

ECOSISTEMI

Il termine "ECOSISTEMA" è stato coniato nel 1935 dal biologo Tansley, ma il concetto che questa parola esprime è molto più antico, e per esprimerlo sono stati usati termini diversi, quali Naturcomplex, Microcosmo, Biosistema, Biocenosi ecc.

Una buona definizione di ecosistema è la seguente: **insieme degli organismi che formano una comunità e delle caratteristiche fisiche che determinano le condizioni ambientali e che di conseguenza determinano la complessità e l'organizzazione di una comunità.**

E.P. Odum,(1959) definisce più precisamente ecosistema: **ogni area che include organismi viventi e sostanze abiotiche che interagiscono per produrre uno scambio di materiali tra la parte vivente e la parte non vivente.**

Da questa semplice ed empirica definizione derivano due importanti caratteristiche :

- 1- Il concetto di ecosistema può essere applicato a tutti i livelli, per questo una goccia d'acqua abitata da una popolazione di protozoi costituisce un ecosistema così come una foresta tropicale o addirittura l'intero pianeta.
- 2- L'interdipendenza tra le caratteristiche biotiche ed abiotiche dell'ecosistema, interdipendenza che ci porta a considerare la capacità di una componente di condizionare l'altra componente. In altri termini ciò equivale a dire che un ecosistema è sempre un sistema termodinamicamente aperto, ossia scambia continuamente energia e materia con l'esterno.

Alla base di una definizione razionale di ecosistema sta l'osservazione che nessun organismo vive nell'isolamento, bensì è in relazione sia con l'ambiente fisico-chimico che lo circonda sia con altri esseri viventi. Da una parte queste interazioni sono necessarie per la stessa sopravvivenza e riproduzione, in quanto ogni organismo è soggetto a deperimento ove non provveda, mediante il nutrimento, a mantenere funzionante la sua complicata organizzazione interna. Dall'altra ogni essere vivente, essendo oltre che soggetto attivo anche soggetto passivo di queste interazioni, trova proprio in esse un limite alla capacità di sopravvivere e riprodursi. Tale capacità non è indefinita ma funzione sia delle proprietà fisico-chimiche dell'ambiente circostante (*fattori abiotici*) sia della natura ed abbondanza degli altri organismi che si trovano nel medesimo ambiente (*fattori biotici*).

Lo studio scientifico di un ecosistema non si ferma alla semplice elencazione dei suoi componenti, ma va oltre soprattutto nella individuazione delle connessioni esistenti tra loro. Tali connessioni riguardano soprattutto la definizione del flusso di materia e di energia che attraversano l'ecosistema.

- **Flussi di energia.** I vari organismi della comunità sono visti come comparti che accumulano energia e trasformano energia. Se produttori primari, ricevono energia solare, la fissano con la fotosintesi, la passano agli erbivori, se eterotrofi, ricevono energia da altri organismi e la passano ai carnivori (ricordi il primo principio della termodinamica?). Tutti gli organismi perdono energia sotto forma di calore perché respirano. L'energia fluisce attraverso i componenti della comunità una sola o comunque un numero limitato di volte, perché si dissipa nei processi metabolici (ricordi il secondo principio della termodinamica?) . Solo il continuo flusso di energia dal sole permette il funzionamento ininterrotto di un ecosistema.
- **Flussi di materia.** La comunità ecologica è vista come un insieme di comparti che accumulano determinati elementi o composti chimici (azoto, fosforo, carbonio, composti tossici, ecc.), ricevendoli da e cedendoli ad altri comparti. A differenza dell'energia la stessa molecola può essere riciclata molte volte attraverso lo stesso comparto. Infatti non c'è dissipazione (la materia non si crea e non si distrugge!) e d'altra parte il processo di decomposizione garantisce che i produttori primari possano assorbire più volte le stesse molecole inorganiche.

Struttura degli ecosistemi

Nonostante la grande diversità degli ecosistemi esistenti sulla terra, ci sono tuttavia alcune caratteristiche basilari comuni a tutti gli ecosistemi. La prima osservazione è che l'attività biologica degli organismi di una comunità richiede energia e che tale energia deve in ultima analisi provenire dall'esterno e dunque non può essere di origine biologica, perché per definizione tutte le interazioni biologiche sono all'interno dell'ecosistema. La

seconda osservazione è che ogni organismo necessita per vivere, crescere o riprodursi di elementi o composti chimici (essi vengono chiamati *nutrienti*). Alcuni elementi come il carbonio, l'ossigeno, l'idrogeno, l'azoto e il fosforo sono necessari in grandi quantità (Macronutrienti). Altri come il ferro, il rame, il cloro e lo iodio sono necessari in piccole quantità o tracce (Micronutrienti).

Devono perciò esistere in ogni ecosistema degli organismi che siano in grado di catturare l'energia proveniente dall'ambiente esterno e di usarla per sintetizzare le complesse molecole organiche che costituiscono la **biomassa**, ossia la materia organica, ad esempio fissando l'energia luminosa e utilizzando nutrienti provenienti dall'ambiente non vivente (aria, acqua, suolo). Tali organismi si dicono **autotrofi** (cioè che si nutrono da sé) o **produttori primari**; ovviamente tra di essi quelli più importanti sono in genere le piante verdi che per mezzo della fotosintesi clorofilliana sono capaci di sfruttare la radiazione solare. Il termine produttori primari si riferisce al fatto che le piante sono in grado di *produrre biomassa viva* in maniera primaria, partendo cioè da sostanze inorganiche e utilizzando l'energia solare.

Le molecole organiche sintetizzate dagli autotrofi sono complesse e non si decompongono facilmente neanche una volta che gli autotrofi siano morti; perciò in ogni ecosistema si avrebbe un progressivo accumulo di sostanze organiche e un impoverimento delle sorgenti di sostanze inorganiche se non esistessero organismi **decompositori**, che sono capaci di degradare le molecole organiche complesse contenute negli organismi morti e di liberare sostanze nutritive inorganiche. I decompositori sono per lo più batteri o funghi. In teoria un ecosistema costituito da soli autotrofi e decompositori potrebbe forse sussistere. Di fatto in tutti gli ecosistemi esiste una terza componente la cui attività consiste nella trasformazione di sostanze organiche (prelevate da altri esseri morti o viventi) in altre sostanze organiche. Gli organismi di questo tipo si dicono **consumatori** e insieme ai decompositori costituiscono la parte **eterotrofa** (cioè che si nutre di altri) di un comunità. Gli eterotrofi vengono anche chiamati **produttori secondari**, perché producono biomassa viva a partire da altra biomassa, viva o morta. I consumatori sono probabilmente la componente più diversificata funzionalmente, in quanto comprendono carnivori ed erbivori, grossi e piccoli predatori, divoratori di carogne, detritivori, parassiti e, quando c'è (ma c'è quasi sempre ormai), anche l'uomo. Questo è il motivo per cui all'interno di un ecosistema coesistono due diversi livelli di rapporti trofici: una catena di Pascolo, formata dai consumatori primari, secondari ecc. ed una catena di detrito, in cui compaiono i decompositori che si occupano del riciclo della materia organica.

Componente autotrofa e componente eterotrofa sono a volte separate almeno parzialmente nello spazio e nel tempo. Nello spazio, perché l'energia luminosa è ovviamente più disponibile negli strati alti di un ecosistema. Nel tempo, perché parte delle sostanze prodotte dagli autotrofi possono essere consumate o decomposte anche dopo un lungo intervallo temporale. Nonostante questa possibile separazione, le interazioni tra produttori, decompositori e consumatori sono comunque molto strette e i tre tipi di organismi non mancano mai qualunque sia l'ecosistema, terrestre, marino o di acqua dolce.

FLUSSO DI ENERGIA NEGLI ECOSISTEMI

Dal punto di vista strettamente termodinamico un ecosistema è un esempio di sistema aperto, ossia di un sistema che scambia continuamente energia e materia con l'esterno. Attraverso il nutrimento l'energia fluisce nelle varie componenti dell'ecosistema, così come fluisce anche la materia.

Senza il continuo flusso di energia dal sole non sarebbe possibile la vita, i movimenti dell'aria e dell'acqua ed eventi di natura geologica come ad esempio la formazione di alcuni tipi di rocce (pensa alle rocce sedimentarie organogene e chimiche, o alle rocce detritiche).

La quantità di energia solare che raggiunge la superficie terrestre è immensa, ed è stata valutata in media in 3400 Kcal/m²/die. Di questa energia solo il 5%, pari a 170 Kcal/m²/die viene immagazzinata in composti organici ad opera della fotosintesi condotta dai vegetali autotrofi. Questa quantità di energia organica viene definita come **Produttività Primaria Lorda (P.P.L.)**. Naturalmente una parte di tale energia viene utilizzata dagli organismi fotosintetizzanti e solo una parte è resa disponibile per gli erbivori. Tale quantità di energia disponibile per gli erbivori viene indicata come **Produttività Primaria Netta (P.P.N.)**. Anche gli erbivori, nel momento in cui si alimentano utilizzano parte dell'energia per le proprie necessità e mettono a disposizione dei carnivori la parte di energia eccedente.

Produzione primaria

Il processo di fotosintesi clorofilliana è fondamentale per l'esistenza della materia vivente sulla terra. Esso permette di trasferire il carbonio dalla sua forma ossidata, l'anidride carbonica CO_2 , presente nell'atmosfera, alla sua forma ridotta (carboidrati), presente nei tessuti delle piante, le quali costituiscono in peso più del 99% della materia vivente sulla nostra terra. A questo proposito si tenga presente che le molecole biologiche, essenzialmente costituite da C, H, N, O, P e S, sono caratterizzate da legami relativamente deboli, o, come si dice, ridotti, cioè ricchi di elettroni. Secondo le leggi della termodinamica le reazioni chimiche procedono spontaneamente verso situazioni di minore energia libera, caratterizzate da forti legami chimici e da massimo disordine. La materia vivente è in un certo senso una contraddizione a queste leggi in quanto le molecole degli organismi viventi continuano ad esistere in presenza di un forte agente ossidante come l'ossigeno atmosferico che tende ad acquisire elettroni. L'evoluzione verso una situazione di equilibrio termodinamico comporterebbe la formazione di CO_2 , H_2O e NO_3^- . In effetti questo è proprio quello che succede quando gli organismi muoiono. Le piante, per mantenersi vive, devono continuamente processare l'energia che viene dal sole per rimanere in una situazione di non equilibrio termodinamico caratterizzato da strutture altamente ordinate tenute insieme da deboli legami chimici. La fotosintesi avviene nei cloroplasti delle cellule delle foglie delle piante verdi. La fotosintesi è resa possibile da un pigmento, la clorofilla, che assorbe l'energia solare, specialmente le lunghezze d'onda rosse e blu, e la trasferisce a diverse reazioni chimiche, che comportano l'utilizzo di alcuni specifici enzimi. Questi enzimi permettono da una parte di spezzare le molecole d'acqua e di rilasciare ossigeno nell'atmosfera, dall'altra di utilizzare idrogeno e anidride carbonica per costruire molecole di carboidrati. In forma semplificata possiamo riassumere la fotosintesi nella maniera seguente



Perché la reazione di fotosintesi abbia luogo, occorre pertanto che l'organismo autotrofo assorba acqua e anidride carbonica dall'ambiente circostante e le trasformi, grazie alla clorofilla e ad alcuni enzimi, in carboidrati e ossigeno (restituito all'atmosfera).

Per mantenere le complesse molecole biologiche che ne costituiscono i tessuti le piante, come tutti gli esseri viventi, devono spendere parte dell'energia che hanno accumulato. Questi processi vengono chiamati metabolici e comportano la perdita di energia sotto forma di calore

La respirazione è proprio l'opposto della fotosintesi e, in forma semplificata, possiamo scrivere che è data da $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{H}_2\text{O} + 6\text{CO}_2 + \text{energia}$

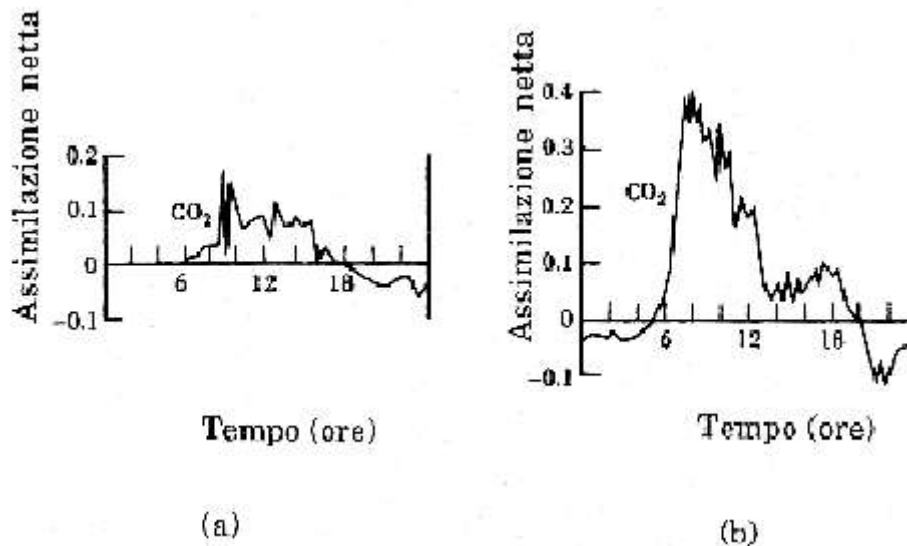
I carboidrati vengono pertanto "bruciati" grazie all'ossigeno presente nell'ambiente e per opera di alcuni enzimi metabolici, con il risultato di un rilascio di anidride carbonica, acqua e calore nell'ambiente.

Naturalmente l'accumulo di materia vivente nelle piante (cioè la produzione primaria) è possibile perché la fotosintesi e la respirazione non si compensano, ovvero l'energia catturata attraverso il processo di fotosintesi è maggiore dell'energia persa col processo di respirazione. E questo nonostante che di notte avvenga solo la respirazione. La differenza di energia viene immagazzinata come tessuto vegetale che, tra l'altro, costituisce il cibo per gli erbivori (secondo livello della catena alimentare) e rende quindi possibile il trasferimento di energia agli organismi eterotrofi. Più precisamente, con riferimento ad un determinato lasso di tempo, si definisce

Produzione primaria lorda (PPL) = energia acquisita con la fotosintesi

Produzione primaria netta (PPN) = PPL - energia persa con la respirazione

La misura delle produzioni primarie, sia lorda sia netta, costituisce un argomento di grande importanza, in quanto permette di capire su quale flusso di energia possa contare un determinato ecosistema ai fini del proprio funzionamento. I metodi sono parecchi e differiscono a seconda dell'ecosistema considerato. Negli ambienti terrestri il più usato è quello che consiste nel misurare i cambiamenti nella concentrazione di CO_2 nell'aria attorno ad una pianta. A puro titolo di esempio si consideri la seguente immagine:



Essa mostra il risultato di misure di questo tipo per un abete di Douglas in un giorno primaverile e in un giorno estivo. Si noti che ovviamente di notte il flusso di CO₂ è negativo, perchè è operante solo la respirazione. La misura del flusso di CO₂ di giorno è indicativo della produzione primaria netta, in quanto sia la fotosintesi sia la respirazione sono presenti. Le misure notturne permettono di valutare l'energia persa per sola respirazione e di risalire quindi alla produzione primaria lorda. Da notare anche l'influenza dell'intensità luminosa e della temperatura.

Negli ambienti acquatici il metodo di gran lunga più usato per misurare la produzione primaria è quello che rileva le variazioni delle concentrazioni di ossigeno. Infatti, mentre nell'atmosfera l'ossigeno è presente in quantità enormi e i processi di fotosintesi e di respirazione non sono in grado di farne variare apprezzabilmente la concentrazione, non così è nell'acqua dove le concentrazioni di ossigeno disciolto sono estremamente basse e possono venire influenzate in modo rilevante dalla fotosintesi di alghe e piante acquatiche e dalla respirazione degli organismi acquatici, siano essi vegetali o animali. L'idea perciò è di misurare i flussi di ossigeno sapendo che la produzione di 6 moli di ossigeno nel processo fotosintetico equivale all'assorbimento di 709 kcal. In pratica si utilizza il cosiddetto *metodo delle bottiglie chiare e scure*. Ad una certa profondità vengono presi campioni d'acqua contenenti fitoplankton e viene misurata la concentrazione di ossigeno. Tali campioni vengono poi immediatamente sigillati in bottiglie chiare e scure e risospesi alla medesima profondità (cioè con le medesime condizioni di temperatura e di intensità luminosa). Nelle bottiglie chiare avviene ovviamente sia la fotosintesi sia la respirazione, in quelle scure solo la respirazione. Dopo un certo tempo le bottiglie vengono recuperate e si misura la variazione della concentrazione di ossigeno avvenuta. Il cambiamento di concentrazione di ossigeno nelle bottiglie chiare fornisce una misura della produzione netta, non del tutto precisa in quanto include la respirazione anche di batteri e zooplankton (eventuali organismi più grossi vengono di solito eliminati!); il cambiamento di concentrazione nella bottiglia scura fornisce una misura della respirazione delle alghe, dei batteri e dello zooplankton. Sommando la produzione netta calcolata dalla bottiglia chiara alla respirazione calcolata dalla bottiglia scura si ottiene la produzione primaria lorda, stimata con buona precisione perchè le due respirazioni, nella bottiglia chiara e in quella scura, anche se non riferite solo ai produttori primari, si elidono reciprocamente. Con questi metodi di stima della produzione primaria è possibile stabilire come varia la PPN a seconda dei diversi tipi di vegetazione presenti nelle varie parti del nostro pianeta. La Tab. 1 riporta alcuni dati medi a questo proposito affiancandoli ai valori di biomassa. È interessante notare come la PPN in ambiente terrestre raggiunga i suoi valori massimi nella foresta pluviale tropicale e vada decrescendo progressivamente verso i poli. Tuttavia le praterie e le tundre sono meno produttive delle foreste presenti alle medesime latitudini. La produzione primaria dell'oceano aperto è molto bassa, paragonabile a quella della tundra artica e dei deserti, ma le zone di mare prossime alla terraferma, e in particolare estuari e lagune, possono essere molto produttive, più del terreno coltivato. Si noti però che l'oceano aperto ha il più alto rapporto tra PPN e biomassa che la produce: il fitoplankton infatti non ha strutture di sostegno e tutta la biomassa concorre al processo di fotosintesi

Tabella 1: Produttività primaria netta (in grammi di peso secco per metro quadrato e per anno) di alcuni tipi di vegetazione e relativa biomassa per unità di area (in grammi per metro quadrato). Dati tratti da Krebs (1972).

Tipo di vegetazione	PPN	Biomassa
Tundra artica	100	500
Tundra a cespugli nani	250	2800
Taiga settentrionale	450	10000
Taiga intermedia	700	26000
Taiga meridionale	850	33000
Faggete	1300	37000
Querceti	900	40000
Steppe temperate	1120	2500
Steppe aride	420	1000
Deserti a cespugli nani	122	430
Deserti subtropicali	250	600
Foreste subtropicali	2450	41000
Savane aride	730	2680
Savane	1200	6660
Foreste pluviali tropicali	3250	50000
Mangrovie	930	12730
Oceano aperto	125	3
Piattaforma continentale	350	10
Terreno agricolo	650	1000

È interessante notare come la produzione primaria netta per unità di area negli ecosistemi marini è decisamente inferiore a quella degli ecosistemi terrestri, ma, a causa della maggiore estensione dei mari rispetto alla terraferma, la PPN totale è di poco inferiore a quella degli ecosistemi terrestri. Ci si può chiedere qual è l'efficienza delle piante nel catturare l'energia solare mediante il processo di fotosintesi clorofilliana. Estremamente bassa, solo lo 0.15% della radiazione incidente utile è accumulato nella biomassa delle piante! Che cosa determina i diversi valori di produzione primaria che caratterizzano i diversi ecosistemi? Nonostante che l'energia immagazzinata nelle piante sia in definitiva quella fornita dal sole, non è in generale la luce ad essere il fattore limitante che controlla la produzione primaria. Se così fosse, i mari tropicali dovrebbero essere massimamente produttivi e quelli polari estremamente improduttivi. Ad esempio il Mar dei Sargassi ha una PPN molto bassa, mentre l'Oceano Antartico è la regione oceanica più produttiva. Il fatto è che per produrre biomassa vegetale non basta energia. In primo luogo il processo di fotosintesi clorofilliana ha bisogno di acqua, che è decisamente deficiente in alcuni climi caratterizzati da grande intensità della radiazione solare (pensa alle zone desertiche o predesertiche). Ma in più ci vogliono tutta una serie di elementi o composti che non possono venire acquisiti con la fotosintesi (la quale, ricordiamoci, fornisce alla pianta C, H, O) e che sono mattoni fondamentali della materia vivente. I principali elementi che le piante devono procurarsi assorbendoli dal suolo, dall'atmosfera o, se acquatiche, dall'acqua sono azoto, fosforo e zolfo. Altri elementi come silicio o ferro o manganese sono importanti, ma di solito non costituiscono quantitativamente una parte rilevante della biomassa e sono presenti nell'ambiente in quantità sufficienti ai bisogni dei produttori primari.

Produzione secondaria

Mentre le piante sono in grado di procurarsi energia col processo di fotosintesi clorofilliana, gli altri organismi (eterotrofi) devono provvedere a questa necessità ingerendo biomassa, viva o morta. I cammini che l'energia (e anche la materia) segue una volta che il cibo è assunto da un organismo consumatore sono riassunti nella Fig. 5. In primo luogo non tutto il cibo ingerito può essere digerito ed assimilato. Molti animali predatori ingeriscono le loro prede intere, ma naturalmente peli, ossa, piume, cartilagini non vengono digeriti, bensì o vengono rigurgitati o finiscono nelle feci. Analogamente cellulosa e lignina non sono digerite dagli erbivori e anche una buona parte della materia organica morta utilizzata dai detritivori è inassimilabile. Tuttavia il flusso di biomassa scartata (egestione) è di solito frammentato meccanicamente ad ogni passaggio attraverso diversi organismi della catena di detrito e quindi reso disponibile a detritivori sempre più specializzati. Dell'energia che viene assimilata una

parte viene subito spesa per mantenere gli organismi eterotrofi funzionanti, cioè viene impiegata sia nei processi metabolici di base (mantenere l'organismo vivo) sia in quelli che servono a compiere le attività fondamentali: procurarsi il cibo, crescere e riprodursi. Nella Fig. 5 questo flusso di energia è stato indicato come respirazione, perché è questo processo di ossidazione, già discusso per i produttori primari, che fornisce l'energia per il metabolismo. Una buona parte di quest'energia poi, come in tutti i processi termodinamici, si disperde nell'ambiente sotto forma di calore. Inoltre la biomassa ingerita dagli eterotrofi contiene proteine, le quali sono particolarmente ricche di azoto. L'azoto in eccesso rispetto alle necessità degli organismi deve venire escreto, di solito in forma organica: ammoniacale nella maggior parte degli organismi acquatici, urea e acido urico in quelli terrestri. L'escrezione rappresenta un altro flusso di energia in uscita che viene sottratti all'energia assimilata. Come l'egestione così l'escrezione può però venire utilizzata da microorganismi specializzati e quindi, nel bilancio generale dell'ecosistema, questa forma di energia non va persa completamente.

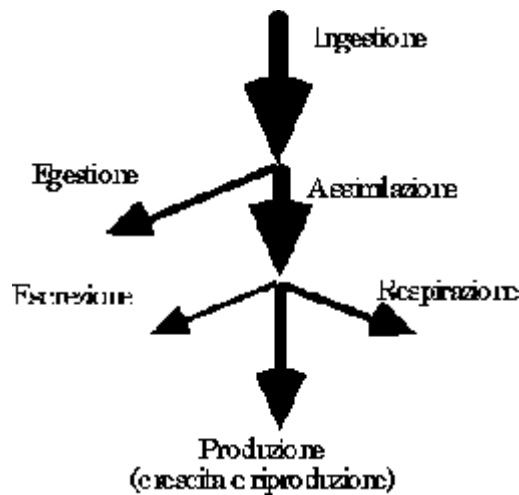


Figura 5: Ripartizione dell'energia ingerita da un produttore secondario

Finalmente l'energia assimilata che non viene perduta nei processi di respirazione e di escrezione serve a costruire nuova biomassa viva o sotto forma di crescita dei tessuti dell'organismo che stiamo considerando o sotto forma di produzione di nuovi organismi (riproduzione). Il flusso di energia che viene assimilata dagli eterotrofi viene anche indicato come **produzione secondaria lorda (P.S.L)**, mentre la produzione lorda diminuita dei flussi dovuti alla respirazione e alla escrezione viene chiamata **produzione secondaria netta. (P.S.N)** Parte della produzione netta va a rimpiazzare la biomassa che muore. Perciò, per calcolare la produzione secondaria netta, si può utilizzare, come per la produzione primaria, il metodo del bilancio delle biomasse pur di ricordarsi che alla differenza tra le biomasse vive all'inizio e alla fine del periodo considerato va aggiunta la biomassa totale morta durante tale periodo. L'efficienza energetica della trasformazione PSL→PSN è in genere molto bassa, e si aggira sul 10%, essendo gli animali mobili e dotati di un metabolismo molto più complesso di quello delle piante. È molto bassa per gli animali a sangue caldo (omeotermi) che devono spendere una buona parte dell'energia assimilata per regolare la propria temperatura corporea. Tra gli animali a sangue freddo (pecilotermi) è più alta in quelli acquatici, probabilmente poiché la temperatura del mezzo in cui vivono è meno soggetta a brusche variazioni e quindi l'incapacità di regolare la temperatura corporea non è un inconveniente così rilevante come per i pecilotermi terrestri. In definitiva possiamo dire che dell'energia ingerita ad un certo livello trofico solo una piccola percentuale viene immagazzinata come biomassa viva ed è disponibile per venire ingerita nel livello trofico successivo della catena di pascolo. Non va però trascurato che una buona parte dell'energia di scarto finisce nelle catene di detrito. Questo aspetto ha ricevuto fino a non molti anni fa scarsa attenzione, mentre più recentemente è divenuto chiaro che il ruolo del sistema di detrito, in termini di produzione e di respirazione, può avere una grande importanza nel funzionamento di un ecosistema. È perciò giusto, nell'ambito della produzione secondaria, dedicare un'attenzione speciale all'accumulo e utilizzo della materia organica morta da parte di detritivori e decompositori.

La decomposizione

Sia in ambiente acquatico sia in ambiente terrestre esistono cospicui flussi di materia organica morta. Ovviamente tale materia è inerte e tende quindi a precipitare o al suolo o sul fondo dei corpi d'acqua. Questo detrito funge da cibo per tutta una serie di organismi e, quando sufficientemente sminuzzato, può essere efficientemente attaccato da batteri, funghi e muffe. Nel processo di decomposizione vengono rilasciati CO₂, H₂O, nutrienti (la

cosiddetta *mineralizzazione*, cioè la trasformazione di composti organici in inorganici da parte della fauna e flora microbica). D'altra parte in ambiente terrestre vengono anche prodotti composti organici altamente resistenti che vanno a costituire l'humus. Il processo di decomposizione è in genere abbastanza lento.

. Nelle foreste pluviali tropicali la decomposizione è estremamente rapida, mentre nelle torbiere si possono avere tempi relativamente lunghi

I valori del tempo medio di decomposizione per i vari ambienti vengono valutati sperimentalmente mediante tecniche quali quelle dei pacchi fogliari. Una certa quantità di materia organica, ad es. foglie, viene racchiusa in un involucro a rete. Attraverso le maglie della rete, che possono essere modulate, non può penetrare ulteriore materia organica ma possono introdursi detritivori di dimensioni variabili e organismi decompositori. La mineralizzazione della biomassa viene controllata periodicamente ottenendo andamenti della biomassa indecomposta rimanente. Poiché in alcuni ambienti la decomposizione è lenta, ne consegue che il comparto della materia organica morta può risultare di notevoli dimensioni. Tale comparto per le catene di detrito riveste un'importanza analoga a quello dei produttori primari per le catene di pascolo. Nelle foreste il contenuto di carbonio nella biomassa viva è dello stesso ordine di grandezza di quello contenuto nella materia organica morta del suolo. Il carbonio nel suolo è maggiore nelle foreste boreali, inferiore in quelle temperate, ancora inferiore nelle foreste tropicali, caratterizzate da elevati tassi di decomposizione. Nelle praterie, tundre, deserti e nel terreno coltivato il contenuto di carbonio nel suolo è estremamente variabile, ma è comunque di un ordine di grandezza maggiore del carbonio contenuto nella biomassa viva. Il processo di decomposizione in ambiente acquatico è forse meno conosciuto rispetto a quello in ambiente terrestre, anche per l'intrinseca difficoltà di studiare zone vaste e profonde come gli oceani. La differenza principale con la decomposizione in ambiente terrestre è che il particolato organico che precipita verso il fondo viene in grandissima parte degradato nella colonna d'acqua medesima e anzi negli strati superficiali. La ragione di questo fatto è che la colonna d'acqua ospita importanti popolazioni di batteri che mineralizzano il particolato organico, rilasciando anidride carbonica e nutrienti. **Cole et al. (1988)** hanno passato in rassegna diversi studi di ecosistemi marini e d'acqua dolce e hanno determinato che in media la produzione dei batteri nella colonna d'acqua è circa il doppio della produzione dello zooplankton e che circa il 40% della produzione primaria netta va a rimpiazzare biomassa che è consumata dai batteri. Secondo **Martin et al. (1987)** circa il 95% del carbonio presente nel particolato organico viene degradato entro una profondità di 3000 m e solo piccole quantità raggiungono il fondo degli oceani. Il processo di decomposizione continua comunque anche nel sedimento di mari e laghi, favorito dalla presenza di una fauna di fondo specializzata nell'utilizzo del detrito (il cosiddetto benthos) e di funghi e batteri

Catene e reti alimentari

La premessa fondamentale al tentativo di capire come funziona il trasferimento di energia e di materia in un ecosistema è la descrizione dei rapporti alimentari che intervengono in una comunità ecologica: chi mangia che cosa. È facile riconoscere nell'ambito di una comunità catene lungo le quali si ha tale trasferimento. Queste vengono chiamate *catene alimentari* o *trofiche* (si veda la Fig. 1 per un esempio). Ma come già riconosciuto da **Elton (1927)** queste catene si inseriscono in realtà in sistemi più complicati: le *reti trofiche*. La determinazione dei rapporti alimentari in una comunità, soprattutto se complessa, non è cosa semplice. Le due tecniche più semplici sono l'osservazione diretta e l'analisi dei contenuti stomacali o delle feci o (in certi casi) dei rigurgiti. Entrambe le tecniche hanno ovvie limitazioni: molti animali sono troppo piccoli per essere osservati in natura oppure si nutrono di notte o in luoghi difficilmente accessibili oppure digeriscono le loro prede molto rapidamente o le riducono in uno stato che impedisce il loro riconoscimento. Sono stati fatti però recentemente grandi progressi nelle tecnologie che permettono di rilevare il comportamento alimentare degli animali: dai radioisotopi utilizzati come traccianti alla cinematografia notturna.

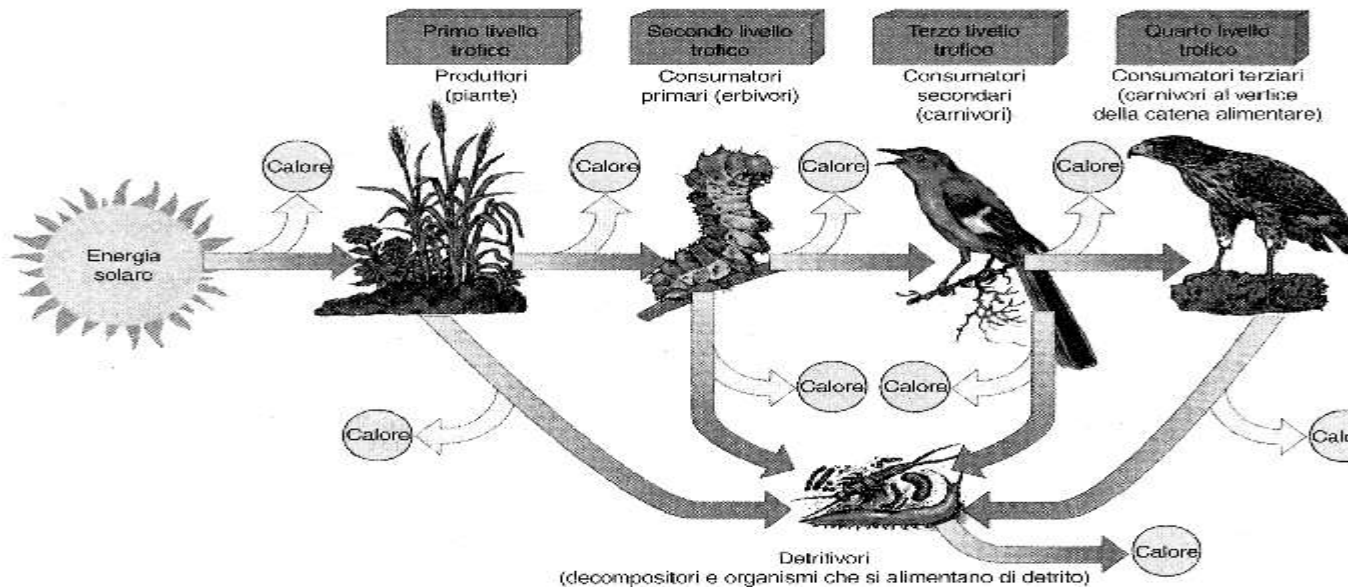


Figura 1: Esempio di catena alimentare. Le frecce mostrano come l'energia chimica contenuta nel cibo (o l'energia solare nel caso delle piante) si sposta attraverso i vari livelli trofici; la maggior parte di essa viene degradata a calore e non è completamente recuperabile in accordo con la seconda legge della termodinamica.

La sintesi di queste osservazioni è spesso un grafo orientato che descrive i rapporti alimentari all'interno di un determinato ecosistema. Nei nodi del grafo troviamo specie o raggruppamenti funzionali, mentre un arco intercorrente tra due nodi indica che c'è una interazione alimentare tra due specie. Purtroppo esistono due diverse convenzioni sull'orientamento degli archi delle reti alimentari. A volte gli autori orientano le frecce dalle specie predate verso le specie predanti, per indicare che l'energia e la materia fluiscono dalle prede verso i predatori, ma a volte usano anche la convenzione opposta (la ragione in questo caso non è ben chiara, forse questi ecologi vogliono significare che i predatori "attaccano" le loro prede!). Ad esempio le Fig. 2 e 3, che descrivono rispettivamente l'ecosistema a tundra del Nord Alaska e una comunità intertidale della parte settentrionale del Golfo di California, si attengono a questa seconda convenzione. Invece le Fig. 1 e 4 che descrivono altre reti trofiche utilizzano la prima convenzione.

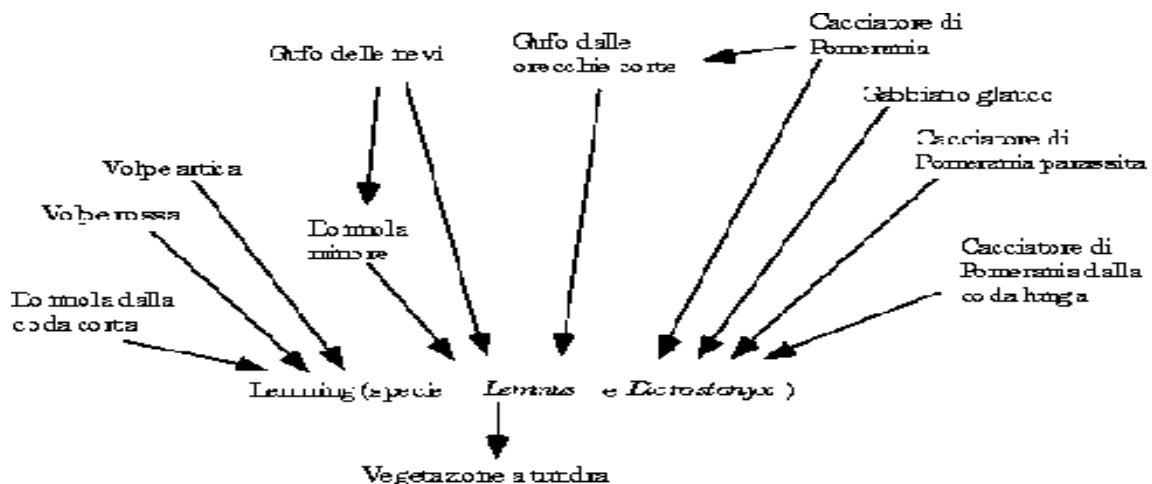


Figura 2: Le interazioni trofiche tra lemming e loro predatori nella regione di Barrow nell'Alaska settentrionale (Pitelka et al., 1955).

La Fig. 2 mette in evidenza le catene alimentari della tundra artica che sono incentrate sulle popolazioni di lemming (diverse specie) che costituiscono i principali erbivori di questo ecosistema e che sono a loro volta predati da diverse specie di uccelli e mammiferi. Si noti che possono venire distinte catene alimentari di diversa lunghezza: vegetazione - lemming - cacciatore di Pomerania (lunghezza 3), ma anche vegetazione - donnola minore - gufo delle nevi (lunghezza 4). Va anche osservato che la rete trofica di Fig. 2 non è completa in quanto ignora gli insetti e parte degli uccelli.

In Fig. 3 viene mostrata la rete trofica di una comunità intertidale (cioè situata nella zona lasciata periodicamente asciutta dalla marea) studiata da Paine (1966) nel corso dei suoi famosi studi sul ruolo della predazione nella

strutturazione delle comunità ecologiche. Qui la rete è più complessa che nella comunità a tundra. *Heliaster* (stella marina) è il carnivoro dominante e preda su due strati di chioccioline marine a loro volta carnivore nonché su bivalvi, gasteropodi e cirripedi erbivori. Si noti che la lunghezza delle catene alimentari può essere molto diversa: produttori primari (non messi in evidenza in figura) - cirripedi - *Cantharus* - *Muricanthus* - *Heliaster* oppure produttori primari - cirripedi - *Heliaster*. Mentre è sempre possibile definire correttamente produttori primari e produttori secondari, distinguere tra carnivori di primo, secondo e terzo livello e a volte anche tra carnivori ed erbivori è abbastanza arbitrario, perché la stessa specie o gruppo funzionale, a seconda della catena trofica considerata, si può trovare in posizioni differenti. *Hexaplex* è carnivoro di primo livello (o consumatore, eterotrofo, di secondo livello) se consideriamo che si ciba di bivalvi, ma diventa carnivoro di secondo livello o consumatore di terzo, se consideriamo che si ciba di *Morula*, che a sua volta si alimenta di cirripedi.

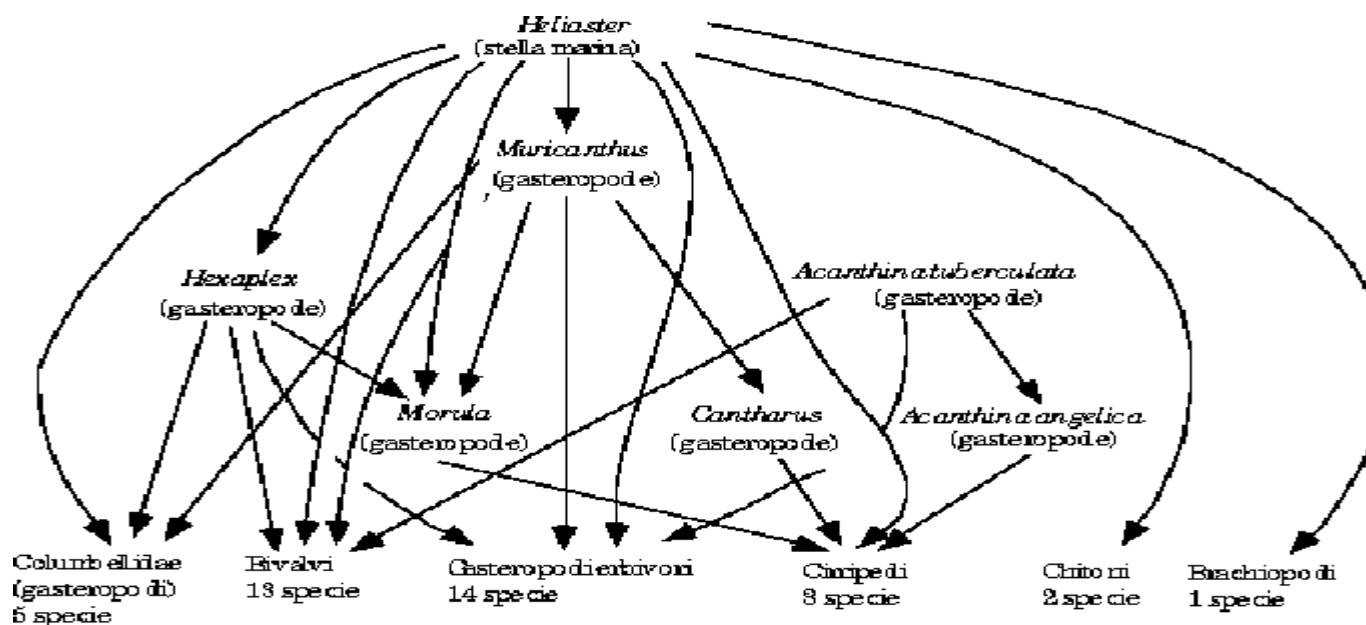


Figura 3: La rete trofica di una comunità intertidale dominata da *Heliaster* (stella marina) nella zona settentrionale del Golfo di California (Paine, 1966).

La foresta di Wytham Woods situata nei pressi di Oxford è una delle comunità ecologiche forse più studiate al mondo. La Fig. 4 mette in evidenza una rete alimentare semplificata dell'ecosistema (anche se decisamente più complessa di quelle appena discusse). Qui la direzione delle frecce indica verso dove fluisce l'energia o la materia. Il produttore primario dominante è la quercia (*Quercus robur*) che serve da alimento a più di 200 specie di Lepidotteri. Il principale defoliatore della quercia a Wytham Woods è la falena invernale (*Operophtera brumata*), che serve da cibo a topi, arvicole, topiragno, cinciallegre nonché a coleotteri predatori (*Philonthus*, *Feronia*, *Abax*) e che è parassitata da una mosca tachinide (*Cyzenis*). *Cyzenis* a sua volta è attaccata da iperparassiti. Si noti che in maniera abbastanza arbitraria vengono distinti in Fig 4 diversi livelli trofici (produttori primari e consumatori primari, secondari e terziari) come se fossero assoluti. In realtà ciò non è corretto, come già prima detto. Ad esempio le cinciallegre vengono poste tra i consumatori secondari, perché si nutrono di insetti, ma sono anche dei consumatori terziari perché si nutrono di ragni e dei consumatori primari (erbivori) perché si alimentano del fogliame di alberi e arbusti. La lettiera del bosco (cioè lo strato di foglie morte, rametti in decomposizione, ecc.) costituisce un comparto molto importante del *detrito*, cioè della biomassa morta, ed è alla base di *catene di detrito*, ad esempio lettiera - funghi - insetti del suolo - topiragno oppure lettiera - vermi del suolo - gufi. Le catene di detrito si contrappongono alle *catene di pascolo*, che hanno alla base la biomassa viva dei produttori primari: ad esempio querce - falene invernali - cinciallegre - donnole. Da notare infine che la dimensione degli organismi ai diversi livelli trofici tende spesso ad aumentare o a diminuire. Ad aumentare se il rapporto alimentare è di predazione vera e propria, perché animali più piccoli sono di solito sopraffatti da quelli più grandi, a diminuire se si ha a che fare con insetti defolianti o con parassiti e iperparassiti, che sfruttano le dimensioni ridotte per attaccare più facilmente il loro ospite.

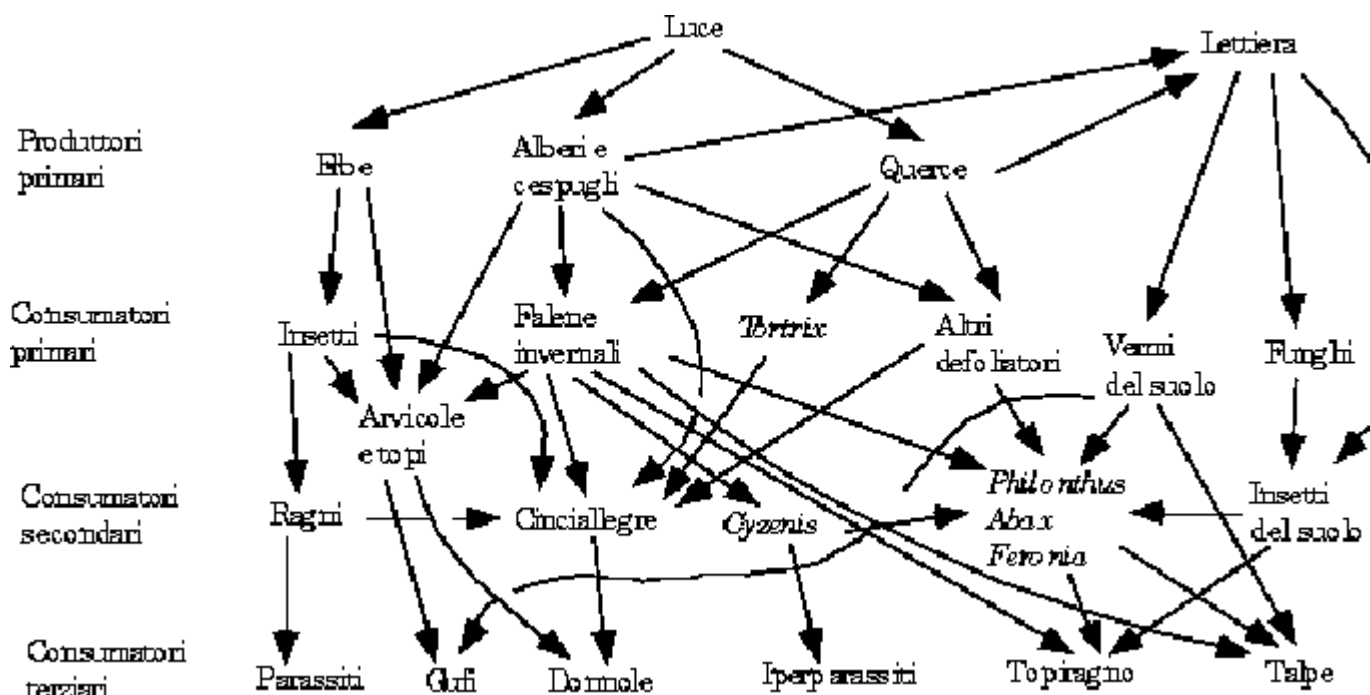


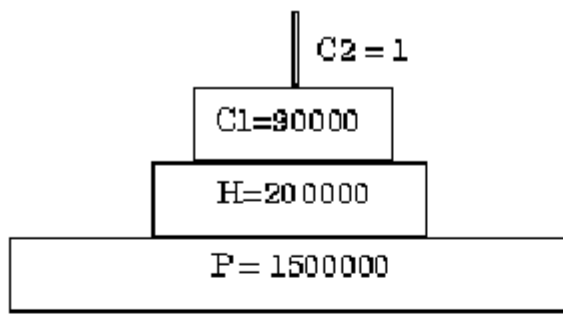
Figura 4: Rete trofica semplificata per la foresta di Wytham Woods in Inghilterra (Varley, 1970).

È facile notare, dal confronto delle ultime tre immagini, come all'aumento di complessità di un ecosistema corrisponda una struttura trofica più complicata ed in cui le interrelazioni tra gli organismi divengono sempre più complicate.

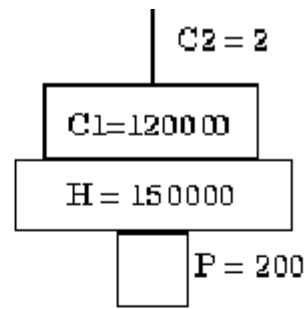
Analizziamo adesso con maggiore dettaglio come si distribuisce l'energia lungo le catene alimentari

Piramidi ecologiche e bilanci energetici

Si è già messo in luce che l'energia entrante in un ecosistema come luce solare, catturata dalla vegetazione col processo di fotosintesi, va rapidamente dissipandosi lungo le catene trofiche, poiché le efficienze ecologiche sono piuttosto piccole. Questo fenomeno fondamentale ha conseguenze notevoli sulla struttura delle comunità. Già **Elton (1927)** aveva fatto notare che, se ciascun livello trofico viene rappresentato con un blocco di dimensione pari alla produttività del livello (cioè alla sua produzione netta per unità di area), si ottiene una tipica **struttura piramidale** con alla base i produttori primari e in cima i carnivori dominanti. Infatti, poiché la produzione di un livello va parzialmente a rimpiazzare anche la biomassa morta per predazione da parte del livello più alto e poiché l'efficienza di produzione lorda non supera quasi mai il 30% ed è spesso inferiore a tale valore, ne consegue che il rapporto tra le produzioni nette di due livelli successivi varia di solito tra il 5 e il 20%. Questa enorme perdita di energia implica che il contenuto di energia potenziale proprio di ogni livello trofico, diminuisce lungo le maglie della rete alimentare. In tal modo diminuisce anche la quantità di materiale vivente (biomassa) ed il numero di organismi viventi. In ogni caso la figura rappresentativa di tale fenomeno resta la piramide, anche se queste sono regolari solo nel caso in cui si prenda in considerazione il flusso di energia, mentre possono avere un andamento irregolare, o addirittura rovesciato, se si prendono in considerazione parametri quali la biomassa o i numeri di individui. Va tuttavia notato che l'utilizzo dei numeri di individui riferiti ad un certo livello trofico non ha alcun senso dal punto di vista energetico: se i produttori primari sono piante ad alto fusto saranno poche di numero, ma con grande biomassa individuale ed elevata produttività, se sono alghe unicellulari saranno in numero sterminato, ma con piccola biomassa individuale, e lo stesso inconveniente si verifica anche per gli altri livelli trofici. Nella figura seguente sono illustrati alcuni esempi di piramidi alimentari costruite prendendo in considerazione i vari parametri possibili.

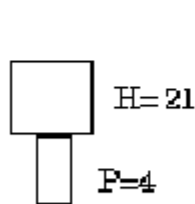


Prateria in estate

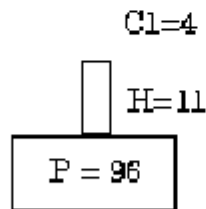


Foresta temperata (Wytham Woods) in estate

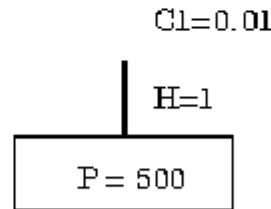
Piramidi di numeri (n. individui in 0.1 ha)



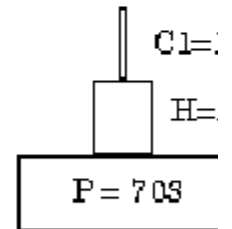
Canale della Manica



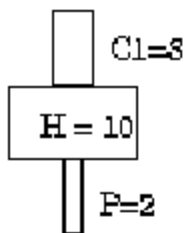
Lago Weber (Wisconsin)



Campo abbandonato della Georgia

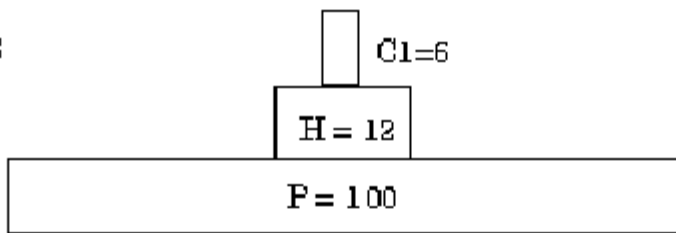


Banco corallino Eniwetok

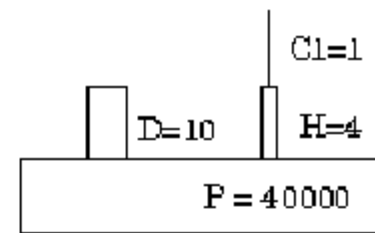


Inverno

Plankton del Lago Maggiore

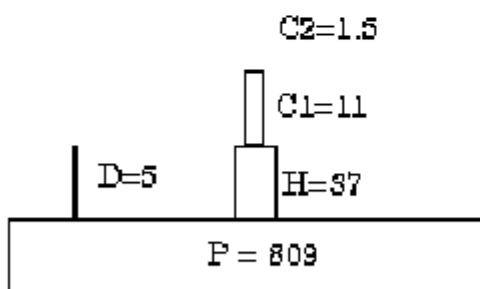


Estate

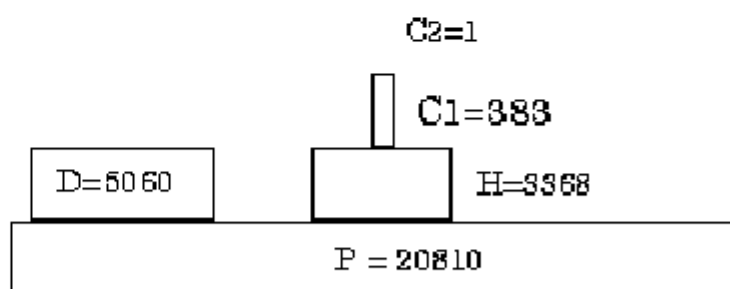


Foresta tropicale Panama

Piramidi di biomassa (g peso secco per m², salvo che per il Lago Maggiore in cui mg peso secco per m³)



Biomassa



Flussi d'energia

Piramidi di biomassa (kcal per m²) e di flussi energetici entranti compartiti (kcal per m² per anno) a Silver Springs in Florida

Figura 5: Esempi di piramidi ecologiche. P=produttori primari, H=erbivori, C1=carnivori primari, C2=carnivori secondari, D=detritivori e decompositori. Le fonti dei dati sono le seguenti: prateria (Evans e Cain, 1952), Wytham Woods (Elton, 1966), Manica (Harvey, 1950), Lago Weber (Juday, 1942), Campo Georgia (Odum, 1957), Eniwetok (Odum e Odum, 1957), Lago maggiore (Ravera, 1969), foresta panamense (Golley et al., 1975) e Silver springs (Odum, 1957).

Gli esempi di Fig. 5 confermano anche quanto affermato nel precedente paragrafo, ovvero una certa disattenzione verso il sistema di detrito che invece è presente in tutte le comunità e svolge un ruolo fondamentale nel riciclo dei nutrienti. Solo in pochi casi viene riportata la dimensione del comparto dei decompositori e il flusso di energia in esso entrante. Più in generale invece la struttura trofica completa di una comunità è, perlomeno approssimativamente, quella mostrata in Fig. 6. In essa vengono indicati con rettangoli i comparti di accumulo dell'energia e con frecce i flussi di energia tra i comparti. In omaggio alla tradizione il sistema di produttività di piante, erbivori, carnivori di primo e secondo livello (costituito dalle *catene di pascolo*) viene graficamente mostrato come una piramide e così pure il sistema dei decompositori e detritivori (costituito dalle *catene di detrito*).

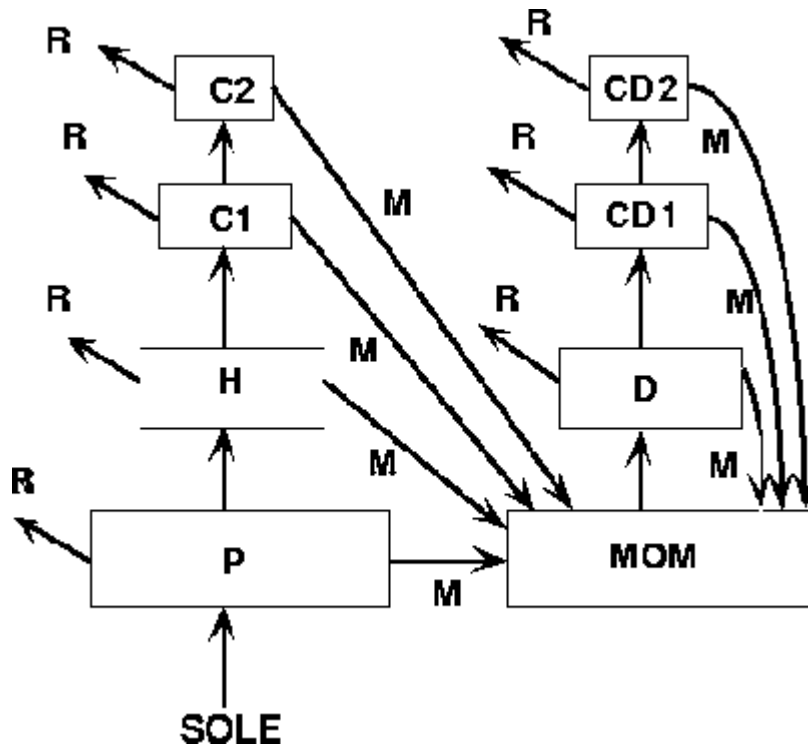


Figura 6: Struttura trofica di una comunità: a sinistra è rappresentato il sistema delle catene di pascolo e a destra il sistema di detrito. Il significato dei simboli è il seguente: P = piante, H = erbivori, C1 = carnivori primari, C2 = carnivori secondari, MOM = materia organica morta, D = detritivori e decompositori, CD1 = carnivori primari della catena di detrito, CD2 = carnivori secondari della catena di detrito, R = respirazione, M = biomassa morta ed escrezioni.

Si noti che le vie lungo cui scorre l'energia sono sostanzialmente le stesse nel sistema di pascolo e nel sistema di detrito con un'eccezione fondamentale: la biomassa morta è definitivamente persa per la catena di pascolo ed entra nel sistema dei decompositori. Poiché ad ogni passaggio da un livello trofico a quello superiore una buona parte dell'energia va persa sotto forma di calore nel processo di respirazione, ne consegue che l'energia che entra nel sistema di detrito come biomassa morta viene alla fine completamente metabolizzata e persa attraverso la respirazione come calore, anche se questo può richiedere alcuni ricicli nel sistema dei decompositori. Nel sistema di pascolo non ci sono invece ricicli dell'energia e questa è una delle ragioni per cui esso è più facilmente studiato di quello di detrito.

Sulla base dello schema di Fig. 6 è possibile impostare un *bilancio energetico* della comunità. Per semplicità limitiamo la nostra attenzione al sistema di pascolo. Si tratta di scrivere per ogni comparto il seguente bilancio nell'unità di tempo:

$$\text{Energia immagazzinata} = \text{Flusso di energia entrante} - \text{Flusso di energia uscente}$$

I flussi di materia negli ecosistemi e i cicli biogeochimici

Abbiamo già detto più volte che la biosfera è un sistema termodinamicamente aperto rispetto all'energia, ma è un sistema chiuso per quanto riguarda la materia: se si escludono gli apporti eccezionali dei meteoriti e le rare reazioni nucleari, la quantità degli elementi chimici presenti sul nostro pianeta non varia nel tempo. Tuttavia gli elementi non sono in una situazione statica; essi cambiano continuamente posizione, fase chimica e combinazione. Il riciclo degli elementi rende i sali nutrienti continuamente disponibili ai produttori primari e rende così possibile il mantenimento della vita sulla terra. Il ciclo degli elementi previene anche il loro accumulo in forme, quantità e collocazioni spaziali che sarebbero deleterie per gli organismi. D'altra parte sono gli organismi viventi stessi che esercitano un'influenza fondamentale sui flussi degli elementi sulla terra; la stragrande maggioranza delle reazioni chimiche che avvengono sulla crosta terrestre sono in qualche maniera affette dai biota su di essa presenti. Molte delle condizioni che noi consideriamo come "normali" sul nostro pianeta, ad esempio la presenza di ossigeno nell'atmosfera, sono il risultato della presenza di vita sulla terra da almeno tre miliardi e mezzo di anni. Perciò lo studio della geochimica della superficie terrestre è in realtà uno studio della **biogeochimica** (Schlesinger, 1991).

La materia vivente è per lo più costituita da acqua. Il resto è principalmente costituito da composti del carbonio ed è in questi composti che l'energia viene accumulata e immagazzinata. Abbiamo già visto, studiando la produzione primaria, come flussi di energia e flussi di carbonio e ossigeno sono strettamente legati nei processi di fotosintesi e respirazione. Ma flussi di materia in parallelo a quelli di energia si hanno anche nei processi di ingestione di biomassa da parte di consumatori e di decompositori. La Fig. 1 rappresenta in maniera molto semplificata lo schema fondamentale dei comparti e dei flussi di energia e di materia in un ecosistema. Oltre ai comparti organici che costituiscono i sistemi di pascolo e di detrito, già precedentemente introdotti, è necessario aggiungere, per capire il bilancio globale di materia, anche comparti inorganici. Nello schema rudimentale della figura ne sono indicati due: il comparto dove vengono immagazzinati ossigeno e anidride carbonica (l'atmosfera o, nel caso di ecosistemi acquatici, l'acqua) e il comparto dei sali nutrienti (suolo nel caso di ecosistemi terrestri e ancora acqua per gli ecosistemi acquatici). Questa scelta è motivata dal fatto che questi comparti inorganici sono quelli più importanti a causa dei seguenti fenomeni fondamentali:

- a) per costruire nuove cellule i produttori primari necessitano oltre che di energia anche di carbonio che ricavano mediante la fotosintesi dall'anidride carbonica contenuta nell'atmosfera, se sono piante terrestri, o da quella disciolta nell'acqua, se sono piante acquatiche;
- b) le piante hanno assoluto bisogno anche di sali nutrienti, tipicamente fosfati o nitrati, che assorbono dal suolo o dall'acqua (con alcune eccezioni, quali piante leguminose e cianobatteri che possono fissare azoto atmosferico);
- c) tutti gli esseri viventi hanno dei processi metabolici e devono perciò respirare consumando ossigeno; questo dà luogo a flussi di ossigeno e di anidride carbonica da/verso l'atmosfera o l'acqua. Tra i comparti organici quello della materia organica morta (MOM) dà luogo a flussi di energia e di materia entranti nel comparto dei decompositori: quest'ultimo è un comparto di riciclo costituito da divoratori di carogne e di detrito e da batteri e funghi. I detritivori esercitano un'azione meccanica di sminuzzamento sulla MOM e la loro biomassa morta rifluisce poi nella MOM stessa; batteri e funghi (che comprendono le muffe) sono invece veri e propri laboratori chimici che sono in grado di trasformare le molecole organiche che costituiscono la biomassa in sali nutrienti. Tale processo di trasformazione viene chiamato **mineralizzazione**: esso è o il risultato dell'attività di enzimi extracellulari, rilasciati dai microbi, che permettono di degradare direttamente la MOM, oppure il risultato dell'accumulo nella biomassa microbica di grandi concentrazioni soprattutto di N e di P, utilizzati per la crescita batterica, con susseguente rilascio dei nutrienti alla morte dei microbi. Il fenomeno dell'accumulo di nutrienti nella biomassa microbica rende i nutrienti temporaneamente indisponibili per i produttori primari e viene chiamato **immobilizzazione**.

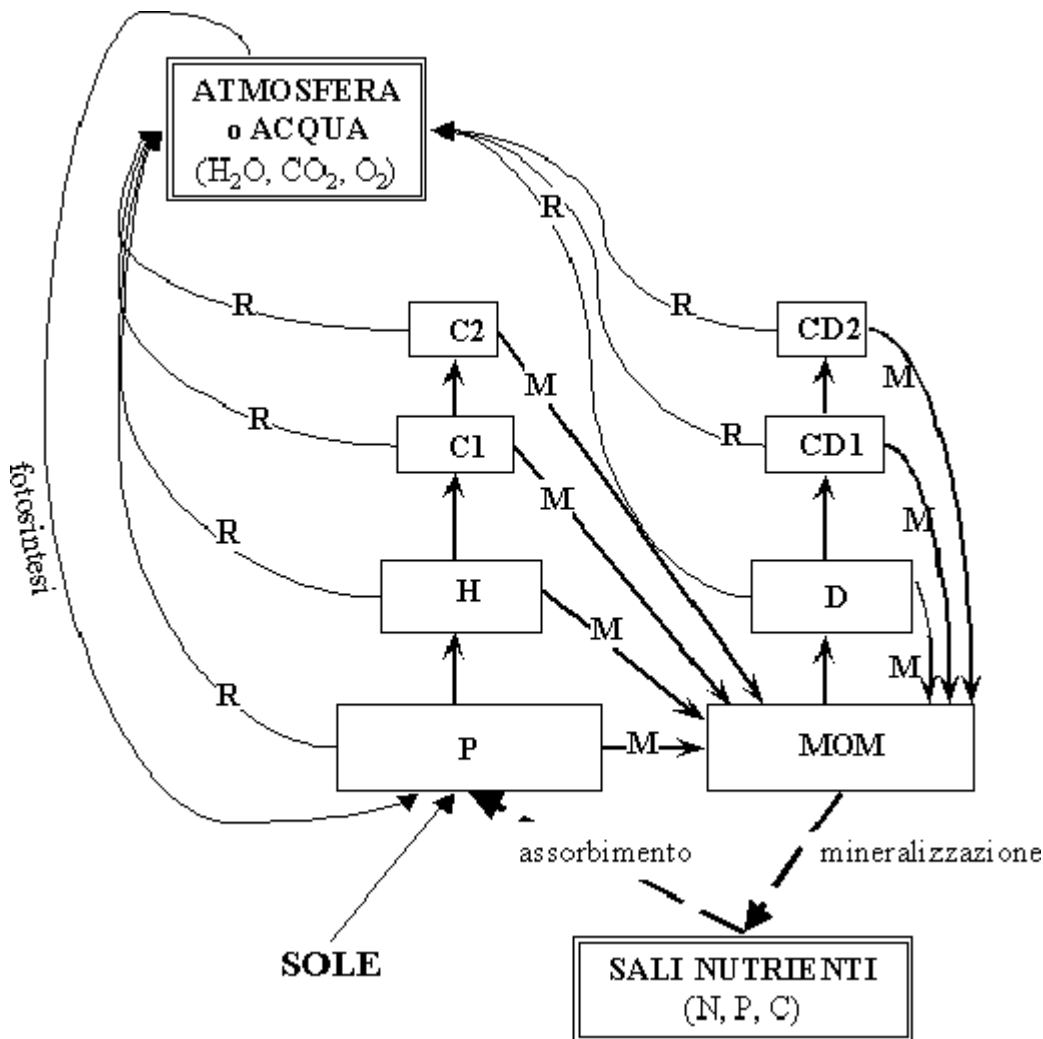


Figura 1: Schema semplificato di funzionamento di un ecosistema. I rettangoli a rettangolo semplice rappresentano i principali comparti organici di accumulo; con doppio bordo sono invece indicati i comparti inorganici. Oltre alle frecce presenti anche in Fig. 6, che indicano flussi di energia, le nuove frecce tratteggiate indicano flussi di materia. Nella respirazione viene persa energia sotto forma degradata e difficilmente recuperabile (calore).

Va chiarito che la Fig. 1 contiene diverse semplificazioni rispetto alla realtà. In primo luogo non tutti i nutrienti rilasciati durante la decomposizione sono assorbiti dalle piante. Il riciclo di nutrienti non è mai perfetto: alcuni nutrienti sono persi dal terreno a causa dello scorrimento delle acque finendo così nei corsi e nei corpi d'acqua, mentre altri nutrienti, come l'azoto e lo zolfo hanno anche una fase gassosa e possono essere rilasciati in atmosfera. In secondo luogo ci sono flussi di nutrienti verso le comunità ecologiche che non derivano direttamente dalla decomposizione della materia organica ma da sorgenti esterne, quali i minerali disciolti nelle precipitazioni meteoriche o quelli derivanti dalla degradazione delle rocce. Infine esistono diversi comparti, sia organici sia inorganici, in aggiunta a quelli riportati in Fig. 1 che possono giocare un ruolo molto importante in situazioni specifiche: per esempio il comparto dei sedimenti per il fosforo, che difficilmente forma composti gassosi, o il comparto dei combustibili fossili che è fondamentale per capire la perturbazione del ciclo naturale del carbonio.