, 41: 205-210.
- BÄRLOCHER, F., 1985 - The role of fungi in the nutrition of stream invertebrates. *Bot. J. Limn. Soc.*, 91: 83-94.
- BÄRLOCHER, F. & C. W. PORTER, 1986 - Digestive enzymes and feeding strategies of three stream invertebrates. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 5 (1): 58-66.
- BÄRLOCHER, F., 1992 - Effects of drying and freezing autumn leaves on leaching and colonization by aquatic hyphomycetes. *Freshw. Biol.*, 28: 1-7.
- BARMUTA, L. A., 1988 - Benthic organic matter and macroinvertebrate functional feeding groups in a forest upland stream in temperate Victoria. *Verh. Int. Verèinig. Limnol.*, 23, 1394-1398.
- BENFIELD, E. F., D. S. JONES & M. F. PATTERSON, 1977 - Leaf pack processing in a pastureland stream. *Oikos*, 29: 99-103.
- BENKE, A. C. & J. B. WALLACE, 1980 - The trophic basis of production among net-spinning caddisflies in a southern Appalachian stream. *Ecology*, 61: 108-118.
- BENNER, R., J. LAY, E. K'NEES & R. E. HODSON, 1988 - Carbon conversion efficiencies for bacterial growth on lignocellulose: implications for detritus-based food webs. *Limnol. Oceanog.*, 33: 1514-1526.
- BERNAYS, E. A., 1981 - Plant tannins and insect herbivores: an appraisal. *Ecolog. Entom.*, 6: 353-360.
- BILBY, R. E. & G. E. LIKENS, 1980 - Importance of organic debris dams in the structure and function of stream ecosystems. *Ecology*, 61 (5): 1107-1113.
- BIRD, G. A. & N. K. KAUSHIK, 1981 - Coarse particulate organic matter in streams, pp- 41-68. In M. A. Lock & D. D. Williams [eds.]. *Perspectives in running water*. Plenum Press. New York, London.
- BIRD, G. A. & N. K. KAUSHIK, 1984 - Survival and growth of early-instar nymphes of *Ephemerella subvaria* fed various diets. *Hydrobiologia*, 119: 227-233.
- BIRD, G. A. & N. K. KAUSHIK, 1985a - Processing of decaying maple leaf, *Potamogeton* and *Cladophora* packs by invertebrates in an artificial stream. *Arch. Hydrobiol.*, 105 (1): 93-104.
- BIRD, G. A. & N. K. KAUSHIK, 1985b - Processing of elm and maple leaf discs by collectors and shredders in laboratory feeding studies. *Hydrobiologia*, 126: 109-120.
- BLACKBURN, W. M. & T. PETR, 1979 - Forest litter decomposition and benthos in a mountain stream in Victoria, Australia. *Arch. Hydrobiol.*, 86: 453-498.
- BLANCK, H., 1985 - A simple, community level, ecotoxicological test system using samples of periphyton. *Hydrobiologia*, 124: 251-261.

- BOLING, H. R. Jr., E. D. GOODMAN & J. A. VAN SICKLE, 1975 - Toward a model of detritus processing in a woodland stream. *Ecology*, 56: 141-151.
- BOULTON, A. J. & P. J. SUTER, 1986 - Ecology of temporary streams - an Australian perspective, pp. 313-327. In P. De Deckker & W. D. Williams [ed.]. *Limnology in Australia*. CSIRO/Junk Publ., Melbourne and The Netherlands.
- BOULTON, A. J. & P. I. BOON, 1991 - A review of methodology used to measure leaf litter decomposition in lotic environments: time to turn over an old leaf ?. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 42: 1-43.
- BOULTON, A. J., 1991 - Eucalypt leaf decomposition in an intermittent stream in south-eastern Australia. *Hydrobiologia*, 211: 123-136.
- BROCK, T. C. M., M. J. H. De LYON, E. M. J. M. VAN LAAR & E. M. M. VAN LOON, 1985 - Field studies on the breakdown of *Nuphar lutea* (L.) SM. (Nymphaeaceae), and a comparison of three mathematical models for organic weight loss. *Aquat. Bot.*, 21: 1-22.
- BRUNS, D. A., G. W. MINSHALL, J. T. BROCK, C. E. CUSHING, K. W. CUMMINS & R. L. VANNOTE, 1982 - Ordination of functional groups and organic matter parameters from the Middle Fork of the Salmon River, Idaho. *Fresh. Inv. Biol.*, 1 (3): 2-11.
- BRUNS, D. A., G. W. MINSHALL, C. E. CUSHING, K. W. CUMMINS J. T. BROCK & R. L. VANNOTE, 1984 - Tributaries as modifiers of the river continuum concept: analysis by polar ordination and regression models. *Arch. Hydrobiol.*, 99 (2): 208-220.
- BUNN, S. E., 1986 - Origen and fate of organic matter in australian upland streams, pp. 277-291. In P. De Deckker & W. D. Williams [eds.] *Limnology in Australian*. CSIRO/Junk Publ., Melbourne and The Netherlands
- BUNN, S. E., 1988a - Processing of leaf litter in a northern jarrah forest stream, Western Australian: I. Seasonal differences. *Hydrobiologia*, 162: 201-210.
- BUNN, S. E., 1988b - Processing of leaf litter in two northern jarrah forest streams, Western Australian: II. The role of macroinvertebrates and the influence of soluble polyphenols and inorganic sediment. *Hydrobiologia*, 162: 211-223.
- BURTON, T. M. & R. M. STANFORD & J. W. ALLAN, 1985 - Acidification effects on stream biota and organic matter processing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 669-675.
- BURTON, T. M. & J. W. ALLAN, 1986 - Influence of pH, aluminum, and organic matter on stream invertebrates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1285-1289.
- BUSCH, E. B. & S. G. FISHER, 1981 - Metabolism of a desert stream. *Freshw. Biol.*, 11: 301-307.
- BUTLER, S. K. & K. SUBERKROPP, 1986 - Aquatic hyphomycetes on oak leaves: comparison of growth, degradation and palatability, *Mycologia*, 78 (6): 922-928.
- CARGILL, A. S. II, K. W. CUMMINS, B. J. HANSON & R. R. LOWRY, 1985 - The role of lipids as feeding stimulants for shredding aquatic insects. *Freshw. Biol.*, 15: 455-464.

- CARPENTER, J., W.E. ODUM & A. MILLS, 1983 - Leaf litter decomposition in a reservoir affected by acid mine drainage. *Oikos*, 41: 165-172.
- CHAMIER, A. C. & P. DIXON, 1982a - Pectinases in leaf degradation by aquatic hyphomycetes: The enzymes and leaf maceration. *J. Gen. Microbiology*, 128: 2469-2483.
- CHAMIER, A. C. & P. DIXON, 1982b - Pectinases in leaf degradation by aquatic hyphomycetes of leaf packs in a Surrey stream. *Oecologia (Berl.)*, 52: 109-115.
- CHAMIER, A. C. & L. G. WILLOUGHBY, 1986 - The role of fungi in the diet of the amphipod *Gammarus pulex* (L.): an aezymatic study. *Freshw. Biol.*, 16: 197-208.
- CHESSMAN, B. C., 1986 - Dietary studies of aquatic insects from two Victorian Rivers. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 37: 129-146.
- CHILTON, E. W., 1990 - Macroinvertebrate communities associated with three aquatic macrophytes (*Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, and *Vallisneria americana*) in lake Onlaska, Wisconsin. *J. Freshw. Ecol.*, 5 (4): 455-46.
- CHUNG, K., J. B. WALLACE & J. W. GRUBAUGH, 1993 - The impact of insecticide treatment on abundance, biomass and production of litterbag fauna in a headwater stream: a study of pretreatment, treatment and recovery. *Limnologica*, 28 (2): 93-106.
- CONNERS, M. E. & R. J. NAIMAN, 1984 - Particulate allochthonous inputs: relationships with stream size in an undisturbed watershed. *Can. J. Aquat. Sci.*, 41: 1473-1484.
- COVICH, A. P., 1988 - Geographical and historical comparisons of neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 7 (4): 361-386.
- COWAN, C. A., M. W. OSWOOD, C. A. BUTTIMORE, P. W. FLANAGAN, 1983 - Processing and macroinvertebrate colonization of detritus in an Alaskan subarctic stream. *Holarct. Ecol.*, 6: 340-348.
- CUDNEY, M. D. & J. B. WALLACE, 1980 - Life cycles, microdistribution and production dynamics of six species of net-spinning caddisflies in a large southeastern (USA) river. *Holarctic Ecology*, 3: 169-182.
- CUFFNEY, T. F. & J. B. WALLACE & G. J. LUGTHART, 1990 - Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshw. Biol.*, 23: 281-299.
- CUMMINS, K. W., R. C. PETERSEN, F. O. HOWARD, J. C. WUYCHECK & V. I. HOLT., 1973 - The utilization of leaf litter by stream detritivores. *Ecology*, 54: 336-345.
- CUMMINS, K. W., 1973 - Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 18: 183-206.
- CUMMINS, K. W., 1974 - Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, 24: 631-641.
- CUMMINS, K. W. & M. J. KLUG, 1979 - Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Systemat.*, 10: 147-172.

- CUMMINS, K. W., G. L. SPENGLER, G. M. WARD, R. M. SPEAKER, R. W. OVINK & D. C. MAHAN, 1980 - Processing of confined and naturally entrained leaf litter in a woodland stream ecosystem. *Limnol. Oceanog.*, 25: 952-957.
- CUMMINS, K. W., J. R. SEDELL, F. J. SWANSON, G. W. MINSHALL, S. G. FISHER, C. E. CUSHING, R. C. PETERSEN & R. L. VANNOTE, 1983 - Organic matter budgets for stream ecosystems: problems in their evaluation, p. 299-353. In J. R. Barnes & G. W. Minshall [ed.]. *Stream Ecology*. Plenum Press. New York and London.
- CUMMINS, K. W., G. W. MINSHALL, J. R. SEDELL, C. E. CUSHING, & R. C. PETERSEN, 1984 - Stream ecosystem theory. *Verth. Int. Ver. Limnol.*, 22: 1818-1827.
- CUSHING, C. E. & E. G. WOLF, 1982 - Organic energy budget of Rattlesnake Springs, Washington. *Am. Midl. Nat.*, 107: 404-407.
- CUSHING, C. E., C. D. MCINTIRE, K. W. CUMMINS, G. W. MINSHALL, R. C. PETERSEN, J. R. SEDELL & R. L. VANNOTE, 1983 - Relationships among chemical, physical and biological indices along a river continuum based on multivariate analyses. *Arch. Hydrobiol.*, 98 (3): 317-326.
- D'ANGELO, D. J. & J. R. WEBSTER, 1992 - Natural and constraint-induced factors influencing the breakdown of dogwood and oak leaves. *Hydrobiologia*, 237: 39-46.
- DANIEL, G. F., T. NILSSON & A. P. SINGH, 1987 - Degradation of lignocellulosics by unique tunnelforming bacteria. *Can. J. Microb.*, 33: 943-948.
- DARROW, P. O. & R. S. HOLLAND, 1989 - Influence of a collector-filterer caddisfly (*Trichoptera: Hydropsyche betteni* ROSS) on leaf processing rates in an artificial stream. *Hydrobiologia*, 174: 201-205.
- DAWSON, F. H., 1980 - The origin, composition and downstream transport of plant material in a small chalk stream. *Freshw. Biol.*, 10: 419-435.
- De La CRUZ, A. A. & H. A. POST, 1977 - Production and transport of organic matter in a woodland stream. *Arch. Hydrobiol.*, 18: 227-238.
- DENNY, P., 1987 - Mineral cycling in wetland plants. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergbn. Limnol.*, 27: 1-25.
- DUDGEON, D., 1982 - An investigation of physical and biotic processing of two species of leaf litter in Tai Po Kau Forest Stream, New Territories, Hong Kong. *Archiv. für Hydrob.*, 96: 1-32.
- EDWARDS, P. J. & S. D. WRATTEN, 1983 - Wound-induced defences in plants and their consequences for patterns of insect grazing. *Oecologia (Berlin)*, 59: 88-93.
- ELWOOD, J. W., J. D. NEWBOLD, A. F. TRIMBLE & R. 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.
- ELWOOD, J. W., J. D. NEWBOLD, R. V. O' NEILL & VAN WINKLE, 1983 - Resource spiraling: an operation paradigm for analyzing lotic ecosystems, p. 3-27. In T. D. Fontaine, III

- & S. M. Bartell [ed.] *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science, Ann Arbor, Michigan.
- FAIRCHILD, J. F. T. P. BOYLE, E. ROBINSON-WILSON & J. R. JONES, 1984 - Effects of inorganic nutrients on microbial leaf decomposition and mitigation of chemical perturbation. *J. Freshw. Ecol.*, 2: 405-416.
- FEDERLE, T. W. & J. R. VESTAL, 1980 - Lignocellulose mineralization by arctic lake sediments in response to nutrient manipulation. *Appl. Environ. Microbiol.*, 40: 32-39.
- FERREIRA, M. T., 1992 - *Estrutura e dinâmica das comunidades de macrófitos lóticos da Bacia Hidrográfica do Sorraia. Interferência dos ecossistemas agrários envolventes*. Tese de Doutorado. Univ. Técnica de Lisboa. Instituto Superior de Agronomia. 340 pp.
- FINDLAY, S., J. L. MEYER & P. J. SMITH, 1981 - Contribution of fungal biomass to the diet of freshwater isopod (*Lirceus* sp.). *Freshw. Biol.*, 16: 377-385.
- FINDLAY, S., J. L. MEYER & P. J. SMITH, 1984 - Significance of bacterial biomass in the nutrition of freshwater isopod (*Lirceus* sp.). *Oecologia (Berlin)*, 64: 38-42.
- FINDLAY, S. G., J. L. MEYER & P. J. SMITH, 1986 - Contribution of fungal biomass to the diet of a freshwater isopod (*Lirceus* sp.). *Freshw. Biol.*, 16: 377-385.
- FINDLAY, S. E. G. & T. L. ARSUFFI, 1989 - Microbial growth and detritus transformations during decomposition of leaf litter in a stream- *Freshw. Biol.*, 21: 261-269.
- FISHER, S. G. & G. E. LIKENS, 1973 - Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.*, 43 (4): 421-439.
- FISHER, S. G. & S. R. CARPENTER, 1976 - Ecosystem and macrophyte primary production of Fort River. *Hydrobiologia*, 47: 175-189.
- FISHER, S. G. & W. L. MINCKLEY, 1978 - Chemical characteristics of a desert stream in flash flood. *J. Arid Environ.*, 1: 25-33.
- FISHER, S. G., 1986 - Structure and dynamics of desert streams, p. 119-139. In W. G. Whitford [ed.]. *Pattern and Process in Desert Ecosystems*. Univ. New Mexico Press. Albuquerque.
- FISHER, S. G. & N. B. GRIMM, 1991 - Streams and disturbance: are cross-ecosystem comparisons useful?, p. 196-221 In J. Cole, G. Lovett & S. Findlay [ed.]. *Comparative Analyses of Ecosystems. Patterns, Mechanisms, and Theories*. Springer-Verlag. New York, Inc.
- FULLER, R. L. & R. J. MACKAY, 1981 - Effects of food quality on the growth of three *Hydropsyche* species (Trichoptera: Hydropsychidae). *Canadian Journal of Zoology*, 59 (6): 1133-1140.
- FULLER, R. L., J. L. ROELOFS & T. J. FRY, 1986 - The importance of algal to stream invertebrates. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 5 (4): 290-296.

- FULLER, R. L. & T. J. FRY, 1991 - The influence of temperature and food quality on the growth of *Hydropsyche betteni* (Trichoptera) and *Simulium vittatum* (Diptera). *J. Freshw. Ecology*, 6 (1): 75-86.
- GELROTH, J. V. & G. R. MARZOLF, 1978 - Primary production and leaf litter decomposition in natural and channelized portions of a Kansas stream. *Am. Midl. Nat.*, 99: 238-243.
- GESSNER, M. O., M. THOMAS, A. M. JEAN-LOUIS & E. CHAUVET, 1993 - Stable successional patterns of aquatic hyphomycetes on leaves decaying in a summer cool stream. *Mycol. Res.*, 97 (2): 163-172.
- GODSHALK, G. L. & R. G. WETZEL, 1978 - Decomposition of aquatic angiosperms. II. Particulate components. *Aquatic. Bot.*, 5: 301-327.
- GRAÇA, M. A. S., 1993 - Patterns and processes in Detritus-based stream systems. *Limnologia*, 23 (2): 107-114.
- GRAFIUS, E. & N. H. ANDERSON, 1979 - Population dynamics, bioenergetics, and the role of *Lepidostoma quercina* Ross (Trichoptera: Lepidostomatidae) in an Oregon woodland stream. *Ecology*, 60: 433-441.
- GRAY, L. J., 1981 - Species composition and life histories of aquatic insects in a lowland Sonoran Desert stream. *Am. Midl. Nat.*, 106: 229-242.
- GRAY, L. J. & J. V. WARD, 1983 - Leaf litter in streams receiving treated and untreated metal mine drainage. *Environ. Intern.*, 9: 135-138.
- GREGORY, S. V., 1983 - Plant-herbivore interactions in stream systems, p. 157-190. In J. R. Barnes & G. W. Minshall [ed.]. *Stream Ecology: application and testing of general ecological theory*. Plenum Press, New York and London.
- GRIFFITH, M. B. & S. A. PERRY, 1991 - Leaf pack processing in two Appalachian mountain streams draining catchments with different management histories. *Hydrobiologia*, 220: 247-254.
- GUPTA, A. K. & R. S. MEHROTRA, 1989 - Seasonal periodicity of aquatic fungi in tanks at Kurukshetra, India. *Hydrobiologia*, 173: 219-229.
- GURTZ, M. E. & J. B. WALLACE, 1984 - Substrate-mediated response of stream invertebrates to disturbance. *Ecology*, 65: 1556-1569.
- GURTZ, M. E. & C. M. TATE, 1988 - Hydrologic influences on leaf decomposition in a channel and adjacent bank of a gallery forest stream. *Am. Midl. Nat.*, 120: 11-21.
- HALL, R. J., C. T. DRISCOLL & G. E. LIKENS, 1987 - Importance of hydrogen ions and aluminum in regulating the structure and function of stream ecosystems: an experimental test. *Freshw. Biol.*, 18: 17-43.
- HAMMERLY, J., M. LEGUIZAMON, M. A. MAINE, D. SCHIVER & M. J. PIZARRO, 1989 - Decomposition rate of plant material in the Parana Medio River (Argentina). *Hydrobiologia*, 183: 179-184.

- HANLON, R. D., 1982 - The breakdown and decomposition of allochthonous and autochthonous plant litter in an oligotrophic lake (Llyn Frongoch). *Hydrobiologia*, 88: 281-288.
- HANSON, B. J., K. W. CUMMINS, J. R. BARNES & M. W. CARTER, 1984 - Leaf litter processing in aquatic systems: a two variable model. *Hydrobiologia*, 111: 21-29.
- HARGRAVE, B. T., 1970 - The utilization of benthic mycoflora by *Hyaella azteca* (Amphipoda). *J. Anim. Ecol.*, 39: 427-437.
- HARGRAVE, B. T., 1976 - The central role of invertebrate faeces in sediment decomposition, pp. 301-321. In J. M. Andersen & A. MacFadyen [eds.]. *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- HARMON, M. E., J. F. FRANKLIN, F. J. SWANSON, P. SOLLINS, S. V. GREGORY, J. D. LATTIN, N. H. ANDERSON, S. P. CLINE, N. G. AUMEN, J. R. SEDELL, G. W. LIENKAEMPER, K. CROMACK, Jr., & K. W. CUMMINS, 1986 - Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.*, 15: 133-302.
- HARRISON, A. F., 1971 - The inhibitory effect of oak leaf litter tannins on the growth of fungi, in relation to litter decomposition. *Soil Biol. Biochem.*, 3: 167-172.
- HAWKINS, C. P. & J. R. SEDELL, 1981 - Longitudinal and seasonal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in four Oregon streams. *Ecology*, 62 (2): 387-397.
- HAWKINS, C. P., M. L. MURPHY & N. H. ANDERSON, 1982 - Effects of canopy, substrate composition, and gradient on the structure of macroinvertebrate communities in cascade range streams of Oregon. *Ecology*, 63 (6): 1840-1856.
- HERBST, G. & S. R. REICE, 1982 - Comparative leaf litter decomposition in temporary and permanent streams in semi-arid regions of Israel. *J. Arid Envi.*, 5: 305-318.
- HILDREW, A. G., C. R. TOWNSEND, J. FRANCIS & K. FINCH, 1984 - Cellulolytic decomposition in streams of contrasting pH and its relationship with invertebrate community structure. *Freshw. Biol.*, 14: 323-328.
- HILDREW, A. G., M. K. DOBSON, A. GROOM, A. IBBOTSON, J. LANCASTER & S. D. RUNDLE, 1991 - Flow and retention in the ecology of stream invertebrates. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 1742-1747.
- HILL, B. H. & J. R. WEBSTER, 1983 - Aquatic macrophytes contribution to the New River organic matter budget, p. 273-282. In T. D. Fontaine, III & S. M. Bartell [ed.] *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science, Ann Arbor, Michigan.
- HILL, B. H. & T. J. GARDNER, 1987 - Benthic metabolism in a perennial and an intermittent Texas prairie stream. *Southw. Nat.*, 32: 305-311.
- HURYN, A. D. & J. B. WALLACE, 1987 - Production and litter processing by crayfish in an Appalachian mountain stream. *Freshw. Biol.*, 18: 277-286.

- HYNES, H. B. W., 1970 - *The ecology of running waters*. Univ. Toronto Press, Toronto. 555 pp.
- HYNES, H. B. N., 1975 - The stream and its valley. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 19:1-15.
- IVERSEN, T. M., 1974 - Ingestion and growth in *Sericostoma personatum* in relation to the nitrogen content of ingested leaves, *Oikos*, 25: 278-282.
- IVERSEN, T. M., J. THORUP & J. SKRIVER, 1982 - Inputs and transformation of allochthonous particulate organic matter in a headwater stream. *Holarctic Ecology*, 5: 10-19.
- JUNK, W. J., P. B. BAYLEY & R. E. SPARKS, 1989 - The flood pulse concept in river-floodplain systems, p.110-127. In D. P. Dodge [ed.]. *Proceeding of the International Large River Symposium*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106.
- KAUSHIK, N. K. & B. N. HYNES, 1971 - The fate of the dead leaves that fall into streams. *Arch. Hydrobiol.*, 68: 465-515.
- KEITHAN, E. D. & R. L. LOWE, 1985 - Primary productivity and spatial structure of phytolith growth in streams in the Great Smoky Mountains National Park, Tennessee. *Hydrobiologia*, 123: 59-67.
- KILLINGBECK, K. T., D. L. SMITH & G. R. MARZOLF, 1982 - Chemical changes in three leaves during decomposition in a tallgrass prairie stream. *Ecology*, 63 (2): 585-589.
- KIMMEL, W. G., D. J. MURPHY, W. E. SHARPE & D. R. DEWALLE, 1985 - Macroinvertebrate community structure and detritus processing rates in two southwestern Pennsylvania streams acidified by atmospheric deposition. *Hydrobiologia*, 124: 97-102.
- KING, J. M., J. A. DAY, B. R. DAVIES & M. P. HENSHALL-HOWARD, 1987 - Particulate organic matter in a mountain stream in the south-western Cape, South Africa. *Hydrobiologia*, 154: 165-187.
- KIRBY, J. M., J. R. WEBSTER & E. F. BENFIELD, 1983 - The role of shredders in detrital dynamics of permanent and temporary streams. pp. 425-435. In T. D. Fontaine & S. M. Bartell [eds.]. *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann. Arbor. Science, Ann Arbor, Michigan, USA.
- KNIGHT, A. W. & R. L. BOTTORFF, 1981 - The importance of riparian vegetation, pp. 160-167. In R. E. Warner & K. M. Hendrix [eds.]. *California Riparian Systems. Ecology, Conservation, and Productive Management*.
- KOSTALOS, M. & L. R. SEYMOUR, 1976 - Role of microbially enriched detritus in the nutrition of *Gammarus minus*. *Oikos*, 27: 512-516.
- KÜNKEL-WESTPHAL, I. & P. KÜNKEL, 1979 - Litter fall in a Guatemalan primary forest, with details of leaf-shedding by some common tree species. *J. Ecol.*, 67: 665-686.
- LAKE, P. S., L. A. BARMUTA, A. J. BOULTON, I. C. CAMPBELL & R. M. ST CLAIR, 1986 - Australian streams and Northern Hemisphere stream ecology: comparisons and problems. *Proc. Ecol. Aust.*, 14: 61-82.

- LAM, P. K. S. & D. DUDGEON, 1985 - Seasonal effects on litterfall in Hong Kong mixed forest. *J. Trop. Ecol.*, 1: 55-64.
- LEWIS, M. A. & S. D. GERKING, 1979 - Primary productivity in a polluted intermittent desert stream. *Am. Midl. Nat.*, 102: 172-174.
- LOCK, M. A., 1981 - River epilithon - A light and organic energy transducer. pp. 3-40. In M. A. Lock & D. D. Williams [eds.]. *Perspective in Running Water Ecology*. Plenum Press. New York, London.
- LOWE, R. L., S. W. GOLLADAY & J. R. WEBSTER, 1986 - Periphyton response to nutrient manipulation in streams draining clearcut and forest watersheds. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 5 (3): 221-229.
- LUSH, D. L. & H. B. N. HYNES, 1973 - The formation of particles in freshwater leahates of dead leaves. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 968-977.
- MACKAY, A. P., 1977 - Growth and development of larval Chironomidae. *Oikos*, 28: 270-275.
- MACKAY, R. J. & K. E. KERSEY, 1985 - A preliminary study of aquatic insect communities and leaf decomposition in acid streams near Dorset, Ontario. *Hydrobiologia*, 122: 3-11.
- MACKAY, W. P., J. Z. & W. G. WHITFORD, 1992 - Litter decomposition in a Chihuahuan desert playa. *Am Midl. Nat.*, 128 (1): 89-94.
- MAGGS, J. & C. J. PEARSON, 1977 - Litter fall and litter layer decay in coastal scrub at Sydney, Australia. *Oecologia*, 31: 239-250.
- MALTBY, L. & R. BOOTH, 1991 - The effect of coal-mine effluent on fungal assemblages and leaf breakdown. *Water Resear.*, 25: 247-250.
- MALTBY, L., 1995 - Detritus Processing. pp. 331-353. In P. Calow & G. E. Petts [eds.]. *The Rivers Handbook, vol. 1 - Hydrological and Ecological Principles*. Blackwell Science.
- MARTIN, M. M. (1979) - Biochemical implications of insect mycophagy. *Biol. Rev.*, 54: 1-21.
- MARTIN, J. S. & M. M. MARTIN, 1982 - Tannin assays in ecological studies: lack of correlation between phenolics, proanthocyanidins and protein-precipitating constituents in mature foliage of six oak species. *Oecologia (Berl.)*, 54: 205-211.
- MATTHEWS, W. J., 1988 - North American prairie streams as systems for ecological study. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 2 (4): 387-409.
- MATTINGLY, R. L., 1986 - Mass loss and qualitative change in stream-incubated fine particulate organic matter derived from leaves differing in rate of processing. *Hydrobiologia*, 135: 207-214.
- MAUFFETTE, Y. & W. C. OECHEL, 1989 - Seasonal variation in leaf chemistry of the coast live oak *Quercus agrifolia* and implications for the California oak moth *Phryganidia californica*. *Oecologia*, 79: 439-445.

- MAURICE, C. G., R. L. LOWE, T. M. BURTON & R. M. STANFORD, 1987 - Biomass and compositional changes in the periphytic community of an artificial stream in response to lowered pH. *Water, Air, and Soil Pollution*, 33: 165-177.
- MAYER, M. S. & G. E. LIKENS, 1987 - The importance of algae in a shaded headwater stream as food for an abundant caddisfly (Trichoptera). *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 6: 262-269.
- MCCULLOUGH, D. A., G. W. MINSHALL & C. E. CUSHING, 1979 - Bioenergetics of lotic filter-feeding insects *Simulium* sp. (Diptera) and *Hydropsyche occidentalis* (Trichoptera) and their function in controlling organic transport in streams. *Ecology*, 60: 585-596.
- MCDIFFETT, W. F., 1970 - The transformation of energy by a stream detritivore *Pteronarcys scotti* (Plecoptera). *Ecology*, 51: 975-988.
- MELILLO, J. M., J. D. ABER & J. F. MURATORE, 1982 - Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63: 621-626.
- MERRITT, R. W., K. W. CUMMINS & T. M. BURTON, 1984a - The role of aquatic insects in the processing and cycling of nutrients, pp. 134-163. In V. H. Resh & D. M. Rosenberg [eds]. *The ecology of aquatic insects*. Praeger Scien., New York.
- MERRITT, R. W., W. WUERTHELE & D. L. LAWSON, 1984b - The effect of leaf conditioning on the timing of litter processing on a Michigan woodland floodplain. *Can. J. Zool.*, 62: 179-182.
- MEYER, J. L. & C. JOHNSON, 1983 - The influence of elevated nitrate concentration on rate of leaf decomposition in a stream. *Freshw. Biol.*, 13: 177-183.
- MINSHALL, G. W., 1978 - Autotrophy in stream ecosystems. *BioScience*, 28: 767-771.
- MINSHALL, G. W., R. C. PETERSEN, K. W. CUMMINS, T. L. BOTT, J. R. SEDELL, C. E. CUSHING & R. L. VANNOTE, 1983 - Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. *Ecol. Monogr.*, 51: 1-25.
- MINSHALL, G. W., K. W. CUMMINS, R. C. PETERSEN, C. E. CUSHING, D. A. BRUNS, J. R. SEDELL, & R. L. VANNOTE, 1985 - Developments in stream ecosystem theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 1045-1055.
- MOLLES, M. C. Jr., 1982 - Trichopteran communities of streams associated with aspen and conifer forests: long-term structural change. *Ecology*, 63: 1-6.
- MONK, D. C., 1976 - The distribution of cellulase in freshwater invertebrates of different feeding habitats. *Freshw. Biol.*, 6: 471-475.
- MORAN, M. A., & R. E. HODSON, 1989 - Bacterial secondary production on vascular plant detritus: relationships to detritus composition and degradation rate. *Appl. Env. Microb.*, 55: 2178-2189.
- MULHOLLAND, P. J., C. T. DRISCOLL, J. W. ELWOOD, M. P. OSGOOD, A. V. PALUMBO, A. D. ROSEMOND, M. E. SMITH & C. SCHOFIELD, 1992 - Relationships between stream

- acidity and bacteria, macroinvertebrates, and fish: a comparison of north temperate and south temperate mountain streams, USA. *Hydrobiologia*, 239: 7-24.
- MURPHY, M. L., J. HEIFETZ, S. W. JOHNSON, K. V. KOSKI & J. F. THEDINGA, 1986 - Effects of clear-cut logging with and without buffer strips on juvenile salmonids in Alaskan streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1521-1533.
- MUTCH, R. A. & R. W. DAVIES, 1984 - Processing of willow leaves in two Alberta Rocky Mountain streams. *Holarctic Ecology*, 17: 171-176.
- NAIMAN, R. J., 1976 - Primary production, standing stock and export of organic matter in a Mojave Desert thermal stream. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 60-73.
- NAIMAN, R. J. & J. R. SEDELL, 1979 - Benthic organic matter as a function of stream order in Oregon. *Arch. Hydrobiol.*, 87 (4): 404-422.
- NELSON, P. O., E. COTSARIS, J. M. OADES & D. B. BURSILL, 1990 - Influence of soil clay content on dissolved organic matter in stream waters. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 41: 761-774.
- NEWBOLD, J. D., D. C. ERMAN & K. B. ROBY, 1980 - Effects of logging on macroinvertebrates in streams with and without buffer strips. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1076-1085.
- NEWBOLD, J. D., J. W. ELWOOD, R. V. O'NEIL & W. VAN WINKLE, 1981 - Measuring nutrient spiraling in streams. *Can. J. Fish. Aquatic. Sci.*, 38: 860-863.
- NICHOLS, D. S. & D. R. KEENEY, 1973 - Nitrogen and phosphorus release from decaying water milfoil. *Hydrobiologia*, 42: 509-525.
- NOEL, D. S., C. W. MARTI & C. A. FEDERER, 1986 - Effects of forest clearcutting in New England on stream macroinvertebrates and periphyton. *Env. Manag.*, 10 (5): 661-670.
- O'HOP, J., J. B. WALLACE & J. D. HAEFNER, 1984 - Production of a stream shredder, *Peltoperla maria* (Plecoptera: Peltoperlidae) in disturbed and undisturbed hardwood catchments. *Freshw. Biol.*, 14: 13-21.
- OLSON, J. S., 1963 - Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44: 322-331.
- ORMEROD, S. J., P. BOOLE, C. P. MCCAHOON, N. S. WEATHERLY, D. PASCOE & R. W. EDWARDS, 1987 - Short-term experimental acidification of a Welsh stream: comparing the biological effects of hydrogen ions and aluminum. *Freshw. Biol.*, 17: 341-356.
- OSGOOD, M. P. & C. W. BOYLEN, 1992 - Microbial leaf decomposition in adirondack streams exhibiting pH gradients. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 1916-1923.
- PALUMBO, A. V., P. J. MULHOLLAND & J. W. ELWOOD, 1987 - Microbial communities on leaf material protected from macroinvertebrate grazing in acid and circumneutral streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 1064-1070.
- PATIENCE, R. L., P. R. STERRY & J. D. THOMAS, 1983 - Changes in chemical composition of a decomposing aquatic macrophyte. *J. Chemical Ecol.*, 9 (7): 889-911.

- PAUL, R. W., Jr., E. F. BENFIELD & J. CAIRNS, Jr., 1983 - Dynamics of leaf processing in a Medium-sized river. pp. 403-423. In T. D. Fontaine & S. M. Bartell [eds.]. *Dynamics of Lotic Ecosystems*. Ann. Arbor Science Publishers. Ann Arbor, Michigan.
- PECKARSKY, B. L., 1980 - Influence of detritus upon colonization of stream invertebrates. *Can. J. Fish Aquatic. Sci.*, 37: 957-963.
- PETERSEN, R. C. & K. W. CUMMINS, 1974 - Leaf processing in a woodland stream. *Freshw. Biol.*, 4: 343-368.
- PETERSEN, R. C., 1984 - Detritus decomposition in endogenous and exogenous rivers of a tropical wetland. *Int. Ver. Theor. angew. Limnol. Verh.*, 22: 1926-1931.
- PETERSEN, R. C. JR., KENNETH W. CUMMINS & G. M. WARD, 1989 - Microbial and animal processing of detritus in a woodland stream. *Ecolog. Monog.*, 59 (1): 21-39.
- PETERSEN, R. C., L. B. M. PETERSEN & J. LACOURSIÈRE, 1992 - A building-block model for stream restoration. pp. 293-309. In P. J. Boon, P. Calow & G. E. Petts [eds.]. *River Conservation and Management*. John Wiley & Sons, Chichester.
- PETERSEN, R. Jr., K. W. CUMMINS & G. M. WARD, 1989 - Microbial and animal processing of detritus in a woodland stream. *Ecolog. Monog.*, 59 (1): 21-39.
- POWER, M. E., W. J. MATTHEWS & A. J. STEWART, 1985 - Grazing minnows, piscivorous bass and stream algae: dynamics of a strong interaction. *Ecology*, 66: 1448-1456.
- PROCHAZKA, K., B. A. STEWART & B. R. DAVIES, 1991 - Leaf litter retention and its implications for shredder distribution in two headwater streams. *Arch. Hydrobiol.*, 120 (3): 315-325.
- RABENI, C. F. & G. W. MINSHALL, 1977 - Factors affecting microdistribution of stream benthic insects. *Oikos*, 29: 33-43.
- REICE, S. R., 1974 - Environmental patchiness and the breakdown of leaf litter in a woodland stream. *Ecology*, 55: 1271-1282.
- REICE, S. R., 1977 - The role of animal associations, current velocity and sediments in lotic decomposition. *Oikos*, 29: 357-365.
- REICE, S. R., 1980 - The role of substratum in benthic macroinvertebrate microdistribution and litter decomposition in a woodland stream. *Ecology*, 61 (3): 580-590.
- REICE, S. R., R. C. WISSMAR & R. J. NAIMAN, 1990 - Disturbance regimes, resilience, and recovery of animal communities and habitats in lotic ecosystems. *Environmental Management*. 14 (5): 647-659.
- RESH, V. H., A. V. BROWN, A. P. COVICH, M. E. GURTZ, H. W. LI, G. W. MINSHALL, S. R. REICE, A. L. SHELDON, J. B. WALLACE & R. C. WISSMAR, 1988 - The role of disturbance in stream ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 7 (4): 433-455.
- RICHARDSON, J. S. & W. E. NEILL, 1991 - Indirect effects of detritus manipulations in a montane stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 776-783.

- RICHARDSON, J. S., 1991 - Seasonal food limitation of detritivores in a montane stream: an experimental test. *Ecology*, 72: 873-887.
- RICHARDSON, W. B., 1990 - A comparison of detritus processing between permanent and intermittent headwater streams. *J. Fresh. Ecol.*, 5: 341-357.
- ROBISON, E. G. & R. L. BESCHTA, 1990 - Characteristics of coarse woody debris for several coastal streams of southeast Alaska, USA. *Can. J. fish. Aquat. Sci.*, 47: 1684-1693.
- RODGERS, J. H., Jr., M. E. MCKEVITT, D. O. HAMMERLUND, K. L. DICKSON & J. CAIRNS, Jr., 1983 - Primary production and decomposition of submergent and emergent aquatic plants of two appalachian rivers. pp. 283-301. In T. D. Fontaine & S. M. Bartell [eds.]. *Dynamics of Lotic Ecosystems*. Ann. Arbor Science Publishers. Ann Arbor, Michigan.
- ROOKE, J. B., 1986 - Seasonal aspects of the invertebrate fauna of three species of plants and rock surfaces in a small stream. *Hydrobiologia*, 134: 81-87.
- ROSSET, J., F. BÄRLOCHER, J. J. OERTLI, 1982 - Decomposition of conifer needles and deciduous leaves in two Black Forest and two Swiss Jura streams. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 67: 695-711.
- ROSSI, L. & E. A. FANO, 1979 - Role of fungi in the trophic niche of the congeneric detritivores *Asellus aquaticus* and *Proasellus coxalis* (Isopoda). *Oikos*, 32: 380-385.
- ROUNICK, J. S., M. J. WINTERBOURN & G. L. LYON, 1982 - Differential utilization of allochthonous and autochthonous inputs by aquatic invertebrates in some New Zealand streams: a stable carbon isotop study. *Oikos*, 39: 191-198.
- ROUNICK, J. S. & M. J. WINTERBOURN, 1983 - Leaf processing in two contrasting beech forest streams: effects of physical and biotic factors on litter breakdown. *Archiv für Hydrobiologie*, 96: 448-474.
- SAND-JENSEN, K. & T. V. MADSEN, 1989 - Invertebrates graze submerged rooted macrophytes in lowland streams. *Oikos*, 55 (3): 420-423.
- SAND-JENSEN, K., D. BORG & E. JEPPESEN, 1989 - Biomass and oxygen dynamics of the epiphyte community in a Danish lowland stream. *Freshw. Biol.*, 22: 431-443.
- SCHEIRING, J. F., 1985 - Longitudinal and seasonal patterns of insect trophic structure in a Florida Sand-Hill stream. *J. Kansas Ent. Soc.*, 58 (2): 207-219.
- SHORT, R. A. & P. E. MASLIN, 1977 - Processing of leaf litter by a stream detritivore: effect on nutrient availability to collectors. *Ecology*, 58: 935-938.
- SHORT, R. A., S. P. CANTON & J. V. WARD, 1980 - Detrital processing and associated macroinvertebrates in a Colorado mountain stream. *Ecology*, 61 (4): 727-732.
- SHORT, R. A., S. L. SMITH, D. W. GUTHRIE, J. A. STANFORD, 1984 - Leaf litter processing rates in four Texas streams. *J. Fresh. Ecol.*, 2: 469-473.
- SINSABAUGH, R. L. III, E. F. BENFIELD, A. E. LINKINS III, 1981 - Cellulase activity associated with the decomposition of leaf litter in a woodland stream. *Oikos*, 36: 184-190.

- SINSABAUGH, R. L., A. E. LINKINS & E. F. BENFIELD, 1985 - Celulose digestion and assimilation by three leaf-shredding aquatic insects. *Ecology*, 66: 1464-1471.
- SINSABAUGH, R. L., A. E. LINKINS, 1990 - Enzymic and chemical analysis of particulate organic matter from a boreal river. *Freshw. Biol.*, 23: 301-309.
- SMITH, M. E., B. J. WYSKOWSKI, C. M. BROOKS, C. T. DRISCOLL & C. C. COSENTINI, 1990 - Relationships between acidity and benthic invertebrates of low-order woodland streams in the Adirondack Mountains, New York. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 1318-1329.
- SMOCK, L. A., G. M. METZLER & J. E. GLADDEN, 1989 - Role of debris dams in the structure and functioning of low-gradient headwater streams. *Ecology*, 70 (3): 764-775.
- SPAIN, A. V., 1984 - Litterfall and the standing crop of litter in three tropical Australian rain forests. *J. Ecol.*, 72: 947-961.
- SPEAKER, R., K. MOORE & S. GREGORY, 1984 - Analysis of the process of retention of organic matter in stream ecosystems. *Verh. Int. Vere. Limnol.*, 22: 1835-1841.
- SRIDHAR, K. R. & F. BÄRLOCHER, 1992a - Aquatic hyphomycetes in apruce roots. *Mycologia*, 84 (4): 580-584.
- SRIDHAR, K. R. & F. BÄRLOCHER, 1992b - Endophytic aquatic hyphomycetes of roots of spruce, birch and maple. *Mycol. Res.*, 96 (4): 305-308.
- STATZNER, B., 1987 - Characteristics of lotic ecosystems and consequences for future research directions, p. 365-390 In E.-D. Schulze & H. Zwölfer [ed.]. *Potentials and limitations of ecosystem analysis*. Ecological studies 61, Springer-er-Verlag, Berlin.
- STEINMAN, A. D. & C. D. McINTIRE, 1990 - Recovery of lotic periphyton communities after disturbance. *Environmental Management*, 4 (5): 589-604.
- STEWART, B.A. & B. R. DAVIES, 1990 - Allochthonous input and retention in a small mountain stream, South Africa. *Hydrobiologia*, 202: 135-146.
- STOCK, M. S. & A. K. WARD, 1989 - Establishment of a bedrock epilithic community in a small stream: microbial (algal and bacterial) metabolism and physical structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 1874-1883.
- STOUT, R. J., 1980 - Leaf decomposition rates in Costa Rican lowland tropical rainforest streams. *Biotropica*, 12: 264-272.
- STOUT, R. J., 1989 - Effects of condensed tannins on leaf processing in mid-latitude and tropical streams: a theoretical approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 1097-1106.
- SUBERKROPP, K. & M. J. KLUG, 1974 - Decomposition of deciduous leaf litter in a woodland stream. I. A scanning electron microscopic study. *Microbial. Ecol.*, 1: 96-103.
- SUBERKROPP, K. & M. J. KLUG, 1976 - Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream. *Ecology*, 57: 707-719.

- SUBERKROPP, K., G. L. GODSHALK & M. J. KLUG, 1976 - Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology*, 57: 720-727.
- SUBERKROPP, K. & M. J. KLUG, 1980 - The maceration of deciduous leaf litter by aquatic hyphomycetes. *Can. J. Bot.*, 58: 1025-1031.
- SUBERKROPP, K., T. L. ARSUFFI & J. P. ANDERSON, 1983 - Comparison of degradative ability, enzymatic activity, and palatability of aquatic hyphomycetes grown on leaf litter. *App. Environm. Microbiology*, 46: 237-244.
- SUBERKROPP, K. & T. L. ARSUFFI, 1984 - Degradation, growth, and changes in palatability of leaves colonized by six aquatic hyphomycete species. *Mycologia*, 76 (3): 398-407.
- SUBERKROPP, K., M. O. GESSNER & E. CHAUVET, 1993 - Comparison of ATP and Ergosterol as indicators of fungal biomass associated with decomposing leaves in streams. *App. Environm. Microbiology*, 59 (10): 3367-3372.
- SUMNER, W. T. & S. G. FISHER, 1979 - Periphyton production in Fort River, Massachusetts. *Freshw. Biol.*, 9: 205-212.
- SUREN, A. M. & P. S. LAKE, 1989 - Edibility of fresh and decomposing macrophytes to three species of freshwater invertebrate herbivores. *Hydrobiologia*, 178: 165-178.
- TANK, J. L., J. R. WEBSTER & E. F. BENFIELD, 1993 - Microbial respiration on decaying leaves and sticks in a southern Appalachian stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 12 (4): 394-405.
- TATE, C. M. & M. E. GURTZ, 1986 - Comparison of mass loss, nutrients, and invertebrates associated with elm leaf litter decomposition in perennial and intermittent reaches of tallgrass prairie streams. *Southw. Natu.*, 31: 511-520.
- TAYLOR, B. R., D. PARKINSON & W. F. J. PARSONS, 1989 - Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology*, 70 (1): 97-104.
- THOMPSON, P. L. & F. BÄRLOCHER, 1989 - Effect of pH on leaf breakdown in streams and in the laboratory. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 8 (3): 203-210.
- TOWNS, D. R., 1985 - Limnological characteristics of a south australian intermittent stream, Brown Hill Creek. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 36: 821-837.
- TOWNSEND, C. R., A. G. HILDREW & J. FRANCIS, 1983 - Community structure in some southern English streams: the influence of physicochemical factors. *Freshw. Biol.*, 13: 521-544.
- TOWNSEND, C. R. & A. G. HILDREW, 1984 - Longitudinal pattern in detritivore communities of acid streams - a consideration of alternative hypotheses -. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 1267-1271.
- TRAAEN, T. S., 1980 - Effects of acidity on decomposition of organic matter in aquatic environments. pp. 340-341, In D. Drablos & a. Tollan [eds.]. *Ecological impact of acid precipitation*. SNSF Project, Oslo, Norway.

- TRÉMOLIÈRES, M. & R. CARBIENER, 1981 - Aspects de l'impact de litières forestières sur desécosystèmes aquatiques. I-L'effet désoxygénant de systèmes polyphénoloxydases-polyphénols. *Acta Oecologia*, 2: 199-212.
- TRISKA, F. J. & K. CROMACK, 1980 - The role of wood debris in forest and streams, pp. 171-189. In R. H. Waring [ed.]. *Forest: fresh perspective from ecosystem analysis*. Proc. 40th Ann. Biol. Coll. Oregon State Univ. Press, Corvallis, USA.
- TRISKA, F. J., J. R. SEDELL & S. V. GREGORY, 1982 - Coniferous forest streams, pp. 292-332. In R. L. Edmonds [ed.]. *Analysis of coniferous forest ecosystems in the western United States*. US/IBS Synthesis Series 14. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg, PA.
- TSCHAPLINSKI, P. J. & G. F. HARTMAN, 1983 - Winter distribution of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) before and after logging in Carnation Creek, British Columbia, and some implications for overwinter survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 452-461.
- VANNOTE, R. L., G.W. MINSHALL, K. W. CUMMINS, J. R. SEDELL & C. E. CUSHING, 1980 - The river continuum concept. *Can. J. Fish Aquatic Sci.*, 37: 130-137.
- WALLACE, J. B., J. R. WEBSTER & W. R. WOODALL, 1977 - The role of filter feeders in flowing waters. *Archiv. Hydrobi.*, 79: 506-532.
- WALLACE, J. B., J. R. WEBSTER & T. F. CUFFNEY, 1982 - Stream detritus dynamics: regulation by invertebrate consumers. *Oecologia (Berlin)*, 53: 197-200.
- WALLACE, J. B. & M. E. GURTZ, 1986 - Response of *Baetis* mayflies (Ephemeroptera) to catchment logging. *Am. Midl. Nat.*, 115: 25-41.
- WALLACE, J. B., D. S. VOGEL & T. F. CUFFNEY, 1986 - Recovery of a headwater stream from an insecticide-induced community disturbance. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 5 (2): 115-126.
- WALLACE, J. B., 1990 - Recovery of lotic macroinvertebrate communities from disturbance. *Environmental Management*, 14 (5): 605-620.
- WALTER, K. H. & L. A. SMOCK, 1991 - Cellulase activity of leaf litter and stream-dwelling, shredder macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, 220: 29-35.
- WARD, G. M. & K. W. CUMMINS, 1979 - Effects of food quality on growth of a stream detritivore, *Paratendipes albimanus* (Meigen) (Diptera: Chironomidae). *Ecology*, 60: 57-64.
- WARD, G. M., 1984 - Size distribution and lignin content of fine particulate organic matter (FPOM) from microbially processed leaves in an artificial stream. *Verh. Int. Vereinig. Ther. Ang. Limnol.*, 22: 1893-1898.
- WARD, G. M. & N. G. AUMEN, 1986 - Woody debris as a source of fine particulate organic matter in coniferous forest stream ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1635-1642.

- WARD, G. M., 1986 - Lignin and cellulose content of benthic fine particulate organic matter (FPOM) in Oregon Cascade Mountain streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 5 (2): 127-139.
- WEBSTER, J. R. & B. C. PATTEN, 1979 - Effects of Watershed perturbation on stream Potassium and Calcium dynamics. *Ecol. Monogr.*, 19: 51-72.
- WEBSTER, J. R., E. F. BENFIELD & J. CAIRNS, 1979 - Model predictions of effects of impoundment on particulate organic matter transport in a river system, p. 339-363. In J. V. Ward & J. A. Stanford [ed.]. *The Ecology of Regulated Streams*. Plenum Publishing Corporation.
- WEBSTER, J. R. & J. B. WAIDE, 1982 - Effects of forest clearcutting on leaf breakdown in a southern Appalachian stream. *Freshw. Biol.*, 12: 331-344.
- WEBSTER, J. R., 1983 - The role of benthic macroinvertebrates in detritus dynamics of streams: a computer simulation. *Ecol. Monogr.*, 53 (4): 383-404.
- WEBSTER, J. R., M. E. GURTZ, J. J. HAINS, J. L. MEYER, W. T. SWANK, J. B. WAIDE & J. B. WALLACE, 1983 - Stability of stream ecosystems. pp. 355-394. In J. B. Barnes & G. W. Minshall [eds.]. *Stream Ecology: Application and Testing of General Ecological Theory*. Plenum Press, New York.
- WEBSTER J. R. & E. F. BENFIELD, 1986 - Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17: 567-594.
- WESTLAKE, D. F., 1975 - Macrophytes, p. 106-127. In B. A. Whitton [ed.]. *River Ecology. Studies in Ecology*. Vol. 2. Blackwell Scientific Publications Oxford.
- WESTLAKE, D. F., M. S. ADAMS, M. E. BLINDOSS, G. G. GRAF, G. C. GERLOFF, U. T. HAMMER, P. JAVORNICKY, J. F. KOONCE, A. F. MARKER, M. D. McCRAKEN, B. MOSS, A. NAUWERK, I. L. PYRINA, J. A. STEEL, M. TILZER & C. J. WALTERS, 1980 - Primary production, p. 141-246. In Le Cren & R. H. Lowe Mcconnell [ed.]. *The Functioning of Freshwater Ecosystems*. International Biological Programme, nº 22. Cambridge Univ. Press Cambridge.
- WETZEL, R. G., 1983 - *Limnology*. 2nd ed. Saunders College. Publishing, USA. 767 pp.
- WETZEL, R. G., 1988 - Water as an environment for plant life, p. 1-30. In J. J. Symoens [ed.]. *Vegetation of Inland Waters*. Handbook of Vegetation Science nº15, Vol. 1. Kluwer Academic Publ. Dordrecht.
- WHITE, D. C. & R. H. FINDLAY, 1988 - Biochemical markers for measurement of predation effects on the biomass, community structure, nutritional status, and metabolic activity of microbial biofilms. *Hydrobiologia*, 159: 119-132.
- WHITTON, B. A., 1975 - Algae, pp. 355-395 In B. A. Whitton [ed.]. *River Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- WIEDER, R. K. & G. E. LANG, 1982 - A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology*, 63 (6): 1636-1642.

- WILEY, M. J., L. L. OSBORNE & R. W. LARIMORE, 1990 - Longitudinal structure of an agricultural prairie river system and its relationship to current stream ecosystem theory. *Can J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 373-385.
- WILHM, J., J. COOPER & H. HAMMINGA, 1978 - Species composition, diversity biomass and chlorophyll of periphyton in Greasy creek, Red Rock creek, and the Arkansas river, Oklahoma. *Hydrobiologia*, 57 (1): 17-23.
- WILLIAMS, D. D. & H. B. N. HYNES, 1976 - The ecology of temporary streams. I - The fauna of two Canadian streams. *Int. Rev. Gesamten. Hydrobiol.*, 62: 761-787.
- WILLIAMS, D. D. & H. B. N. HYNES, 1977 - The ecology of temporary streams II. General remarks on temporary streams. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 62 (1): 53-61.
- WILZBACH, M. A. & J. D. HALL, 1985 - Prey availability and foraging behavior of cutthroat trout in open and forested sections of stream. *Verh. Int. Vere. Limnol.*, 22: 2516-2522.
- WINTERBOURN, M. J., 1976 - Fluxes of litter falling into a small beech forest stream. *N. Z. J. mar. Freshw. Res.*, 10: 399-416.
- WINTERBOURN, M. J., J. S. ROUNICK & B. COWIE, 1981 - Are New Zealand stream ecosystems really different ?. *New Zeal. Jour. Mari. Fresh. Res.*, 15: 321-328.
- WINTERBOURN, M. J. G. HILDREW & A. BOX, 1985 - Structure and grazing of stone surface organic layers in some acid streams of southern England. *Freshw. Biol.*, 15: 363-374.
- WOTTON, R. S., 1980 - Coprophagy as an economic feeding tactic in blackfly larvae. *Oikos*, 34: 282-286.
- YOUNG, S. A., W. P. KOVALEK & K. A. DEL SIGNORE, 1978 - Distance travelled by autumn-shed leaves introduced into a woodland stream. *Am. Midland Naturalist*, 100: 217-222.