

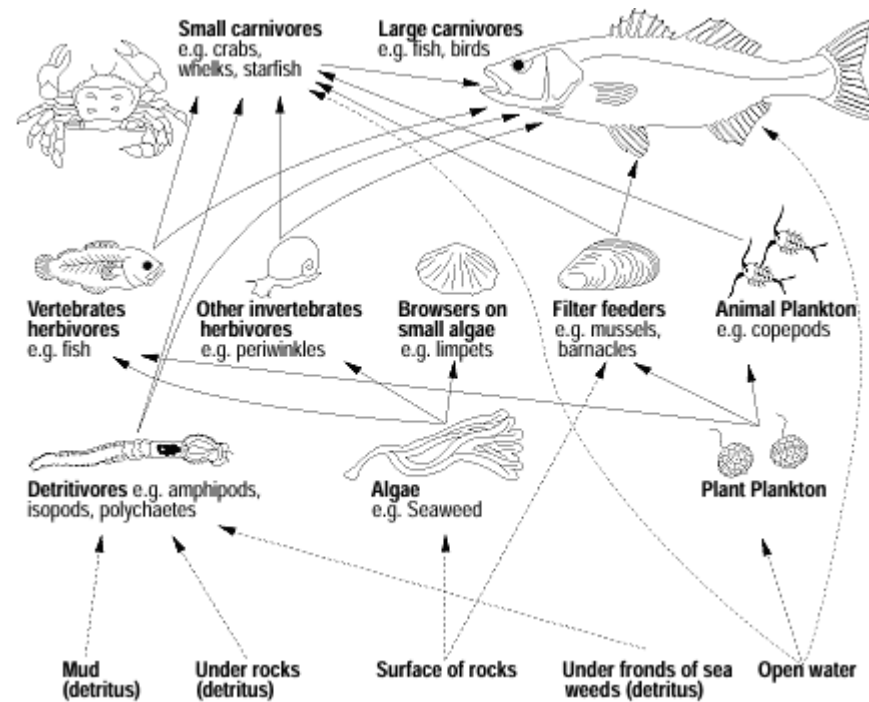
IL PARADIGMA DEL FLUSSO DI ENERGIA

Il **paradigma del flusso di energia** (che spiega come funziona il mondo) fu inizialmente sviluppato per interpretare alcune tra le più comuni osservazioni dei naturalisti, es. che **i grandi predatori sono sempre (fortunatamente...) rari**



Catena alimentare: catena costituita da chi mangia e chi viene mangiato, che connette grossi animali carnivori col cibo vegetale

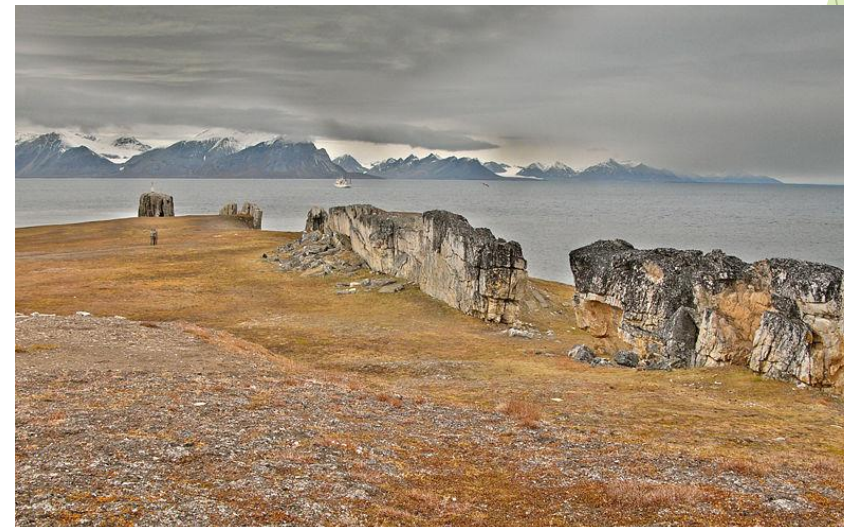
- c. marina: fitoplancton → copepode → aringa → foca
- c. terrestre: foglie → cavallette → rane → biscie → falchi



Charles Elton (1927):
 isole artiche Spitzbergen
 (tundra senza alberi, animali ben visibili)



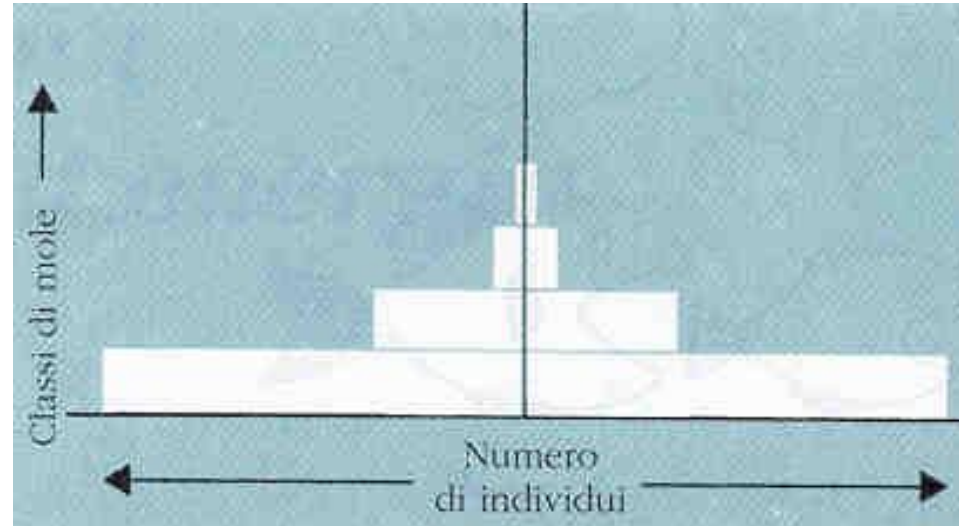
Il principio organizzatore della comunità era
 il comune bisogno di cibo
 (ciclo trofico basato sui nutrienti)



Riconoscimento formale di ciò che la gente aveva sempre saputo:

i grossi animali sono meno numerosi dei piccoli animali

(**piramide dei numeri o piramide Eltoniana**)



Ogni gradino della piramide rappresenta tipi di animali che vivono a livelli paralleli sulle catene alimentari: tutti gli erbivori su un livello, tutti i carnivori primari su un altro, ecc.

Questi livelli vengono chiamati **livelli trofici**



Piramide non a gradini di Juday (1941):

rappresentazione non corretta in quanto le abbondanze di ciascun livello trofico (gradino) sono **discrete**

Il grafico piramidale di Elton descriveva le relazioni fondamentali in natura:

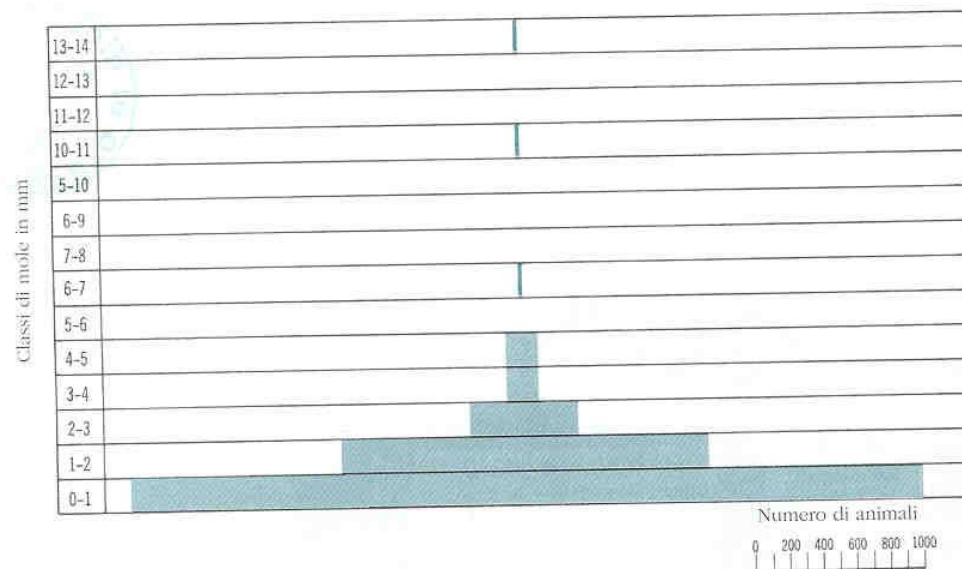
i predatori sono generalmente più grandi delle loro prede e molto meno comuni

I gradini della piramide eltoniana mostrano che gli animali di livelli trofici successivi sono differenziati in maniera discreta nella taglia:

principio della dimensione del cibo

(anche se alcuni predatori cacciano in modo **non eltoniano**, es lupi → ungulati..., tuttavia si alimentano anche e soprattutto di roditori in modo soddisfacentemente eltoniano...)

Williams, 1941, piramide nella lettiera forestale panamense:



I gradini ai lati della piramide sono reali: dimostrano il fondamentale contrasto sulle taglie degli animali predatori fissate dai loro modi di vita...

Quindi: perché i feroci grossi animali sono rari?

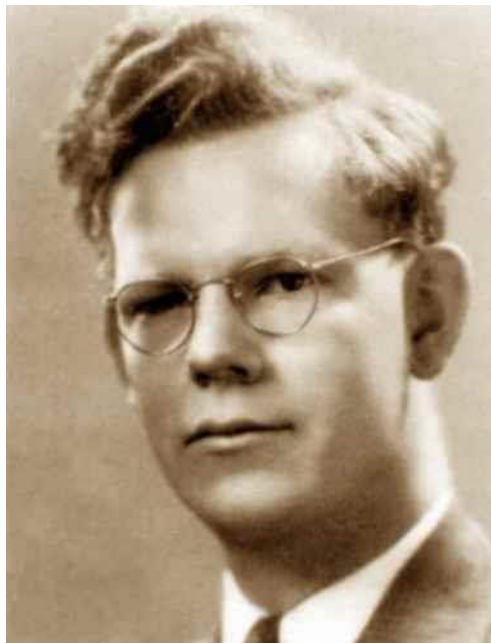
Negli anni 20-30 non si era abituati a pensare in termini di energia. Elton diede una risposta sbagliata all'interrogativo:

“...gli animali piccoli si riproducono più rapidamente di quelli grandi ma hanno una vita più breve ... quindi il rapido turnover di animali piccoli dava come risultato un grande numero di individui ... i grandi animali non avrebbero potuto mantenere grandi tali popolazioni per il fatto che vivevano più a lungo e si riproducevano lentamente...”

Essenza della teoria di Elton: la numerosità delle popolazioni è una funzione del tasso riproduttivo

Errore di Elton: il tasso riproduttivo non ha nulla a che fare con i numeri reali, ma solo con la velocità alla quale questi numeri vengono raggiunti

(la nicchia, alcune risorse critiche, un predatore devastante, ecc, stabiliscono il tetto massimo del numero di individui)



Lindeman, R. L., 1942. The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology*, 23(4):399-417



Cedar Bog Lake, Minnesota, USA

Raymond LINDEMAN (1915-1942)

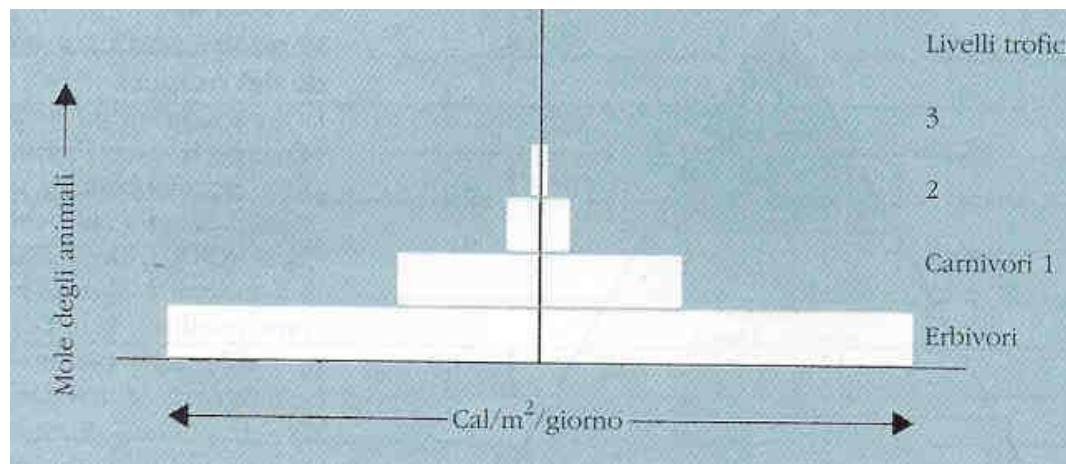
Nel 1942: **paradigma del flusso di energia** (basa il “ciclo trofico” sulle calorie, non sui nutrienti)

Seconda legge della termodinamica:

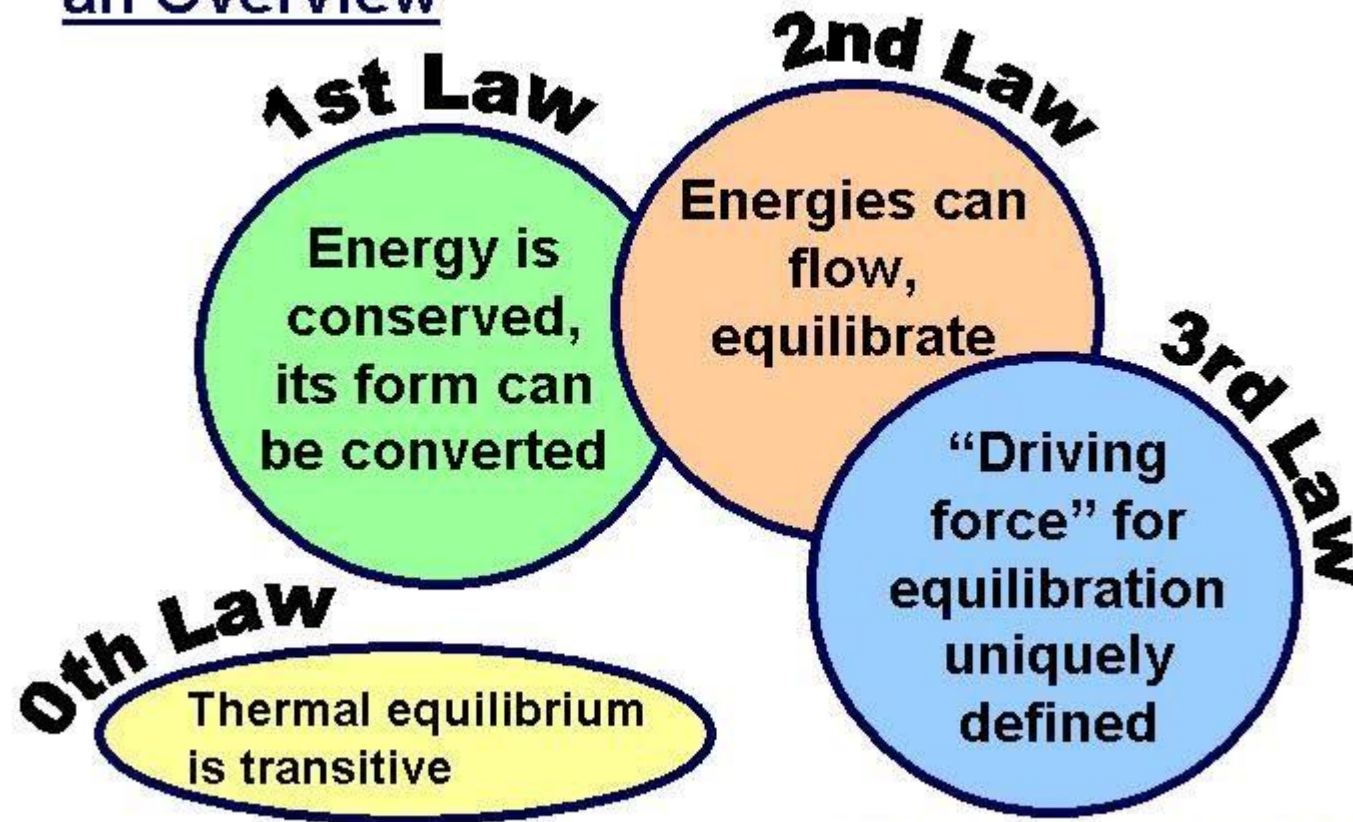
ogni trasformazione di energia da come risultato una riduzione dell'energia libera del sistema (in tutte le trasformazioni di energia si ottiene un aumento dell'entropia, solo una frazione dell'energia è disponibile a compiere lavoro utile per il sistema...

Quindi **la rarità degli animali grandi e feroci è una necessaria conseguenza del II° principio della termodinamica:**

1. l'energia per rifornire la comunità animale è limitata a quella che fluisce attraverso il livello trofico delle piante grazie alla fotosintesi;
2. gli erbivori per utilizzare questa energia necessitano di una energia di trasformazione (da carboidrati piante a carboidrati animali), ma questa non può avere una efficienza del 100% (II p t),
3. quindi gli animali devono avere meno energia e devono essere più rari rispetto alle piante di cui si nutrono,
4. ecc...,
5. l'energia diminuisce e gli animali divengono sempre più rari



The Thermodynamics Laws, an Overview



LINDEMAN introdusse il modello del flusso energetico delle comunità 7 anni dopo che Arthur TANSLEY (1935) coniò (usò...) il termine “ecosistema”.



Sir Arthur G. Tansley (1871-1955), a British botanist who first used the term “ecosystem” in a scientific publication (1935). Apparently the term had been coined already in 1930 by Tansley's colleague **Roy Clapham**, who was asked if he could think of a suitable term to denote the physical and biological components of an environment

Per generazioni successive di ecologi i 2 concetti furono strettamente collegati:

1. L'unità di studio era l'**ecosistema**, con appropriati confini stabiliti dal ricercatore
2. Il modello per la raccolta dati e interpretazione dei risultati era il **paradigma del flusso di energia**, poiché la vita in un sistema era guidata dall'energia solare che fluisce nel sistema



Eugene Odum 1913-2002

Photo: James Strawser

Eugene Odum (1913-2002)

In 1953 Gene published *Fundamentals of Ecology*, the first textbook to approach the study of nature “top-down,” that is, ecosystem first. As a result of the textbook’s popularity, ecosystem became the watchword of the growing environmentalist movement in the 1970s



Courtesy of UGA Research Communications

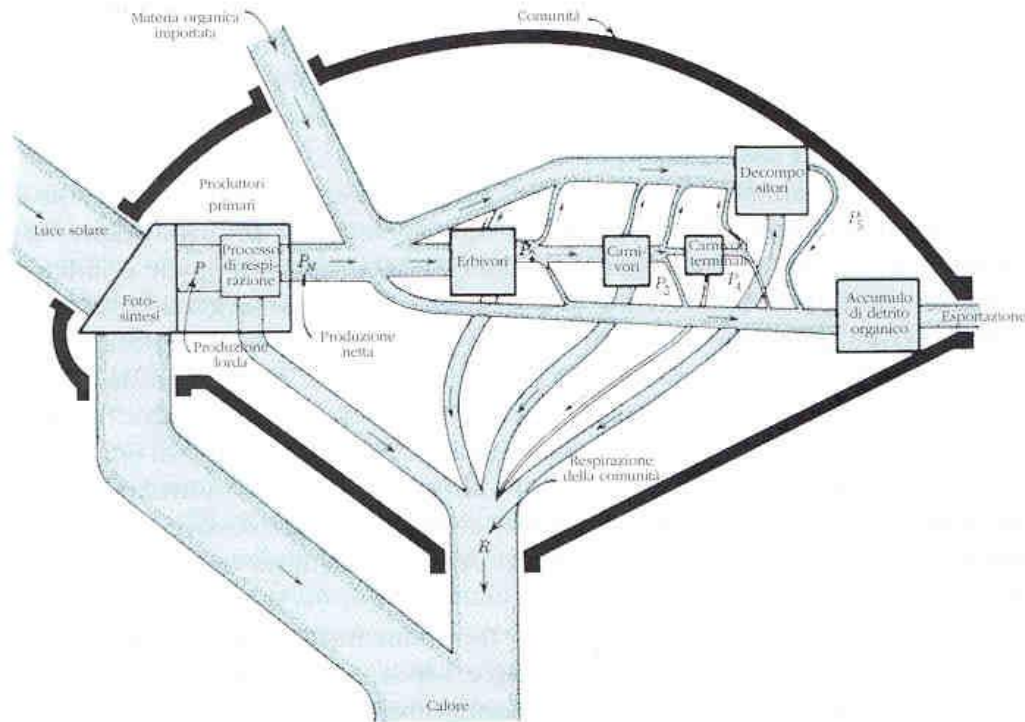


Courtesy of the late Eugene Odum

Diagramma di ODUM analogo al sistema idraulico:

1. I trasferimenti energetici sono immaginati come incanalati in tubi il cui spessore è proporzionale al tasso di flusso di energia
2. Il prisma all'ingresso orienta la > parte dell'energia solare fuori dalla comunità (luce incidente non usata x fotosintesi)

Nel percorso sono evidenziati i livelli di degradazione dell'energia e le perdite di energia termica ad ogni passaggio di livello trofico



Flusso di energia attraverso 3 livelli trofici in una catena alimentare:

I = input di energia solare

L_A = luce assorbita dalle piante

A = assimilazione totale

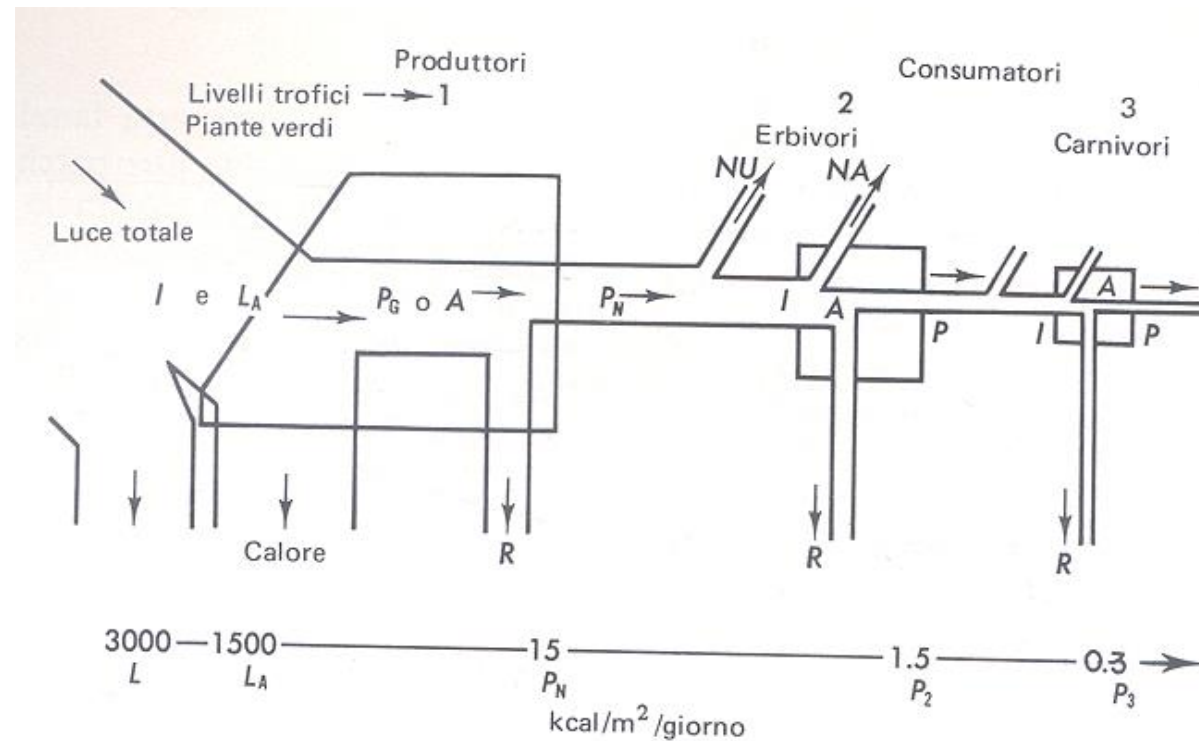
R = respirazione

P_G = produttività primaria lorda

P_N = produttività primaria netta

P_2 P_3 = produttività secondaria

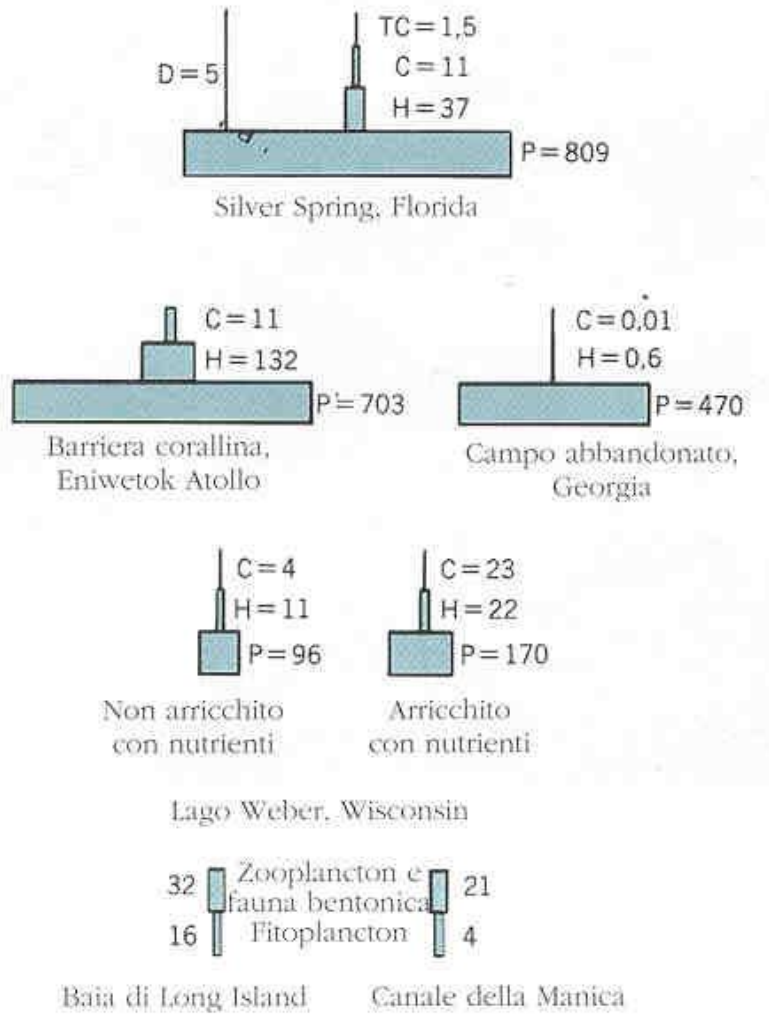
NU , NA = energia non assimilata dai consumatori (eliminazione di cibo senza metabolizzarlo)



Le "scatole" rappresentano i livelli trofici, i "tubi" il flusso di energia in entrata ed in uscita da ogni livello

Il flusso in entrata bilancia quello in uscita (**I legge della termodinamica**), e ogni trasferimento energetico è accompagnato da dispersione di energia sotto forma di calore (respirazione) (**II legge della termodinamica**)

Assorbimento al 1° livello trofico = 50% input totale (ma solo 1% viene usato nella fotosintesi); la produttività secondaria ad ogni livello trofico diviene il 10% di quello precedente (ma può arrivare al 20% nel livello dei carnivori)

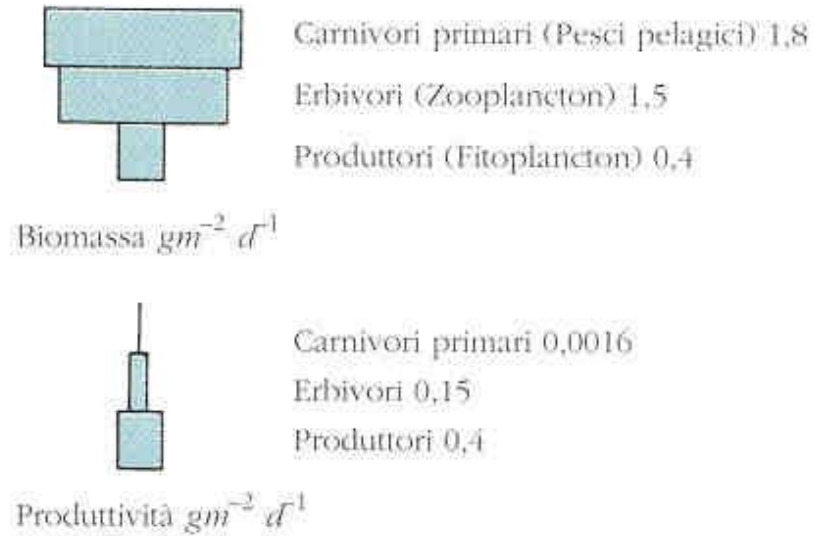


Le piramidi di biomassa appaiono simili alle piramidi eltoniane dei numeri, con riduzione dell'ordine di grandezza della massa ad ogni livello trofico più alto:

questo riflette la diminuzione dell'energia verso l'alto nelle catene alimentari come ci si attendeva.

Due eccezioni, nel Mar della Sonda e Canale della Manica: piramidi rovesciate!!!

Come può una grande massa di zooplankton pascolante essere sostenuta da una massa molto più piccola di minuscole alghe planctoniche?



La massa delle alghe è un indice mediocre dell'energia che fluisce attraverso il livello trofico delle piante; il fitoplancton ha vita molto breve e consuma la propria energia anziché immagazzinarla. Misura diretta dell'energia che passa (attraverso stime di produttività)

La misura della energia

La Kcal è la quantità di calore necessaria per elevare di 1°C la temperatura di 1 kg di acqua a 15°C. (la "cal" fa lo stesso per 1 g). 1 Kcal equivale a 4184 joules.

(Per esaminare del materiale si usa la bomba calorimetrica, piccola camera immersa nell'acqua nella quale viene immessa la sostanza con ossigeno puro. La combustione genera calore che viene misurato nell'acqua.)

Ogni sostanza è dotata della sua propria energia:

1 g di carboidrati vale ca. 4.2 Kcal, ovvero 17.6 KJ

1 g di proteina vale ca. 5.7 Kcal, ossia 23.8 KJ

1 g di lipidi vale ca. 9.5 Kcal, ossia ca. 39.7 KJ

Se si conosce la quantità di C presente (il CHN è lo strumento adatto allo scopo), e sapendo che 1 g di C vale ca. 39 KJ si può calcolare ad es. il valore energetico del glucosio, se si è misurato che contiene ca. il 40% di C, cioè $0.4 \times 39 = 15.6$ KJ/g



La catena del detrito

Le piante terrestri, specialmente quelle legnose, destinano molta della loro produzione a strutture che sono difficili da ingerire e digerire. La > parte di tale produzione viene consumata sotto forma di **detrito** da organismi specializzati per attaccare il legno, la lettiera di foglie e i materiali vegetali fibrosi espulsi dagli erbivori.

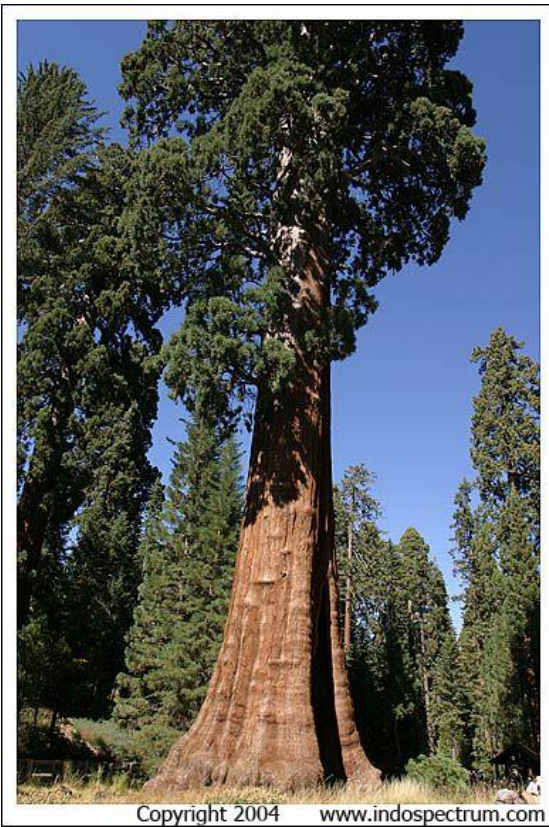
La divisione tra erbivoria e consumo di detrito stabilisce 2 catene alimentari **parallele** nelle comunità terrestri:

1. la prima si origina quando animali relativamente grandi consumano vegetazione fogliosa, frutta e semi;
2. la seconda quando animali relativamente piccoli e microrganismi consumano detriti nella lettiera e nel suolo.

L'energia del detrito tende ad affluire nella catena alimentare molto più **lentamente** rispetto all'energia consumata dagli erbivori.

L'importanza di una o dell'altra varia da comunità a comunità.

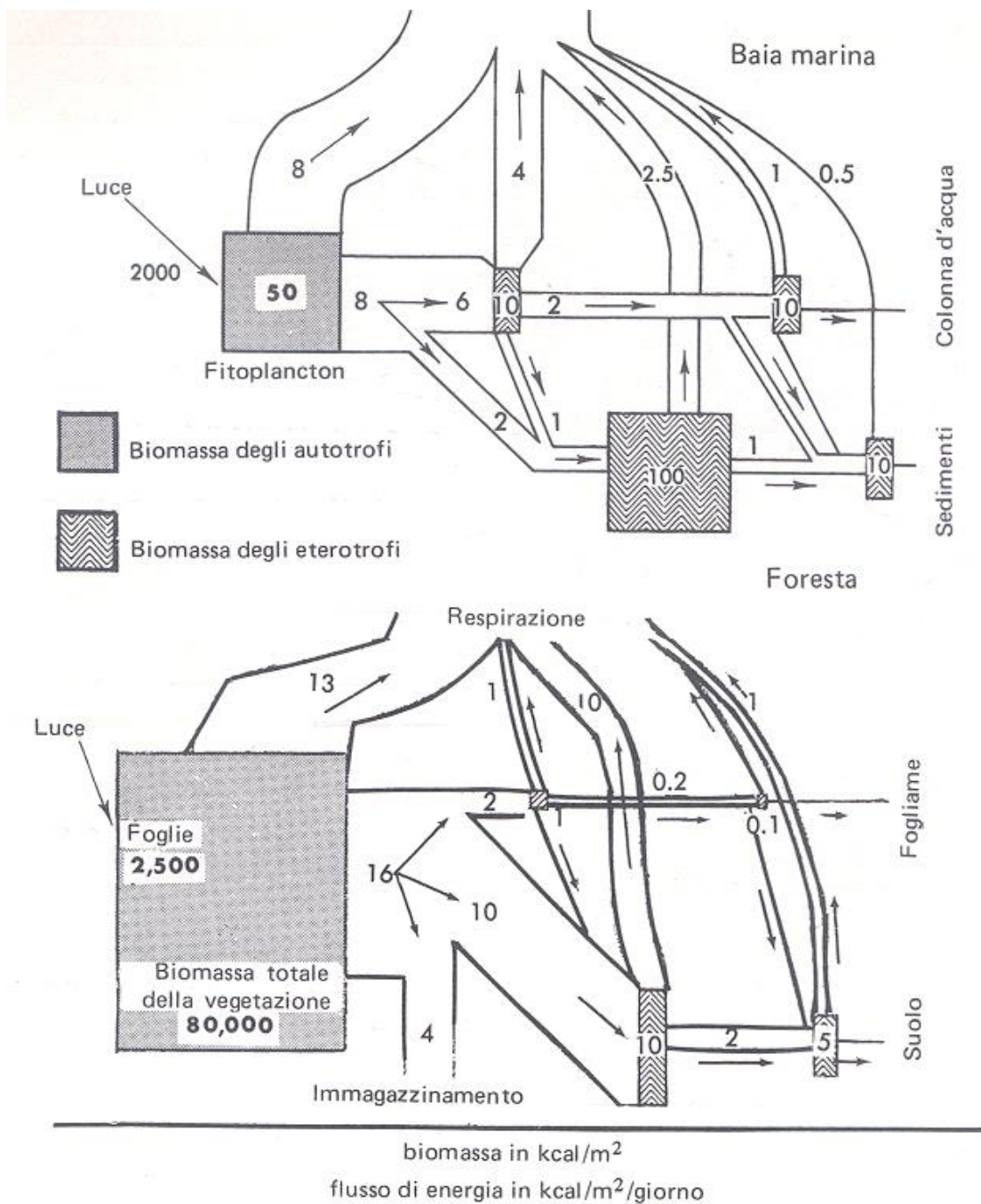
Gli **erbivori** predominano nelle **comunità planctoniche**, i **detritivori** nelle **comunità terrestri**.



La percentuale di P netta che entra nelle catene alimentari erbivoro-predatore dipende dalla allocazione relativa del tessuto vegetale tra **funzioni strutturali** e **funzioni di crescita e fotosintetiche**.

Gli erbivori consumano:

- **1.5-2.5% della P netta nelle foreste caducifoglie temperate**
- **12% della P netta negli habitat di colture abbandonate**
- **60-90% della P netta nelle comunità planctoniche**



Schema di **flusso di energia a Y** (a 2 canali) che separa:

- una **catena di pascolo** (colonna d'acqua)
- una **catena di detrito** (sedimenti e suolo).

I valori delle biomasse autotrofe ed eterotrofe si riferiscono ad un sistema marino costiero e ad una foresta

Rendimento di assimilazione: percentuale di energia consumata che viene assimilata

$$\text{[rendimento di assimilazione]} = \text{[assimilazione]} / \text{[ingestione]}$$

Gli erbivori assimilano fino all'80% dell'energia contenuta nei semi, e 60-70% di quella contenuta nella vegetazione giovane.

I pascolatori e brucatori (elefanti, bovini, cavallette) assimilano il 30-40%;

i Diplopodi (si nutrono di legno marcescente) solo il 15%.

L'alimento di origine animale è digerito più facilmente rispetto a quello di origine vegetale: i rendimenti di assimilazione delle specie predatrici variano tra 60 ed il 90%.

Rendimento di produzione netta: percentuale di energia assimilata che viene incorporata nell'accrescimento, nell'accumulo di riserve e nella riproduzione

$$\text{[rendimento di P netta]} = \text{[produzione]} / \text{[assimilazione]}$$

Nelle piante (P netta / P lorda) varia tra il 30% e 80% secondo l'habitat e le forme di accrescimento: nelle zone temperate è alto (70-80%), nelle zone tropicali è inferiore (40-60%); a temperatura più elevata, la respirazione aumenta rispetto alla fotosintesi).

Gli animali a sangue caldo presentano **bassi rendimenti di produzione netta** (mantenimento, movimento, termogenesi richiedono energia che gli animali potrebbero altrimenti usare per accrescimento e riproduzione...): negli uccelli meno dell'1%, nei piccoli mammiferi fino al 6%.

Rendimento di produzione lorda: rappresenta il rendimento globale di produzione di biomassa entro un livello trofico

$$\text{[rendimento di P lorda]} = \text{[rendimento di assimilazione]} \times \text{[rendimento P netta]}$$

- animali terrestri a sangue caldo < 5%,
 - uccelli e grandi mammiferi <1%,
 - alcuni animali acquatici 30%

Rendimento ecologico: indica il trasferimento di energia tra livelli trofici

$$\text{[rendimento ecologico]} = \text{[P livello n+1]} / \text{[P livello n]}$$

secondo Kozlovski ha un valore medio del 10%

I rendimenti delle catene alimentari indicano la quantità di energia che alla fine raggiunge ogni livello trofico della comunità

La **velocità di trasferimento** dell'energia (o il suo inverso, il **tempo di permanenza**) fornisce un ulteriore indice della dinamica energetica dell'ecosistema: più è lungo il tempo di permanenza, maggiore è l'accumulo di energia

Il **tempo di permanenza** in un anello della catena è dato dal rapporto tra l'energia accumulata e la velocità a cui l'energia viene convertita in biomassa:

$$[\text{tempo di permanenza (yr)}] = [\text{energia accumulata in biomassa (kJ m}^{-2}\text{)}] / [\text{produttività netta (kJ m}^{-2}\text{ yr}^{-1}\text{)}]$$

Il tempo di permanenza può essere calcolato anche in funzione della massa, e in tal caso viene detto **rapporto di accumulo di biomassa (RAB)**. Es. foreste tropicali umide:

produzione sostanza secca: $1800 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$

biomassa vivente: $42000 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$

$$\text{RAB} = (42000/1800) = 23 \text{ yr}$$

RAB > 20 yr tipico di ambienti forestali terrestri

RAB < 20 giorni in comunità acquatiche basate sul plancton

Analogamente, si può determinare il **tempo di permanenza** dell'energia nella **lettiera**:

$$[\text{tempo di permanenza (yr)}] = [\text{accumulo di lettiera (g m}^{-2}\text{)}] / [\text{velocità di caduta della lettiera (g m}^{-2}\text{ yr}^{-1}\text{)}]$$

1. Foreste tropicale: 3 mesi;
2. habitat tropicali aridi e montani: 1-2 yr;
3. foreste temperate: 4-16 yr;
4. habitat temperati montani e boreali: >100 yr

Le temperature elevate e l'abbondanza di umidità nei bassopiani delle regioni tropicali creano condizioni ottimali per la decomposizione rapida della lettiera

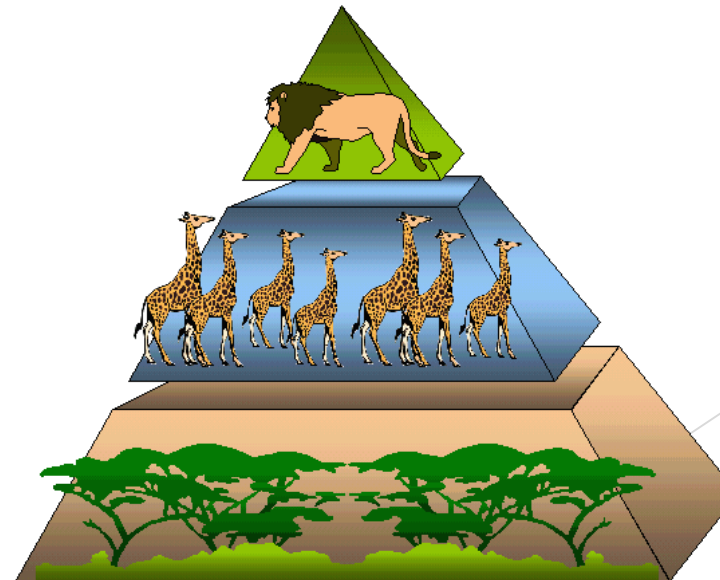
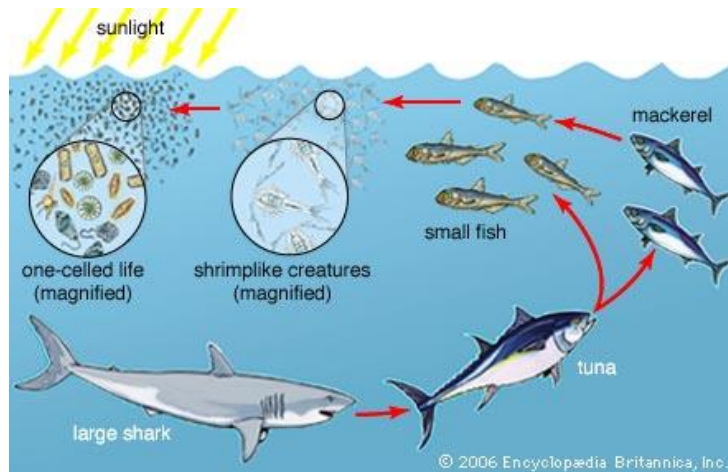


LUNGHEZZA DELLE CATENE ALIMENTARI

La generalizzazione del 10% di Kozlovski non è un principio fisso della termodinamica ecologica (es Silver Springs: piante-erbivori = 17%; erbivori-predatori = 5%)

I **rendimenti ecologici** sono più bassi negli habitat terrestri che in quelli acquatici: i carnivori terminali terrestri non possono alimentarsi a livelli trofici più alti del **3°**, mentre quelli acquatici possono farlo fino al **4° o 5° livello trofico**

La determinante essenziale della lunghezza della catena alimentare è il **rendimento ecologico medio** degli anelli della catena alimentare stessa



La lunghezza media delle catene alimentari in una comunità si può stimare in base alla produzione primaria netta, al rendimento ecologico medio ed al flusso di energia medio di una popolazione di un predatore terminale

L'energia disponibile, $E(n)$, per un predatore ad un dato livello trofico n , è data dal prodotto della produzione primaria netta, PPN, per i **rendimenti ecologici intermedi**, η :

$$E(n) = (PPN) \times \eta^{n-1}$$

Il numero di livelli trofici possibile diventa:

$$n = 1 + [\log E(n) - \log(PPN)] / \log(\eta)$$

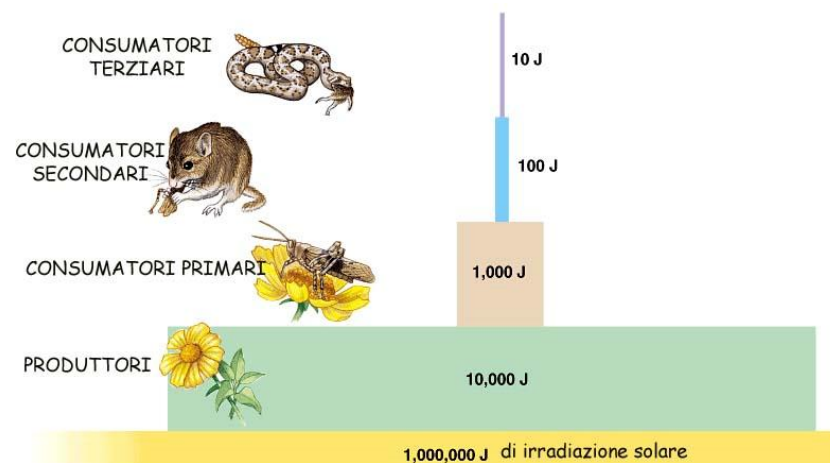
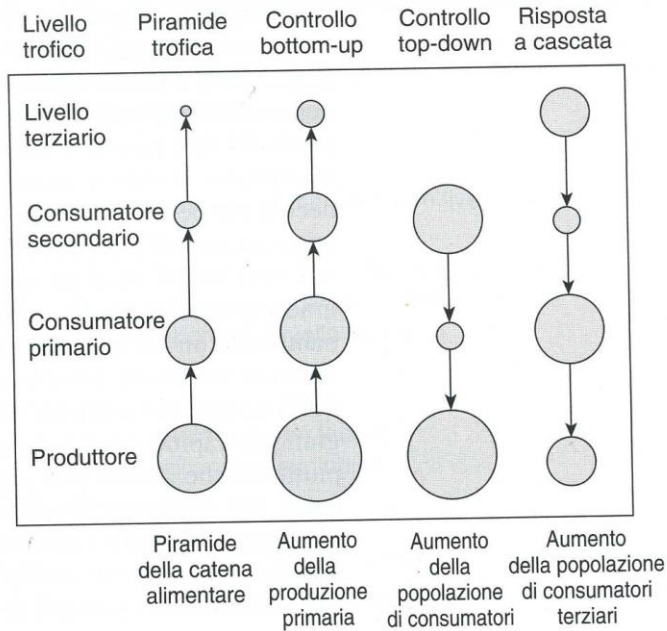


Figura 3-24. Diagramma che illustra diversi possibili tipi di meccanismi di controllo nell'ipotesi della cascata trofica.





Contenuti stomacali



Traccianti isotopici (es ^{32}P)