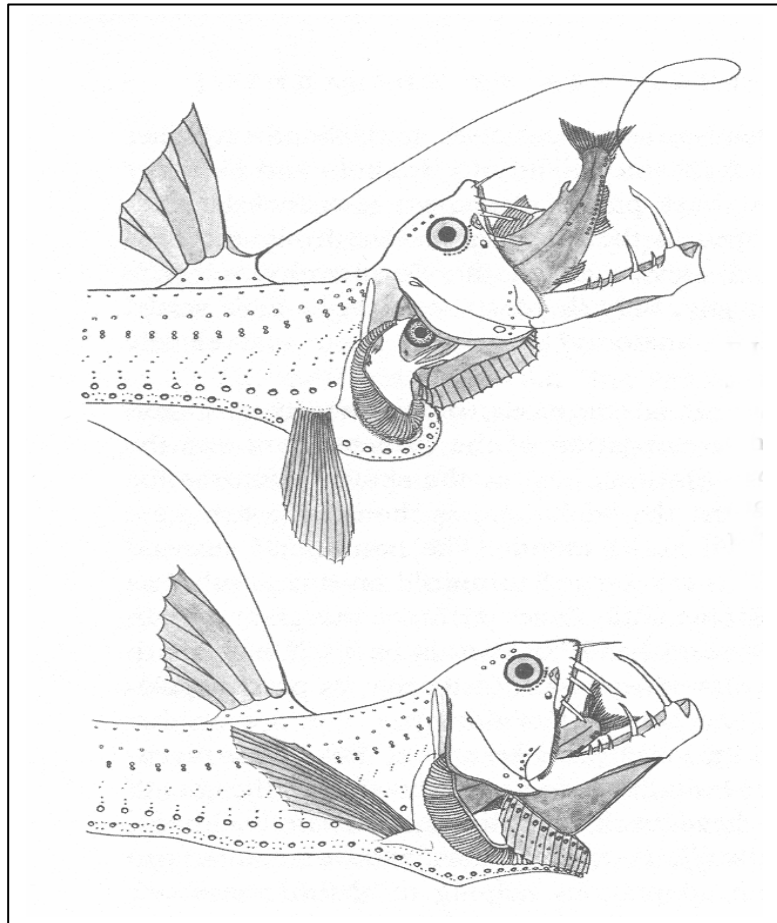


Introduzione alla

ECOLOGIA MARINA



UNIVERSITA' LA SAPIENZA

Laurea triennale di Scienze Naturali e Scienze Biologiche

Ecologia Marina

Premessa

1. Alcuni concetti di base
2. Produzione primaria
 - 2.1 La fotosintesi
 - 2.2 La produzione primaria planctonica
 - 2.3 La produzione primaria bentonica
 - 2.4 Metodi di misura
 - 2.5 Livelli di produzione primaria
3. Fattori che condizionano la produzione primaria
 - 3.1 La luce
 - 3.2 I nutrienti
 - 3.3 Gli upwelling
 - 3.4 La latitudine
4. I cicli di trasformazione della materia organica
 - 4.1 La chemiosintesi
 - 4.2 Il carbonio
 - 4.3 Il fosforo
 - 4.4 L'azoto
5. Altri concetti di base
6. I consumatori
 - 6.1 Catene alimentari nella colonna d'acqua
 - 6.1.1 La componente microbica
 - 6.1.2 La catena alimentare classica
 - 6.1.3 Le migrazioni del plancton
 - 6.1.4 Il ruolo dei grandi carnivori
 - 6.1.5 Produzioni ittiche
 - 6.1.6 Uccelli e mammiferi marini
 - 6.1.7 Variazioni geografiche
 - 6.2 Catene alimentari bentoniche
 - 6.2.1. Il ruolo delle alghe bentoniche
 - 6.2.2 Le praterie di *Posidonia oceanica*
 - 6.2.3 Interazioni tra specie
 - 6.2.4 Strategie alimentari
 - 6.2.5 Strategie di insediamento larvale
7. Ancora altri concetti di base
8. Struttura e dinamica delle comunità marine
 - 8.1 Struttura tassonomica e diversità
 - 8.2 Struttura spaziale
 - 8.3 Colonizzazione
 - 8.4 Successione

- 8.5 Accrescimento e Mortalità
- 8.6 Interazioni tra organismi
- 8.7 Cicli stagionali
- 8.8 Evoluzione temporale
- 8.9 La Biogeografia marina mediterranea

9. I principali ambienti marini

- 9.1 La piattaforma continentale
 - 9.1.1 I sedimenti e la distribuzione degli organismi
 - 9.1.2 La zonazione della piattaforma mediterranea
 - 9.1.2.1 Il piano sopralitorale
 - 9.1.2.2 Il piano mesolitorale
 - 9.1.2.3 Il piano infralitorale
 - 9.1.2.4 Il piano circalitorale
- 9.2 Acque lagunari e di estuari
 - 9.2.1 Definizioni e caratteristiche
 - 9.2.2 I popolamenti vegetali ed animali
 - 9.2.3 Produzioni e reti alimentari
 - 9.2.4 Specie ittiche eurialine
 - 9.2.5 Lo stato trofico e le crisi distrofiche
- 9.3 Le mangrovie
- 9.4 La barriera corallina
 - 9.4.1 Struttura, morfologia e origine
 - 9.4.2 Fattori limitanti
 - 9.4.3 Il ruolo delle zooxanthelle
 - 9.4.4 Produttività
 - 9.4.5 Cicli biologici
 - 9.4.6 Composizione e zonazione delle barriere
 - 9.4.7 Diversità e interazione tra specie
 - 9.4.8 I pesci della barriera
 - 9.4.9 Regressione e recupero delle barriere
- 9.5 Gli ambienti profondi
 - 9.5.1 La zonazione degli ambienti profondi
 - 9.5.2 Caratteristiche ambientali
 - 9.5.3 Gli adattamenti degli organismi
 - 9.5.4 La bioluminescenza
 - 9.5.5 La fauna profonda
 - 9.5.6 Ambienti atossici
 - 9.5.7 gli hydrothermal vents

10. Alterazioni degli ecosistemi marini

- 10.1 Inquinamento da sostanze tossiche
- 10.2 Inquinamento da petrolio
- 10.3 L'eutrofizzazione
- 10.4 Alterazioni sedimentarie
- 10.5 Il prelievo di risorse della pesca
- 10.6 Il "Global change"
- 10.7 L'interazione di più effetti inquinanti

PREMESSA

Questo testo si rivolge prioritariamente agli studenti della laurea triennale in Scienze Naturali, curriculum “Ecosistemi marini”, e a quelli di Scienze Biologiche della Facoltà di Scienze dell’Università La Sapienza di Roma.

Richiede delle conoscenze di base che vengono fornite dagli esami del primo e secondo anno, e in particolare dalle Biologie Marine (vegetale ed animale).

Nella sua forma attuale deve essere considerato ancora preliminare in quanto molte sue parti richiedono ulteriori aggiustamenti. Si è ritenuto necessario presentarlo agli studenti perché avessero immediatamente un testo di riferimento unico. La tradizione degli insegnamenti biologici marini dei vecchi ordinamenti prevedeva, infatti, che gli studenti utilizzassero più testi alcuni dei quali in Inglese. Ma si trattava di studenti del quarto o quinto anno ormai esperti di ogni strategia didattica.

Visto il livello di formazione e i tempi tecnici a disposizione degli studenti delle nuove lauree, non è più possibile richiedere questo sforzo e quindi ecco la necessità di nuovi strumenti didattici.

E’ un testo sintetico, perché un corso triennale deve per sua definizione fornire le conoscenze di base, ma non per questo superficiale. Gli argomenti trattati sono quindi quelli canonici, l’unica accortezza è stata quella di cercare di condensare le informazioni nella forma più sintetica possibile. Il rischio in questi casi è quello di non riuscire ad essere totalmente chiari per argomenti particolarmente ostici, ma l’attenzione in questa direzione è stata costante. Il considerarlo preliminare e il desiderio di migliorarlo potranno effettivamente avere un significato se ci sarà anche il contributo dei fruitori che dovrebbero segnalare al Prof ogni lato oscuro, parte mancante o anche semplici errori che possono contribuire a migliorare il testo.

La sinteticità ha però un effetto collaterale gravissimo: non si possono tralasciare parti perché accessorie o ripetitive! Ogni paragrafo di una o due pagine di questo testo può facilmente essere argomento di un volume specialistico che è possibile trovare nelle biblioteche dei Dipartimenti.

Quindi trascurare anche soltanto poche righe può far perdere informazioni importanti.

L’ecologia marina è, infatti, un campo molto ampio di studio che va dalle conoscenze di base dei processi di produzione negli ecosistemi, alle alterazioni causate dall’uomo con l’inquinamento.

L’aver a disposizione un unico testo naturalmente facilita e riduce il lavoro di ricerca di diverse fonti di informazione, ma questo naturalmente non preclude la possibilità di approfondimenti che ognuno nell’ambito dei suoi specifici interessi può eventualmente portare avanti.

La differenza di preparazione in questi casi si percepisce sempre!

Un’ultima considerazione. C’è sempre la fila, da noi, di studenti che chiedono tesi su foche, delfini, balene o quant’altro sia stato stimolato, nel loro immaginario giovanile, da Pinocchio o da Quark.

La ricerca in mare significa molte cose, come la semplice elencazione degli argomenti toccati in questo testo dimostra. Gli aspetti sentimental-protezionistici non sono però tra gli argomenti “seri”.

Lo studio e la tutela delle risorse è una scienza vera ed ha approcci e modalità di svolgimento normalmente meno romantici di quello che la divulgazione documentaristica propone.

Si consiglia quindi di rimandare ogni scelta di interesse sull’argomento alla fine del corso !

E se nonostante tutto il desiderio irrefrenabile di salvare foche o delfini permane, ci sono sempre le associazioni protezionistiche che fanno un utilissimo lavoro, ma non ricerca scientifica.

A questo punto però, se dopo aver ordinato al bar un tramezzino tonno e pomodoro non vi riesce di spiegare al barista perché il tonno si può mangiare mentre il delfino si deve salvare, correte rischi seri sull’esito finale dell’esame...

1. ALCUNI CONCETTI DI BASE

Nell'ambiente marino, così come in tutti gli altri ambienti, gli organismi viventi interagiscono tra di loro e con l'ambiente fisico e chimico che li circonda. In questo processo gli organismi hanno un'influenza tra di loro e sull'ambiente in cui vivono. Allo stesso tempo le caratteristiche e le modificazioni ambientali influenzano tutti gli organismi. L'ecologia marina studia l'insieme di queste relazioni.

Quale pro-memoria sintetico si richiamano alcune definizioni di base .

Una **specie** è un insieme di individui interfecondi o potenzialmente tali, isolati riproduttivamente da altri insiemi di individui. Lo spazio geografico in cui sono distribuiti gli individui di una specie prende il nome di **areale**. Tutti gli individui di una data specie presenti in una determinata sub-area, all'interno dell'areale della specie, costituiscono una **popolazione**. Esistono specie costituite da molte popolazioni così come specie costituite da un'unica popolazione, a seconda del grado di isolamento genetico che hanno i gruppi di individui. Molte popolazioni di specie diverse possono coesistere in spazi comuni. Ne deriva il concetto di **biocenosi** (termine più usato in ambito mediterraneo) o **comunità**, ovvero l'insieme di individui di specie diverse aventi esigenze ambientali comuni, che coesistono, riproducendosi, in uno spazio comune caratterizzato da parametri ambientali omogenei.

L'insieme di biocenosi e dell'ambiente fisico e chimico costituisce un **ecosistema**.

Gli ecosistemi possono essere considerati a diversa scala a seconda del numero di biocenosi che includiamo. Alla maggiore scala è possibile considerare la terra come ecosistema comprendente le biocenosi terrestri, marine e di acque interne. All'estremo opposto, come esempio, può essere considerato quello di un'entità molto specifica come la fascia litoranea mediterranea di prateria di *Posidonia oceanica*, da alcuni autori considerato quale ecosistema. Entrambi questi casi hanno le componenti biotiche e abiotiche che la definizione di ecosistema richiede.

La corrente utilizzazione terminologica in ecologia marina considera i differenti mari ed oceani come ecosistemi, tuttavia gli ecosistemi sono entità così complesse che generalmente la ricerca si rivolge ai suoi componenti piuttosto che all'insieme .

Con poche eccezioni, di cui parleremo, la sorgente di energia per tutte le forme viventi negli ecosistemi acquatici è il sole. L'energia proveniente dal sole è utilizzata dagli organismi **autotrofi**, i vegetali. L'energia accumulata dagli organismi autotrofi costituisce, sotto forma di alimento, gli organismi non in grado di utilizzare l'energia solare. Si chiamano infatti **eterotrofi** quegli organismi che ottengono la loro energia consumando organismi autotrofi o altri organismi che si siano nutriti di vegetali. La struttura che lega organismi autotrofi con i successivi livelli di eterotrofi prende il nome di **struttura trofica** in cui ogni livello di consumatore è detto **livello trofico**.

Il primo livello trofico è quello degli organismi autotrofi in cui l'energia viene catturata e conservata nei composti organici. Man mano che l'energia passa di livello in livello in questa struttura, la maggior parte di questa si perde per le necessità metaboliche degli organismi. La quantità persa è variabile tra l'80 e il 95 per cento. Il sistema diventa quindi autolimitante in quanto ad un certo punto l'energia si riduce a tal punto da non poter essere passata ad un livello successivo. I rapporti tra diversi livelli trofici possono essere rappresentati per mezzo delle così dette piramidi trofiche in cui sono raffigurate le dimensioni relative di **produttori primari**, **consumatori primari** (erbivori), e i differenti livelli di **consumatori secondari** (carnivori) all'interno di una porzione dell'ecosistema. Infatti, essendo ogni ecosistema composto da più comunità ed ogni comunità composta da più popolazioni , con diversi produttori e consumatori, il passaggio di energia attraverso un ecosistema può seguire diverse strade . Ognuna di queste, in cui specifici produttori sono legati a consumatori, prende il nome di **catena alimentare**, mentre

l'insieme delle combinazioni di tutte le catene alimentari in una determinata comunità o in un ecosistema prende il nome di **rete alimentare**.

Su tutti i livelli trofici agisce l'ulteriore frazione dei **decompositori**, organismi (normalmente batteri) in grado di scomporre le molecole organiche complesse degli organismi morti, liberando molecole semplici utilizzabili nuovamente dagli autotrofi (**mineralizzazione**).

La reintroduzione di queste sostanze organiche nell'ambiente, oltre a quelle normalmente presenti, è fondamentale per il mantenimento della vita in quanto basilari per la sintesi della materia organica.

Composti del Carbonio, dell'Azoto e del Fosforo prendono il nome di **nutrienti** in quanto essenziali per la sintesi organica e in assenza dei quali la stessa fotosintesi non potrebbe essere utile.

Queste sostanze hanno quindi un ciclo continuo di utilizzazione e successiva decomposizione ed immissione nell'ambiente ma in ogni ciclo una frazione può andar persa, ad esempio, intrappolata nei sedimenti con ciò determinando rischi di indisponibilità di alcuni elementi (ad esempio i composti dell'Azoto e del Fosforo) che in questo modo possono diventare **fattori limitanti** per la produzione primaria.

Comunità ed ecosistemi hanno gli stessi livelli trofici in tutto il mondo mentre le specie che li costituiscono variano in ogni area geografica e all'interno di ogni area geografica. La struttura in specie delle comunità è quindi altamente variabile anche se la struttura trofica non cambia.

Vi sono molte migliaia di specie che hanno lo stesso ruolo trofico, quale ad esempio quello degli autotrofi. In questo contesto il ruolo della specie è detto **nicchia ecologica** e può essere più o meno ampio a seconda del grado di specializzazione. Ad esempio in un ambiente temperato quale il Mediterraneo può esserci una sola specie dominante di pianta superiore ad occupare la fascia litorale (*Posidonia oceanica*) e quindi quella specifica nicchia, mentre in ambiente tropicale questa è occupata da diverse specie che si suddividono la stessa nicchia divenendo quindi più specializzate.

A differenza della nicchia l'**habitat** è il luogo dove vive un organismo. Ad esempio il copepode *Acartia clausi* ha quale habitat le acque superficiali mediterranee ma la sua nicchia è quella di un erbivoro consumatore di alghe unicellulari fitoplanctoniche.

Le biocenosi (comunità) hanno una composizione in specie caratteristica, normalmente costituita da poche **specie dominanti** da un punto di vista quantitativo che caratterizzano la comunità e molte **specie rare**. L'insieme delle specie di una comunità prende il nome di **ricchezza specifica** mentre la **diversità specifica**, calcolata attraverso degli indici matematici, è una misura che unisce il numero di specie con il numero di individui di ogni specie in ogni comunità.

Elevati valori di diversità sono generalmente considerati indicatori di buona condizione ambientale.

Popolazioni, comunità ed ecosistemi sono infine regolati da una serie di fattori che possiamo grossolanamente suddividere in abiotici e biotici. I primi sono quelli derivanti dalle caratteristiche fisiche e chimiche dell'ambiente, i secondi dalle interazioni tra gli organismi viventi.

Tra queste ultime ricordiamo la **competizione** intesa come interazione fra organismi per le risorse necessarie alla sopravvivenza, che può essere **intraspecifica** (tra individui della stessa specie) o **interspecifica** (tra individui di specie diverse). Per **predazione** intendiamo l'alimentazione di una specie da parte di un'altra.

L'insieme di queste interazioni biotiche ed abiotiche ha, in condizioni di equilibrio, il fine di mantenere le popolazioni all'interno di limiti quantitativi specifici in quanto tutte le specie marine posseggono potenziali riproduttivi in grado di ampliare di molto la consistenza delle popolazioni rispetto a quanto presente in natura. In condizioni di crisi questa potenzialità permette un più rapido recupero quantitativo della popolazione.

2. PRODUZIONE PRIMARIA

La fissazione del carbonio inorganico in composti organici attraverso la fotosintesi, per opera di organismi contenenti clorofilla, è detta **produzione primaria**. E' misurata come peso del carbonio fissato per unità di area e per unità di tempo.

La **produzione primaria lorda** è il carbonio totale fissato mentre la **produzione primaria netta** è il carbonio che rimane dopo le perdite dovute alla respirazione.

Per **produttività** si intende invece la produzione potenziale di un ecosistema o di una frazione di esso. Si deve infine considerare la misura della quantità di organismi vegetali presenti per unità di volume d'acqua o superficie (nel caso del fitobenthos) che è nota come **standing crop o biomassa**.

Ogni ambiente acquatico quindi ha una certa biomassa vegetale che possiede una produttività che, in funzione delle condizioni presenti si traduce in un certo livello di produzione primaria.

Nell'ambiente marino alcune stime ipotizzano una produzione primaria lorda pari a $30-60 \cdot 10^9$ tonnellate di carbonio annuale pari cioè a circa il 40 % della produzione primaria totale della terra.

Vi sono molte migliaia di specie vegetali marine che sono quindi produttori primari, dagli organismi unicellulari del fitoplancton alle alghe bentoniche, dai simbionti delle madrepore alle piante superiori quali le fanerogame.

I produttori primari sono presenti nelle acque illuminate, ed essendo la luce rapidamente assorbita con la profondità, la maggior parte dei processi di produzione primaria si svolgono a profondità inferiori ai 200 m.

La piattaforma continentale normalmente inclusa tra 0 e 150 m di profondità, occupa circa il 7,5 % dei fondi oceanici e quindi la gran parte dei fondi oceanici è perennemente priva di luce. La produzione primaria avviene quindi nelle acque superficiali e lungo i margini continentali e per questo motivo sono le forme planctoniche superficiali ad avere il ruolo più importante.

Il fitoplancton contribuisce, infatti, a circa il 95% della produzione primaria marina.

Macroalghe bentoniche, mangrovie, alghe di barriera coralline e fanerogame contribuiscono in maniera minore alla produzione primaria globale ma la loro produzione per unità di area è maggiore.

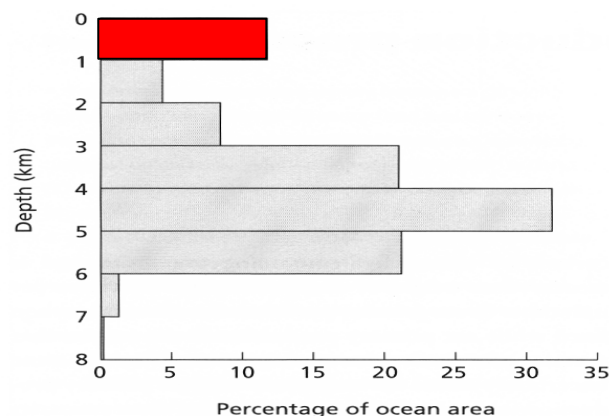


Fig. 2.1 - Proporzioni delle superfici oceaniche in relazione alla profondità. La profondità media è di 3.7 km. (Da Sunderman, 1986)

I produttori primari sono detti anche organismi **autotrofi** in grado cioè di ottenere composti organici da sostanze inorganiche. Gli autotrofi che usano la luce come sorgente di energia per fissare il carbonio sono detti **fotosintetici** mentre gli organismi che usano l'energia presente nei composti inorganici, come ad esempio H₂S, metano, ammoniaca, nitriti, ecc, sono detti **chemiosintetici**.

I batteri chemiosintetici contribuiscono in maniera significativa in alcuni ambienti, quali quelli privi di luce, alla creazione di una produzione primaria indipendente dalla fotosintesi che è anche detta **produzione para-primaria**.

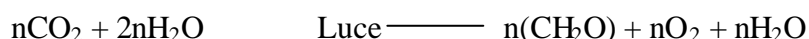
Il ruolo rilevante della chemiosintesi batterica nella decomposizione della sostanza organica e nella mineralizzazione di quei nutrienti fondamentali ai processi di produzione biologica quali tutti i composti del Fosforo e dell'Azoto, è noto da lungo tempo. Più recenti sono le scoperte di produzioni para-primarie legate a fonti particolari di composti inorganici come gli *hydrothermal vent* o le fosse anossiche di alcuni oceani.

Primary producer	Area (10 ⁶ km ²)	Area (% total)	Total NPP (10 ⁹ t C y ⁻¹)	NPP (% total)
Oceanic phytoplankton	332.0	88.46	43.0	81.10
Coastal phytoplankton	27.0	7.19	4.5	8.49
Macroalgae	6.8	1.81	2.55	4.81
Mangroves	1.1	0.29	1.1	2.07
Coral reef algae	0.6	0.16	0.6	1.13
Seagrasses	0.6	0.16	0.49	0.92
Marsh plants	0.4	0.11	0.44	0.83
Microphytobenthos	6.8	1.81	0.34	0.64

Fig. 2.2 - Produzione primaria in ambiente marino in relazione alla superficie occupata dalle diverse componenti vegetali. NNP = Produzione Primaria Netta.

2.1 La fotosintesi

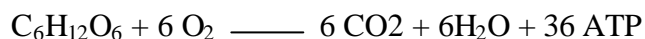
La fotosintesi in ambiente acquatico ha la seguente reazione:



Questo processo richiede l'energia di circa 112 kcal per mole di carboidrato prodotto. L'energia è derivata dall'assorbimento della luce da parte dei pigmenti fotosintetici che utilizzano la luce principalmente nella regione del visibile tra 300 e 720 nm. Ciascun pigmento fotosintetico ha sue caratteristiche di assorbimento di una distinta lunghezza d'onda dipendenti dalla sua struttura molecolare. Così le caratteristiche di assorbimento della luce sono differenti in ciascun gruppo di alghe. La luce di lunghezza d'onda inferiore ai 600 nm è principalmente assorbita dalla clorofilla *a* e dai pigmenti accessori.

Nella fotosintesi in mare l'H₂O è donatrice di elettroni. L'energia degli elettroni eccitati rilasciata in questa reazione è trasferita da una serie di ossidoriduzioni per la produzione di ATP e NADPH₂. Questi ultimi sono utilizzati per ridurre CO₂ in complessi di molecole organiche. Queste ultime reazioni non sono legate alla luce.

I composti organici prodotti dalla fotosintesi possono essere immagazzinati o usati immediatamente. L'energia contenuta nei composti organici è resa disponibile da una serie di reazioni ossidative. Ad esempio l'ossidazione del glucosio a CO₂ e H₂O produce 36 ATP.



Va ricordato che l'equazione generale della fotosintesi è incompleta perché i produttori hanno necessità di una serie di nutrienti inorganici per la costruzione di molti componenti presenti nelle cellule. Ogni generalizzazione in questo contesto è difficilmente realizzabile in quanto le richieste in nutrienti variano da specie a specie. Ad esempio il fitoplancton può usare generalmente l'ammonio più che i nitrati per soddisfare le proprie esigenze di Azoto ma nel caso delle Diatomee i silicati hanno una importanza sostanziale per la loro crescita in quanto questo elemento è uno dei principali costituenti della parete cellulare.

Nonostante la complessità del processo fotosintetico, la sua efficacia nella cattura dell'energia luminosa è bassa. Soltanto tra 1,5 e 2,4% dell'energia della luce incidente è convertita in energia all'interno delle cellule.

2.2 La produzione primaria planctonica

Il plancton in grado di produrre per fotosintesi sostanza organica ha necessità di luce, nutrienti e CO_2 per crescere e moltiplicarsi. L'Azoto (come Nitrati) il Fosforo (come Fosfati) possono essere fattori limitanti in alcuni casi in cui non vi sia disponibilità di tali elementi nell'ambiente. La decomposizione della sostanza organica che contiene tali elementi avviene, infatti spesso sul fondo a notevole distanza dalle acque superficiali illuminate e se non vi sono condizioni idrodinamiche idonee che consentano un adeguato trasporto verticale, tali elementi possono rimanere intrappolati nel sedimento o in vicinanza del fondale.

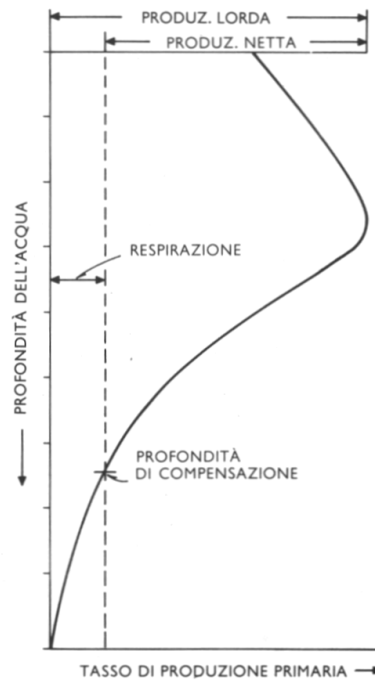
I più importanti taxa di produttori primari planctonici sono le diatomee, i dinoflagellati, i cocolitoforidi, i silicoflagellati.



Il fitoplancton ha necessità di luce per la fotosintesi e quindi i suoi adattamenti principali sono per la permanenza negli strati d'acqua più idonei in relazione alla intensità luminosa. Se il peso specifico delle cellule fitoplanctoniche supera quello dell'acqua gli organismi tenderanno a cadere verso il fondo e quindi verso le zone afotiche. Questo movimento tuttavia può favorire il flusso di acqua e quindi il contatto con nutrienti e CO_2 e può essere recuperato in senso opposto da correnti ascendenti o da movimenti attivi delle cellule. Quindi il fitoplancton ha la possibilità di ricercare un livello di profondità ottimale in relazione alle sue necessità.

Contrariamente alla fotosintesi il tasso di respirazione è indipendente dalla profondità. Così man mano che la profondità aumenta, l'Ossigeno prodotto dalla fotosintesi tende a diminuire finché è completamente consumato dalla respirazione. La profondità alla quale l'Ossigeno prodotto dalla fotosintesi è pari a quello consumato dalla respirazione è detta **profondità di compensazione**.

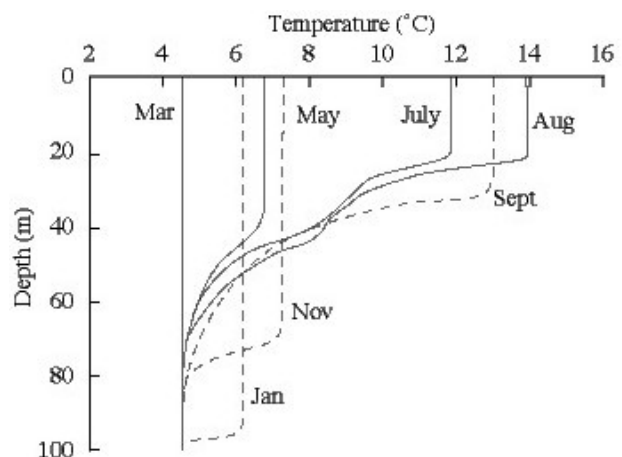
Fig.2.3 - Relazione tra profondità fotosintesi fitoplanctonica e respirazione fitoplanctonica. E' indicata la profondità di compensazione.



Questa profondità può variare nello spazio e nel tempo, soprattutto in relazione alla trasparenza delle acque, ma l'intensità luminosa che normalmente è presente è di circa l'1% di quella che arriva in superficie. Così la profondità di compensazione può essere a 100 m nelle acque chiare oceaniche o a meno di un metro in acque costiere torbide.

Quando il fitoplancton è trasportato al di sotto della profondità di compensazione vi è perdita più che fissazione di carbonio. Questa condizione avviene nelle acque costiere con forti escursioni di marea, o sottoposte a forti venti. Quando le acque sono riscaldate dal sole nella stagione estiva, in assenza di vento e con limitate escursioni di marea, l'acqua calda inizia a stratificare in superficie. All'interfaccia delle acque calde e poco dense e quelle fredde e dense si forma un **termocline**.

Fig. 2.4 - Formazione del termocline nei diversi mesi dell'anno



Se le acque calde stratificate sono più superficiali della profondità di compensazione il fitoplancton non potrà raggiungere gli strati al di sotto della profondità di compensazione.

Questo da una parte protegge il fitoplancton da accidentali trasporti in acque profonde non idonee ma dall'altra crea una barriera tra i nutrienti presenti nelle acque profonde che non

possono raggiungere gli strati superficiali con il risultato di una perdita di capacità produttiva di quelle acque. Le migrazioni verticali dello zooplancton che durante le ore notturne si spostano in superficie per predare il fitoplancton possono ulteriormente contribuire al trasporto di nutrienti fuori dalla zona fotica. Infatti, dopo la predazione tornano sotto il termocline e qui eliminano i prodotti catabolici successivi all'alimentazione.

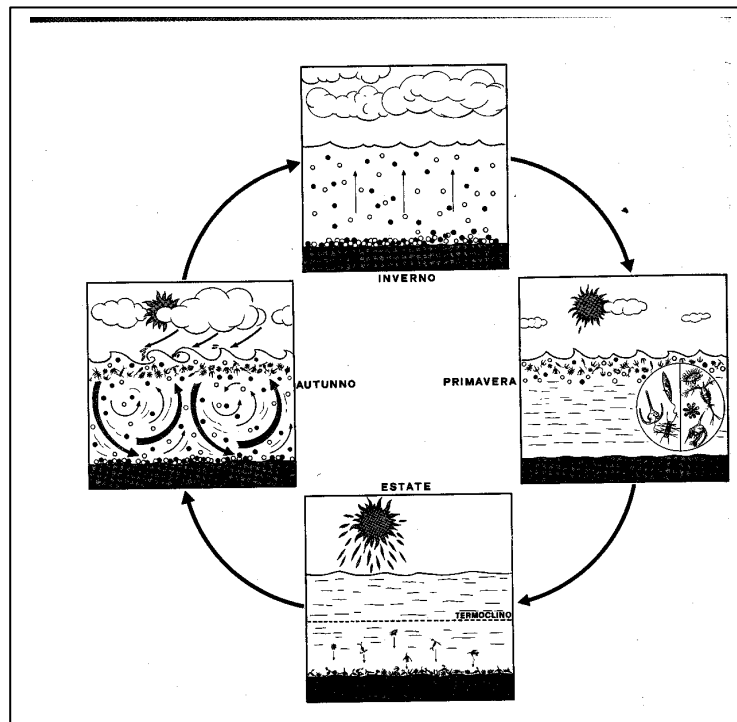


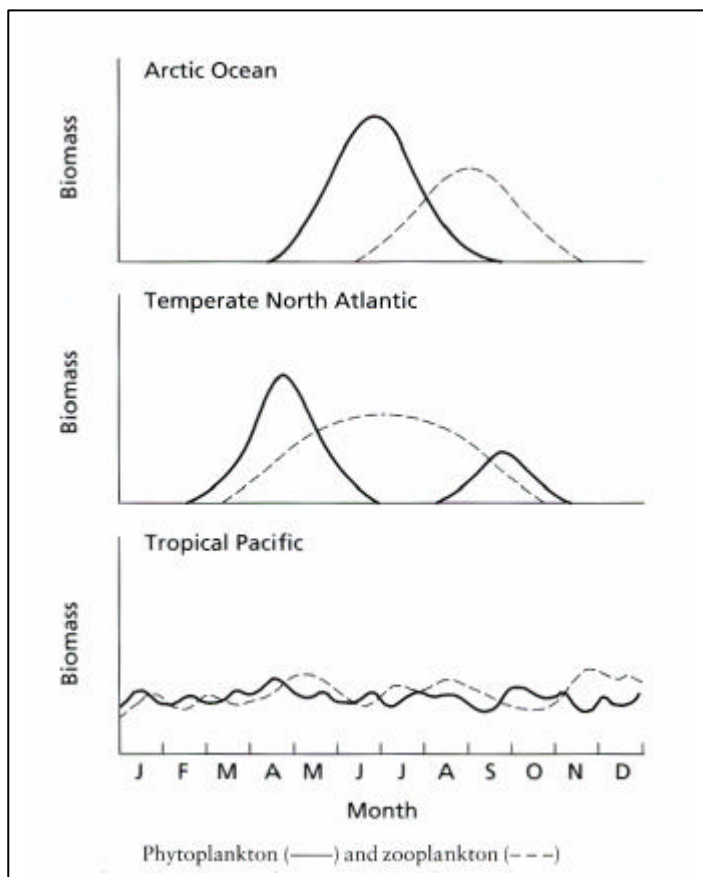
Fig.2.5 Ciclo di Produzione Primaria in ambiente temperato.

In molti mari tropicali le acque sono permanentemente stratificate e la produzione è limitata dalla disponibilità di nutrienti.

Nelle acque temperate, e tra queste il Mediterraneo, la stratificazione può avvenire soltanto durante i mesi estivi, quando il rimescolamento per l'azione di venti è limitato e la radiazione solare è più intensa. La stratificazione iniziale consente un rapido **bloom** fitoplanctonico in quanto l'elevata quantità di nutrienti disponibili e la radiazione luminosa consentono una ottimale produzione primaria. A stratificazione consolidata nella fase di piena estate si accompagna la scomparsa di nutrienti e conseguente caduta di produzione primaria che può riprendere in autunno con i primi rimescolamenti verticali ed una buona presenza d'illuminazione. E' quindi comune la condizione di doppio picco nelle produzioni fitoplanctoniche di acque temperate.

Le differenze tra cicli di produzione in ambienti tropicali, temperati e polari sono schematizzate nella figura 2.6. Va ancora considerato che la riproduzione di molte specie di pesci è strettamente legata a questi cicli in quanto nelle loro fasi larvali i pesci si nutrono tanto di fitoplancton quanto di zooplancton. Così nelle acque temperate lo sviluppo larvale di molti pesci coincide con il bloom fitoplanctonico primaverile. La mortalità giovanile di tali specie può quindi fortemente essere influenzata dalle condizioni di sviluppo delle biomasse planctoniche.

Fig. 2.6 - Cicli di produzione fitoplanctonica e zooplanctonica in ambienti artici, temperati e tropicali.



2.3 Produzione primaria bentonica

Mentre dal fitoplancton deriva la gran parte della produzione primaria marina, soltanto un 10% di altri vegetali come macroalghe, fanerogame, mangrovie, contribuiscono alla produzione primaria globale.

Queste specie devono rimanere ancorate al substrato nelle acque costiere dove la luce è disponibile. Le **macroalghe** bentoniche occupano buona parte dei substrati rocciosi della fascia costiera dalla zona di marea fino ai limiti della zona fotica e costituiscono importanti comunità insieme ai macroinvertebrati bentonici in cui le diverse specie si sostituiscono in relazione alle condizioni ambientali presenti.

Così in superficie ad esempio avremo, come andamento generale, a basse profondità specie **fotofile** (amanti della luce) in grado di resistere ad un elevato idrodinamismo mentre a maggiore profondità specie **sciafile** (amanti dell'ombra) di acque a basso idrodinamismo. Vi sono poi casi di alghe di dimensioni giganti come *Laminaria* o *Macrocystis* molto comuni in Atlantico e nel Pacifico, che formano vere e proprie "foreste" in quanto ancorate sul fondo a 20-30 metri di profondità, riescono a raggiungere la superficie dell'acqua.

Insieme alle macroalghe un notevole numero di specie di **microalghe** bentoniche possono ricoprire il sedimento di fondi mobili o i fondi rocciosi e possono avere anche un importante ruolo nello scambio di nutrienti tra il sedimento e la colonna d'acqua. Tra le microalghe ricordiamo anche le specie **epifite** di altri organismi vegetali.

Oltre alle alghe vanno ricordate le piante superiori marine come le **fanerogame** in quanto in molte regioni occupano importanti superfici di fondale in specifiche fasce batimetriche. E' questo il caso delle praterie di *Posidonia oceanica* in Mediterraneo assai frequenti sui fondi

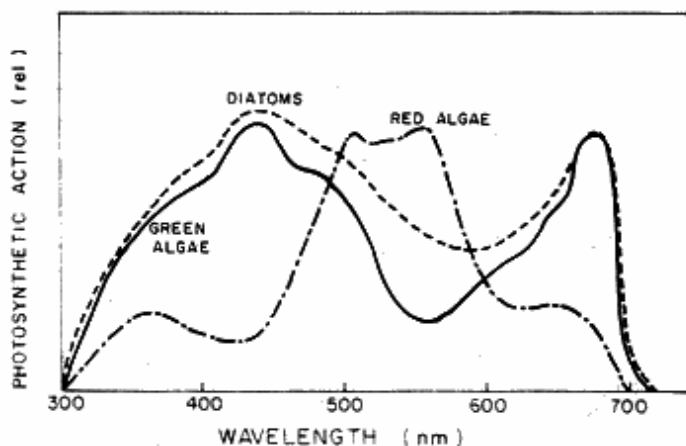
mobili fino ad un massimo di 40 m di profondità. La produzione delle foglie di Posidonia varia tra i 68 ei 147 g C /m² / anno. Molte fanerogame hanno un ruolo importante all'interno delle aree lagunari riuscendo spesso a creare prati compatti che riducono il rilascio di nutrienti e quindi i rischi di eutrofizzazione in tali ambienti.

In aree tropicali e subtropicali in vicinanza di estuari e lagune crescono all'interno dell'acqua alberi di **mangrovie** che hanno evoluto radici aeree e tolleranza alla salinità. Foreste di questi alberi sono frequenti in alcune regioni e costituiscono spesso la più importante frazione vegetale di produttori primari.

Le madrepore costruttrici di **barriere coralline** sono in grado di sostenere importanti produzioni primarie in una forma ancora diversa, ovvero per mezzo delle **zooxantelle** che sono alghe unicellulari che vivono in simbiosi con i polipi delle madrepore. Infatti in questi ambienti sono normalmente assenti o poco significative altre produzioni primarie sia planctoniche che bentoniche e le barriere coralline sono in questi ambienti i più importanti produttori primari.

Circa la metà del Carbonio fissato è utilizzato dalle madrepore per la produzione di CaCO₃ e per la respirazione, il resto è disponibile per i consumatori.

Fig. 2.7 - Spettro di assorbimento di diverse lunghezze d'onda da parte dei maggiori gruppi algali.



2.4 Metodi di misura

Esistono diversi metodi di stima della biomassa vegetale in mare. In particolare per quello che riguarda il fitoplancton, che è una delle produzioni primarie più attivamente misurate per la caratterizzazione delle acque, esistono tecniche di misura a diverso livello di precisione:

- il sistema più semplice consiste nella raccolta di un volume noto di acqua di mare e, dopo sedimentazione, nel calcolo del volume o del peso del fitoplancton raccolto. E' un sistema assai grossolano in quanto non consente di separare le diverse frazioni presenti in sospensione, pur rappresentando sicuramente il fitoplancton la frazione più importante. Ha un valore indicativo che può essere utile in condizioni in cui non sia possibile effettuare più complesse analisi di laboratorio.
- un altro metodo consiste nella conta del numero di cellule fitoplanctoniche per volume di acqua di mare. Questo metodo è complesso da una parte perché richiede una conta al microscopio delle cellule presenti e poco preciso dall'altra perché non considera le differenze esistenti nelle dimensioni tra le cellule di diverse specie.
- il più importante e comune metodo correntemente applicato per la stima della biomassa fitoplanctonica è quello della misura della concentrazione di clorofilla *a* per un determinato volume di acqua. Tale misura è piuttosto semplice da fare rispetto alla complessa conta delle

single cellule in quanto indipendente dalla dimensione delle singole cellule, e sicuramente più accurata del semplice calcolo di volume e peso di fitoplancton per unità di volume.

Il metodo consiste nella filtrazione di un volume noto di acqua e nella estrazione della clorofilla mediante un solvente (acetone) e successiva misura della sua concentrazione mediante spettrofotometro.

Queste misure ci danno indicazione di quanto è presente in mare ma non della capacità di produzione di un determinato ambiente. Questa può essere ottenuta con altri metodi più complessi:

- Il metodo più antico è quello dell'ossigeno. Si prelevano dall'ambiente da studiare due campioni identici di acqua con il loro popolamento. Dopo la misura dell'ossigeno disciolto essi sono immersi alla profondità di origine in recipienti chiusi, uno trasparente ed uno opaco nero. Dopo un certo periodo, normalmente 24 ore, l'ossigeno viene di nuovo misurato. Le differenze con la prima misura sono dovute, nella bottiglia opaca alla sola attività respiratoria e quindi il valore è negativo, nella bottiglia trasparente alla somma di fotosintesi e respirazione per cui sottraendo il valore della respirazione si può avere la misura della produzione reale dell'ambiente considerato.
- Altro sistema correntemente utilizzato è quello dei traccianti radioattivi. In questo caso il campione è addizionato con una soluzione di Carbonio radioattivo (C^{14}) sotto forma di carbonato. Viene quindi sottoposto ad una permanenza nell'ambiente di studio. Si filtra quindi la frazione fitoplanctonica e si misura la quantità di carbonio radioattivo fissato dalla fotosintesi che fornisce il tasso reale di produzione fitoplanctonica per unità di tempo nell'ambiente esaminato.

La stima di produzioni primarie bentoniche può essere complessa in certe circostanze. Infatti, se la stima della biomassa per unità di superficie può essere risolvibile con relativa semplicità per le macrofite più complesso è il campionamento delle microfite in quanto non è sempre facile separare le alghe dal sedimento. Per questo motivo per le macrofite si utilizzano ripetute stime di biomassa, per stimare l'incremento per unità di tempo. La produzione di microfite è invece ottenuta con maggior precisione con i metodi dell' O_2 o del C_{14} in precedenza spiegati, applicati direttamente nell'ambiente di studio che isolano la porzione da misurare dal resto del popolamento vegetale.

2.5 Livelli di produzione primaria

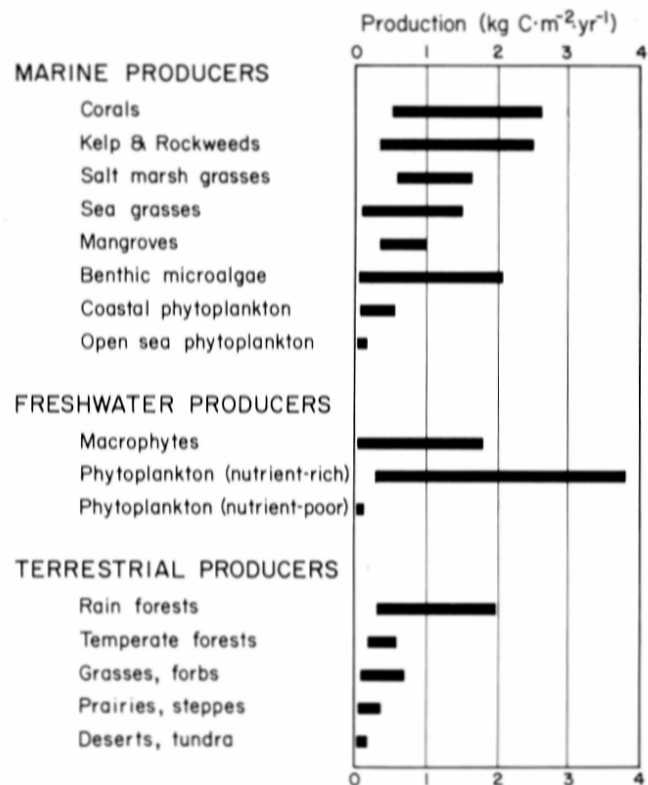
Molte misure di produzione primaria sono state fatte nei diversi ambienti marini utilizzando le diverse tecniche illustrate in precedenza. In molti casi queste misure sono difficilmente confrontabili in quanto hanno come stima parametri diversi. E' per questo che per fare confronti tra i diversi mari è necessario riferirsi alla produzione in termini di Carbonio fissato per unità di area per anno. Vi possono essere delle differenze nelle misurazioni nelle varie condizioni ambientali ma è ormai ben accettato che il livello di produzione primaria può variare da 25 g C/ m^2 / anno nelle aree tropicali di mare aperto a 250 g C/ m^2 / anno nelle regioni costiere e nelle aree di particolare concentrazione di nutrienti. Le aree a più elevata produzione sono molto localizzate. Circa il 25 % della produzione fitoplanctonica avviene nell'8% dell'area oceanica, il 50% nel 24% e il 75% nel 54% degli oceani.

L'intervallo dei valori di produzione annuale per gli organismi marini mostra che le macroalghe bentoniche e le fanerogame sono generalmente più produttive delle alghe unicellulari. La

produzione fitoplanctonica è quindi particolarmente bassa. Ma questo non deve trarre in inganno sul ruolo della produzione fitoplanctonica che, essendo estesa a tutta la superficie delle acque marine, ha un peso assoluto molto rilevante.

E' anche interessante notare come la potenzialità fitoplanctonica sia, però, molto elevata in quanto in sistemi di acque continentali con abbondanza di nutrienti, la capacità di produzione fitoplanctonica diventi in assoluto la più elevata con ciò evidenziando il ruolo di limitazione dovuto alla disponibilità di nutrienti in mare.

Fig. 2.8 - Valori della produzione primaria in diversi ambienti marini, di acque interne e terrestri.



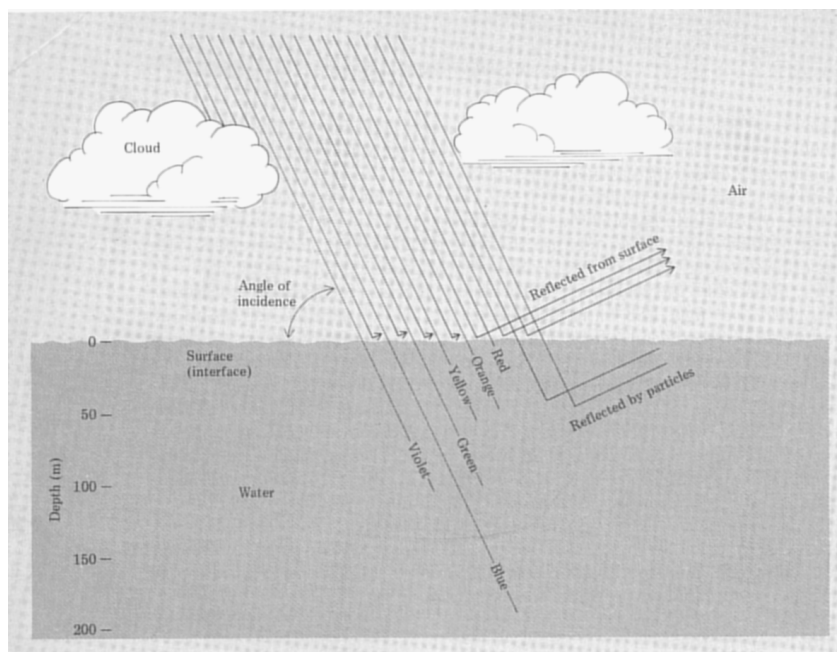
3. FATTORI CHE CONDIZIONANO LA PRODUZIONE PRIMARIA

3.1 La luce

La fotosintesi è possibile, come abbiamo visto, quando la radiazione luminosa è in grado di raggiungere le cellule vegetali. In particolare ha significato come potenziale strato produttivo quello al di sopra della profondità di compensazione. Questo livello naturalmente varia in quanto la profondità che la luce può raggiungere è dipendente da numerosi fattori. Questi sono l'assorbimento della luce da parte dell'acqua, la trasparenza dell'acqua, la riflessione della superficie dell'acqua, la latitudine e l'altezza del sole (stagioni).

Questi concetti sono stati descritti nel corso di "Biologia Marina Animale e Sistematica dei Pesci" e qui vengono solamente accennati.

Fig. 3.1 - La penetrazione della luce nell'acqua nelle sue diverse componenti.



Quando la luce incontra la superficie del mare una certa quantità è riflessa in funzione dell'angolo di incidenza. Più l'angolo d'incidenza si avvicina ai 90° (ovvero perpendicolare alla superficie dell'acqua) maggiore sarà la penetrazione e minore la frazione riflessa. L'angolo d'incidenza cambia con la latitudine con le ore del giorno e con le stagioni.

La luce che penetra all'interno dell'acqua modifica la sua intensità luminosa (misurata in Lux) e la sua composizione spettrale (lunghezza d'onda) per effetto di diversi tipi di assorbimento.

Il primo è legato alla riflessione della luce da parte di particelle (inorganiche o organiche che siano) in sospensione: acque con molto materiale in sospensione hanno una scarsa trasparenza che determina, per riflessione, una estinzione della intensità luminosa molto rapida. La profondità di compensazione corrisponde ad una illuminazione di circa 500 lux cioè lo 0,3 % dell'illuminazione superficiale estiva. La profondità di compensazione varia quindi con l'ora, la latitudine, la stagione e le condizioni di trasparenza dell'acqua. Prende il nome di **zona eufotica** quella in cui i processi fotosintetici hanno un bilancio positivo, mentre il bilancio è negativo nella **zona disfotica**. Oltre la zona disfotica vi è la **zona afotica** caratterizzata dall'oscurità. Lo spessore dello strato fotosinteticamente produttore è dunque molto piccolo in confronto al volume degli oceani la cui profondità media è di 4000 metri.

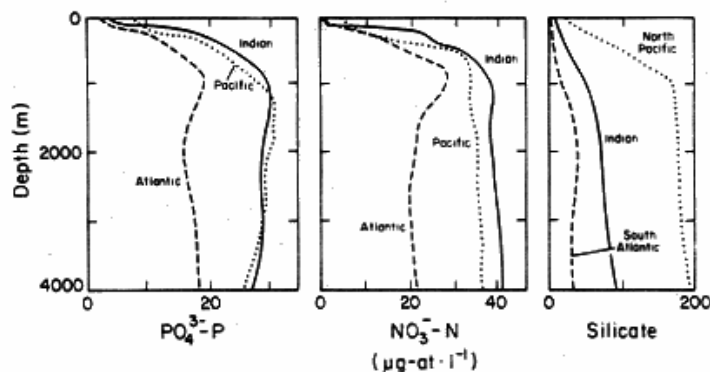
Il secondo fenomeno di modificazione della luce penetrata nell'acqua è legato all'assorbimento selettivo da parte dell'acqua delle diverse lunghezze d'onda che compongono lo spettro del visibile.

3.2 I nutrienti

I più critici elementi necessari per la crescita di tutti i vegetali in mare sono l'Azoto (come Nitrato NO_3^-) e il Fosforo (come fosfati PO_4^{3-}). Anche i Silicati hanno un ruolo importante per lo sviluppo delle Diatomee. Altri nutrienti possono essere necessari in quantitativi variabili ma sempre piuttosto bassi e nessuno ha l'importanza dell'Azoto e del Fosforo. La loro importanza nasce dal fatto che la disponibilità in ambiente marino, diversamente dall'ambiente terrestre, è limitata, perciò questi possono diventare fattori limitanti per lo sviluppo vegetale. Il Carbonio ad esempio è sicuramente il principale elemento necessario alla vita ma la sua disponibilità in mare è praticamente illimitata per cui non è un fattore critico per la crescita algale.

Il problema della carenza di questi due elementi nasce dalla diversa dislocazione spaziale dei processi produttivi e di degradazione della sostanza organica in mare rispetto alla terraferma. Infatti, in mare, come abbiamo visto, i fenomeni di produzione fotosintetica sono legati ai primi metri di profondità dove la luce può penetrare, mentre la decomposizione della sostanza organica e quindi la mineralizzazione dei nutrienti avviene su fondali spesso distanti migliaia di metri dalle aree illuminate.

Fig. 3.2 - Distribuzione verticale di Fosfati, Nitrati e Silicati nei tre principali oceani.



Non è quindi semplice il recupero di quei composti dell'Azoto e del Fosforo che sulla terraferma rimangono nel suolo là dove si realizzano i processi produttivi fotosintetici.

Il raggiungere o meno gli strati superficiali è spesso condizionato dalle caratteristiche fisiche dell'acqua alle diverse latitudini. Ricordiamo che l'acqua ha diverse densità in funzione della salinità e della temperatura. Acqua fredda e salata è più densa di acqua calda e meno salata. Sotto la zona eufotica l'acqua è generalmente fredda e quindi più densa. Nella zona eufotica la temperatura varia con la latitudine e con le stagioni. Nei tropici ad esempio è calda e quindi meno densa per tutto l'anno. Nelle zone temperate è fredda d'inverno e calda d'estate mentre nelle regioni polari è fredda e più densa per tutto l'anno. La presenza di strati caldi superficiali rende le acque profonde isolate dalla superficie e quindi teoricamente le acque profonde ricche di nutrienti non possono raggiungere gli strati eufotici. Questa situazione è tipica anche delle stagioni estive in acque temperate, mentre in inverno le masse superficiali e quelle profonde raggiungono temperature simili e quindi possono mescolarsi rendendo accessibili i nutrienti agli strati superficiali. Nelle regioni polari le acque mantengono una temperatura costante ed uniforme dalla superficie al fondo rendendo potenzialmente sempre accessibili i nutrienti. Le correnti verticali in grado di muovere le masse profonde verso la superficie diventano quindi il fattore principale di rimessa in circolo dei nutrienti necessari alla fotosintesi.

Anche le correnti orizzontali sia superficiali che profonde hanno un ruolo fondamentale ed in molti casi questo è maggiore o minore in relazione alla morfologia del bacino. L'esempio del Mediterraneo è in tal senso particolarmente significativo. Il bilancio tra evaporazione e apporti di acque fluviali è infatti negativo e tale condizione richiama acqua dall'Atlantico attraverso lo Stretto di Gibilterra. Questo ha una profondità di soli 300 metri circa che consentono l'ingresso di acque calde superficiali poco salate e povere di nutrienti. Al contrario la fuoriuscita di acqua dal Mediterraneo è caratterizzata da salinità elevata e elevati valori di nutrienti. Ne consegue un impoverimento di nutrienti del Mediterraneo che è alla base della sua **oligotrofia**.

3.3 Gli upwelling

Vengono detti **upwelling** quei movimenti di acqua in grado di portare in superficie e quindi verso la zona fotica acque ricche di Nutrienti. Gli upwelling possono avere diversa origine ma le principali cause sono i venti costanti che allontanando le masse d'acqua costiere superficiali richiamano acque profonde, la presenza di particolari morfologie del fondale con risalite brusche in grado di forzare le correnti di fondo verso la superficie o ancora le correnti di mare aperto divergenti che richiamano acque profonde.

Upwelling locali ed intermittenti si osservano in vicinanza di isole del largo che si sollevano da fondali molto profondi condizionando elevati livelli di produzione fitoplanctonica. Risalite di questo tipo si osservano nelle isole Seychelles e nelle Galapagos e influenzano molto la ricchezza dei popolamenti ittici. Per ciò che riguarda gli upwelling di mare aperto condizionati dalle correnti di divergenza, il miglior esempio è quello causato dalla divergenza equatoriale che è indotta dalla forza di Coriolis e fa sì che le correnti derivanti dai venti occidentali dominanti, si spostino verso nord nell'emisfero settentrionale e verso sud in quello meridionale.

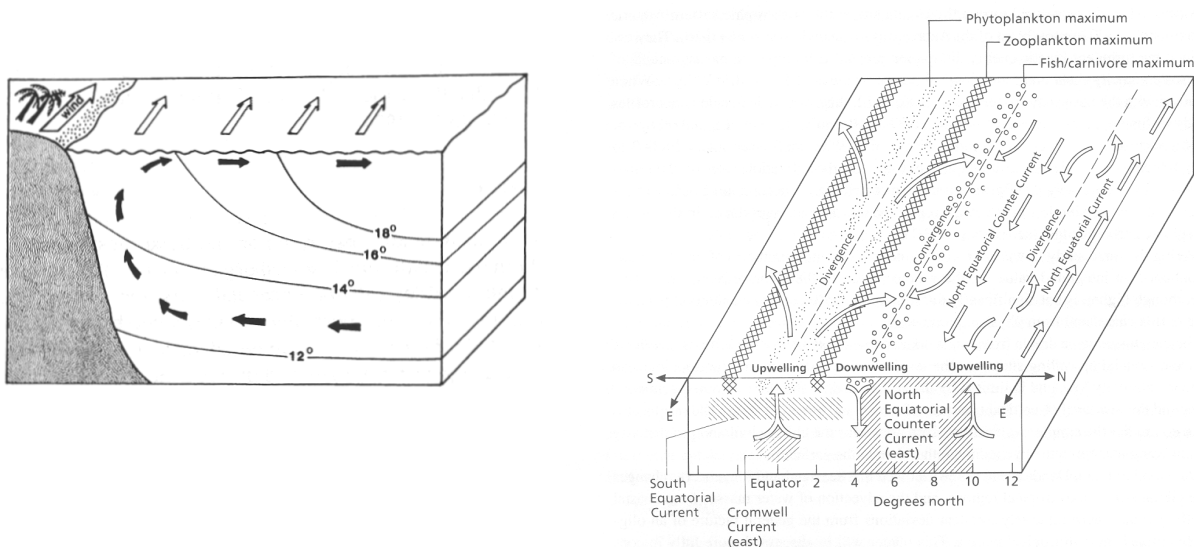


Fig. 3.5 - Schema di formazione di upwelling costieri e del largo.

Gli upwelling equatoriali condizionano la presenza di una comunità biologica che caratterizza tali aree anche per ciò che concerne le risorse ittiche. I produttori primari sono sempre strettamente in contatto con le acque di risalita avendo rapida crescita e generazioni di breve durata. A contatto con queste aree di bloom fitoplanctonici, sia a nord che a sud, si raggiungono i massimi di biomassa zooplanctonica e biomassa di piccoli e grandi pesci pelagici. Gli uccelli marini che si alimentano di piccoli pelagici in branco, hanno particolare presenza in queste aree. La produzione primaria in queste zone di upwelling equatoriali è spesso più bassa di quella che si osserva nelle aree costiere ma l'ampiezza del fenomeno è tale da influire significativamente sulla produzione primaria globale.

Gli upwelling costieri indotti da venti costanti sono normalmente in grado di produrre importanti produzioni primarie. Vi sono cinque principali correnti costiere associate ad upwelling e sono conosciute come correnti californiana, peruviana, somala, del Bengala e delle Canarie.

L'intensità degli upwelling dipende in questi casi dalla forza del vento e in alcune regioni hanno un carattere fortemente stagionale che induce bloom periodici. Negli upwelling peruviani che condizionano una delle più importanti produzioni ittiche mondiali di acciughe e sardine, la forza del vento è relativamente bassa ma l'upwelling dura per quasi tutto l'anno.

Al cambiare dell'intensità degli upwelling il fitoplancton risponde rapidissimamente mentre zooplancton e pesci hanno risposte più lente a causa dei loro cicli vitali più lunghi.

Le modificazioni climatiche che si osservano in questi ultimi anni con anomali riscaldamenti legati all'effetto serra, sono in grado di modificare le caratteristiche principali di alcuni di questi upwelling.

Altre caratteristiche oceanografiche sono in grado di condizionare le capacità produttive di alcune aree. Ad esempio nelle zone ad elevata escursione di marea i flussi di marea creano zone di turbolenza che producono stratificazioni. Simili condizioni si possono verificare al margine della piattaforma continentale dove le acque calde e salate della platea incontrano le acque fredde del largo. In entrambe queste condizioni si possono verificare dei bloom ma spesso si possono osservare concentrazioni di sostanza organica dovute alla diversa densità delle acque.

In queste condizioni si possono osservare aggregazioni di pesci e invertebrati concentrati per fini alimentari più che produzioni autonome *in situ*.

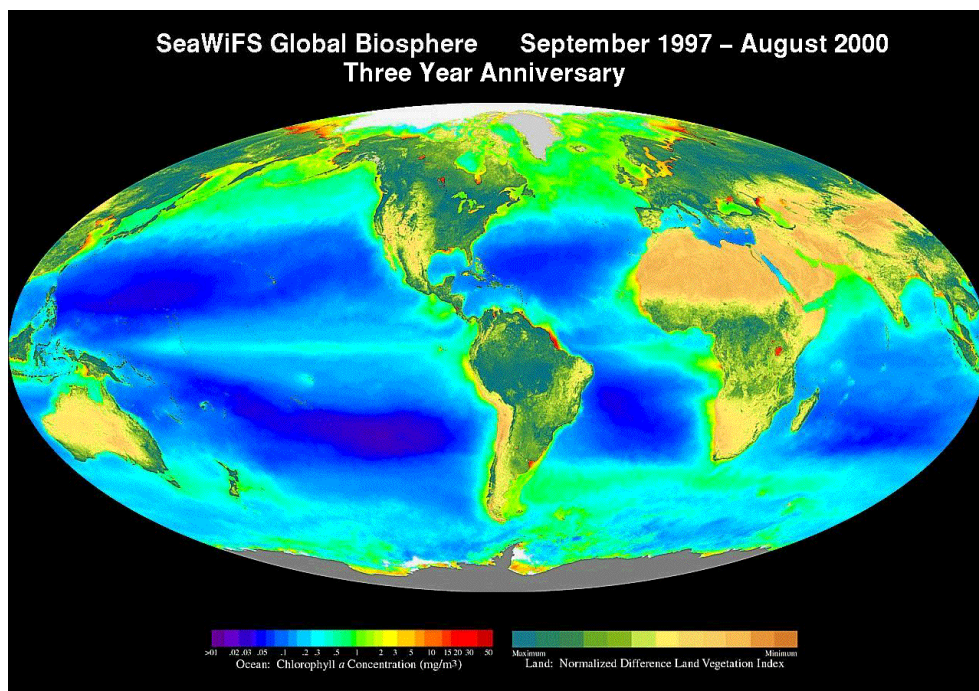


Fig. 3.4 - Principali aree di upwelling delle acque oceaniche e quindi di maggior fertilità in relazione alla produzione Primaria.

3.4 La latitudine

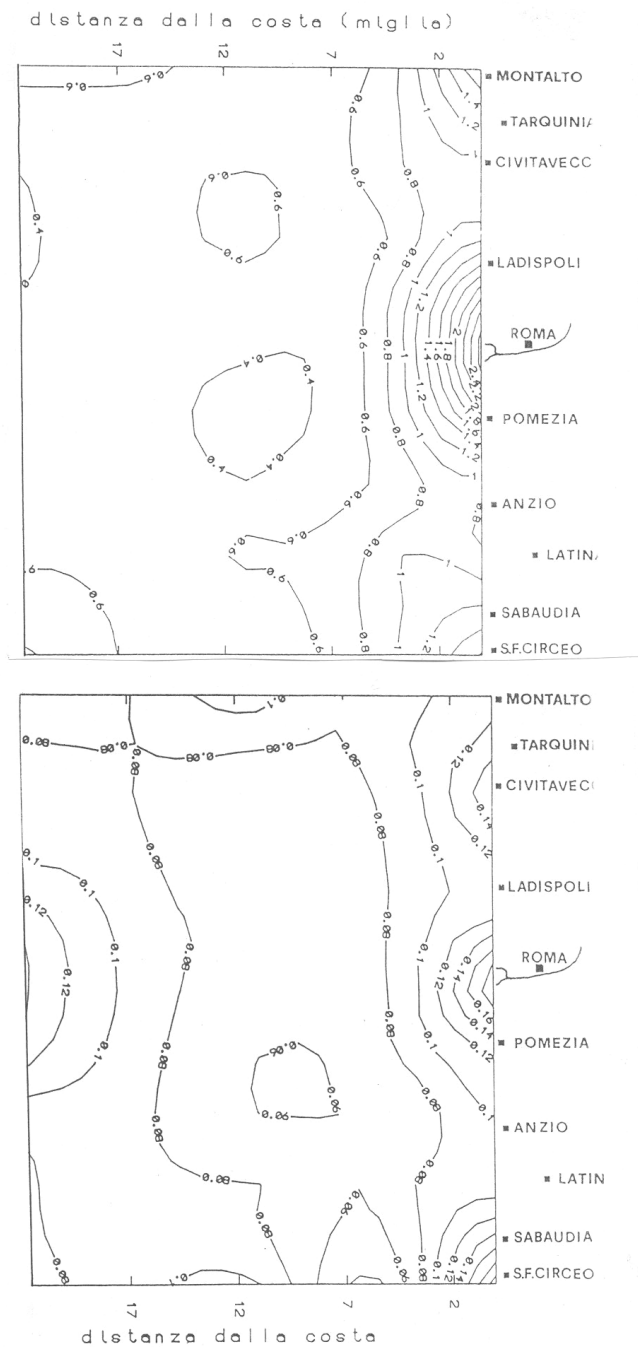
Considerando ora insieme i fattori esaminati per i diversi oceani abbiamo una serie di condizioni che caratterizzano le diverse acque per ciò che concerne le capacità di produzioni fotosintetiche.

Mari tropicali: le acque superficiali sono bene illuminate durante tutto l'anno in quanto il sole non ha variazioni stagionali della sua altezza. Le condizioni di illuminazione sono quindi ottimali. Allo stesso tempo però l'illuminazione con la sua frazione di infrarossi mantiene costantemente riscaldata l'acqua superficiale. La minor densità di questa rispetto agli strati profondi impedisce il rimescolamento delle masse d'acqua. La stratificazione permanente che si origina rende assai difficile l'accesso dei nutrienti in superficie. Solo alcuni particolari upwelling dovuti a fenomeni di divergenza possono rendere accessibili i nutrienti in superficie. Il ruolo di trasporto attivo dello zooplancton con le sue migrazioni verticali può ulteriormente fornire nutrienti sopra il termoclino.

Mari temperati: in queste acque la quantità di luce disponibile varia stagionalmente e quindi anche la struttura termica della colonna d'acqua. Nella stagione calda si forma un termoclino con sovrastante acqua calda e meno densa che impedisce il rimescolamento tra gli strati profondi e le scarsamente produttive acque superficiali. Con la riduzione dell'energia solare in autunno gli strati superficiali tendono a raffreddarsi fino a rendere possibile la circolazione verticale. In questo periodo la prima immissione di nutrienti negli strati superficiali con ancora discrete quantità di luce consente un picco di produzione fitoplanctonica. In inverno vi è massimo rimescolamento con gran disponibilità di nutrienti ma la scarsa luce impedisce elevate produzioni che invece riprenderanno all'aumento dell'intensità luminosa primaverile in cui si raggiungono i massimi annuali di produzione fitoplanctonica.

Mari polari: la produzione è elevata soltanto nei mesi estivi (luglio e agosto per l'artico). E' soltanto in questo periodo che l'intensità luminosa raggiunge livelli tali da penetrare il ghiaccio dove è presente e l'acqua dove questo si è sciolto. I nutrienti non sono un fattore limitante in quanto le condizioni di uniforme distribuzione termica consentono un rimescolamento verticale. Quindi il vero fattore limitante a queste latitudini è la luce.

Fig. 3.5 - Andamento della clorofilla "a" e degli Ortofosfati nelle acque superficiali della costa del Tirreno centrale (la costa è rappresentata in maniera simbolica).

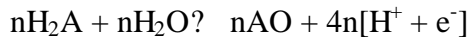


4. I CICLI DI TRASFORMAZIONE DELLA MATERIA ORGANICA

4.1 La chemiosintesi

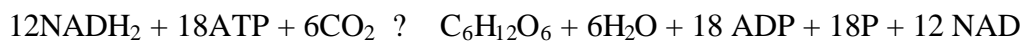
La chemiosintesi in mare è realizzata da batteri che ottengono energia da composti inorganici semplici attraverso vie biochimiche molto diverse.

La reazione di base della chemiosintesi è una deidrogenazione:



in cui H_2A rappresenta un composto inorganico ridotto. La deidrogenasi converte questo composto ridotto nel prodotto finale ossidato AO e il potere riducente ottenuto è rappresentato da $[\text{H}^+ + \text{e}^-]$.

Parte di questo è utilizzato per la produzione di energia nella sintesi di ATP, parte per ridurre NAD in NADH_2 . L'ATP e l' NADH_2 possono essere quindi utilizzati per assimilare CO_2 e produrre materia organica:

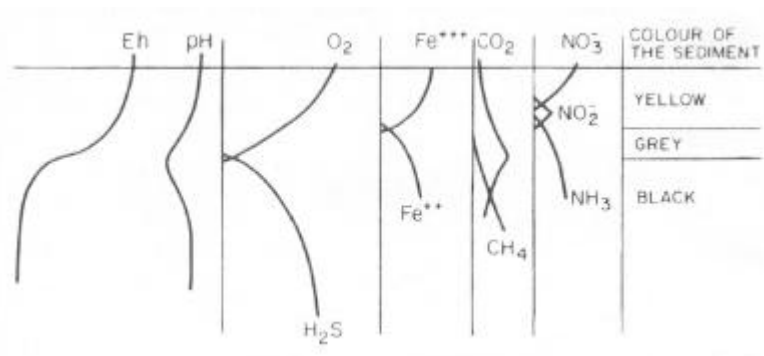


In funzione del substrato inorganico i batteri chemiosintetici sono classificati in vari gruppi come nitrificanti, solfobatteri, metanobatteri, ecc. L'efficienza della chemiosintesi può essere espressa come rapporto tra l'energia totale consumata nell'assimilazione di CO_2 e l'energia liberata dai componenti inorganici primari durante l'ossidazione. Molti chemiobatteri hanno necessità dell' O_2 libero come accettore di elettroni, altri anaerobi facoltativi o obbligati possono utilizzare l'Ossigeno dei Nitrati o dei Solfati.

Tra i substrati inorganici disponibili per la chemiosintesi i composti dell'Azoto e i Solfuri sono piuttosto abbondanti rispetto ad altri composti ridotti e sono prodotti principalmente da processi metabolici anaerobi. Conseguentemente gli ambienti anossici come estuari o lagune e in generale tutti quelli a scarsa circolazione, creano gli habitat idonei per i batteri chemiosintetici.

Non bisogna tuttavia considerare la condizione anossica come l'unica idonea alla chemiosintesi. E' stato dimostrato, infatti, che la chemiosintesi ha luogo nelle acque e nei sedimenti in cui siano presenti tanto condizioni aerobiche quanto anaerobiche nella stessa colonna d'acqua. Come abbiamo visto, infatti, molti batteri chemiosintetici hanno bisogno di Ossigeno libero come accettore di elettroni. Questa condizione è molto più frequente di quanto possa pensarsi. Ad esempi, tutti i sedimenti superficiali ben ossigenati hanno una elevata attività chemiosintetica già pochi centimetri sotto la superficie dove l'idrodinamismo non è più in grado di ossigenare il substrato.

Fig. 4.1 - Profili verticali delle condizioni chimiche presenti all'interno dei sedimenti



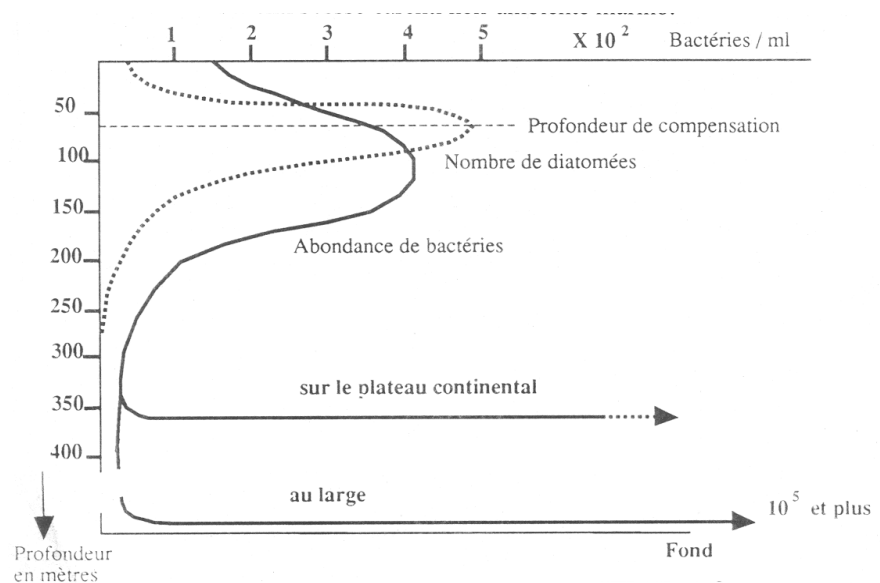
La materia organica che è prodotta dai batteri chemiosintetici potrebbe essere considerata una vera e propria produzione primaria ed è per questo che è anche nota come produzione para-primaria. Tuttavia il fatto che l'energia della chemiosintesi sia ottenuta da composti inorganici che derivano originariamente dalla fotosintesi impedisce di poter considerare questa una vera produzione primaria.

Una situazione in cui i batteri chemiosintetici sono effettivi produttori primari, e quindi sostengono successive strutture trofiche complesse è quella delle correnti idrotermali profonde. Infatti, l'emissione geotermica di solfuri ridotti, che avviene in alcune aree a notevole profondità, è utilizzata dai batteri chemiosintetici per ottenere materia organica, e la grande concentrazione di questi batteri è alla base di una complessa comunità di organismi che vivono utilizzando questa risorsa trofica.

I processi chemiosintetici si affermarono molto presto sulla terra e la fotosintesi può essere considerata come un processo derivato da questi e condotto da organismi che hanno accesso alla luce per ottenere grande quantità di energia necessaria per ridurre CO_2 , utilizzando H_2O come donatore di Idrogeno.

La chemiosintesi ha quindi un doppio fondamentale ruolo nell'ambiente marino: da una parte di trarre energia dalla frazione non più vivente ottenendone ancora energia e nuova biomassa vivente, dall'altra di decomporre e degradare i composti alla base dei cicli biologici, attraverso quei processi di mineralizzazione che consentono il recupero di nutrienti spesso carenti nell'ambiente marino.

Fig. 4.2 - Distribuzione verticale media di batteri alle diverse profondità e sui fondali oceanici

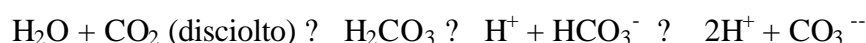


Nei paragrafi che seguono considereremo alcuni dei più importanti elementi alla base della sintesi della materia organica e ne seguiremo le origini e le modificazioni in parte opera della chemiosintesi batterica. Carbonio, Azoto, Fosforo, di cui parleremo sono alcuni tra i più importanti costituenti della materia organica ma molti altri sono gli elementi che hanno un ruolo determinante nel ciclo biologico come Solfuri, Ferro, Silicio, Manganese, ed altri di cui non tratteremo in questa sede.

L'importante è ricordare che seppur trattati indipendentemente, questi elementi sono spesso legati tra loro in molte delle trasformazioni chemiosintetiche.

4.2 Il Carbonio

La disponibilità di Carbonio inorganico in mare è molto elevata in confronto a quanto è presente nell'atmosfera. Basta considerare che CO_2 è presente in mare 50-60 volte la quantità dell'atmosfera. Ricordiamo che CO_2 è presente in mare in forma disciolta secondo gli equilibri che regolano la solubilità dei gas nei liquidi. Soltanto nelle rocce carbonatiche è presente Carbonio in quantità più elevate ma questo non è utilizzabile nel normale ciclo del Carbonio. La maggior parte del Carbonio in mare è presente come Carbonio inorganico disciolto che si origina da complesse reazioni di equilibrio tra CO_2 e H_2O :



Uno dei principali aspetti del sistema CO_2 – Carbonati è la sua capacità tampone in grado di mantenere il pH del mare tra 7.5 e 8.5 ed è di fondamentale importanza per la biologia di molti organismi marini.

Il Carbonio organico è presente in mare in forma disciolta (DOC) o come particellato vivente o non (POC). Il rapporto Tra DOC , POC non vivente e POC vivente è di 100:10:2.

Il Carbonio entra in mare anche attraverso altre fonti e tra queste la fotosintesi è il meccanismo più importante di formazione di Carbonio organico. Il trasporto fluviale di materiale vegetale come POC contribuisce in misura minore in senso assoluto ma di elevata importanza in aree specifiche come foci ed estuari. Il Carbonio organico disciolto è prodotto di escrezione dei consumatori ma anche prodotto come essudato dai produttori primari oltre che escrezione di rifiuti metabolici o secrezione di composti per l'inibizione di competitori e predatori. Infine il rilascio di DOC da particelle morte è senza dubbio importante in quanto fino al 60 % del peso iniziale dell'organismo appena morto può trasformarsi in DOC in condizioni aerobiche.

Tab 4.1- Stima del quantitativo di Carbonio organico trasportato negli oceani attraverso diverse vie

	$\text{g C yr}^{-1} \times 10^{14}$
Primary production by phytoplankton	200–360
Rivers and streams	3–3.2
Groundwater flow	0.8
Plant volatiles and airborne particles	1.5–4
Petroleum hydrocarbons	0.046

Il carbonio organico presente negli organismi planctonici, così come negli escrementi, nelle conchiglie, negli scheletri di tutti gli altri organismi, è destinato a cadere lungo la colonna d'acqua e a depositarsi sul fondale con velocità proporzionale al peso specifico dell'organismo. La parte più leggera di POC chiamata neve marina non sedimenta costituendo aggregati batterici e di protozoi.

Tab. 4.2 - Principali reazioni che illustrano le modalità metaboliche dei batteri ed il loro prodotto energetico

		Energy yield (kcal)
Aerobic respiration	$C_6H_{12}O_6$ (glucose) + 6 O ₂ = 6 CO ₂ + 6 H ₂ O	686
Fermentation	$C_6H_{12}O_6$ = 2 CH ₃ CHOCOOH (lactic acid)	58
	$C_6H_{12}O_6$ = 2 CH ₂ CH ₂ OH (ethanol) + 2 CO ₂	57
Nitrate reduction and denitrification	$C_6H_{12}O_6$ + 24/5 NO ₃ ⁻ + 24/5 H ⁺ = 6 CO ₂ + 12/5 N ₂ + 42/5 H ₂ O	649
Sulfate reduction	CH ₃ CHOHCOO ⁻ (lactate) + 1/2 SO ₄ ²⁻ + 3/2 H ⁺ = CH ₃ COO ⁻ (acetate) + CO ₂ + H ₂ O + 1/2 HS ⁻	8.9
	CH ₃ COO ⁻ + SO ₄ ²⁻ = 2 CO ₂ + 2 H ₂ O + HS ⁻	9.7
Methanogenesis	H ₂ + 1/4 CO ₂ = 1/4 CH ₄ + 1/2 H ₂ O	8.3
	CH ₃ COO ⁻ + 4 H ₂ = 2 CH ₄ + 2 H ₂ O	39
	CH ₃ COO ⁻ = CH ₄ + CO ₂	6.6
Methane oxidation	CH ₄ + SO ₄ ²⁻ + 2 H ⁺ = CO ₂ + 2 H ₂ O + HS ⁻	3.1
	CH ₄ + 2 O ₂ = CO ₂ + 2 H ₂ O	193.5
Sulfide oxidation	HS ⁻ + 2 O ₂ = SO ₄ ²⁻ + H ⁺	190.4
	HS ⁻ + 8/5 NO ₃ ⁻ + 3/5 H ⁺ = SO ₄ ²⁻ + 4/5 N ₂ + 4/5 H ₂ O	177.9

La maggior parte della materia organica, all'interno della zona fotica, è oggetto di consumo da parte di altri organismi. Il consumo di particelle organiche in caduta lungo la colonna d'acqua è causa dell'alto grado di riciclo della materia organica con produzione di nutrienti.

Parte del carbonio fissato nella zona fotica raggiunge il fondo qualunque sia la profondità ed è in grado di sostenere la produzione di organismi eterotrofi detritivori.

La materia organica che raggiunge il fondo è mineralizzata in tempi rapidi tanto che alcuni studi hanno dimostrato che l'85 % di questa impiega meno di un anno.

La materia organica derivante dagli organismi morti (detrito) è disponibile per i batteri eterotrofi con produzione di CO₂ e sali minerali. Questa decomposizione è un complesso di molti processi. La degradazione microbica inizia con l'idrolisi per opera di enzimi rilasciati dalle cellule batteriche e successiva utilizzazione dei composti solubilizzati ad opera dei batteri. Parte della materia organica è utilizzata per la crescita, parte è emessa come CO₂, parte è persa nel detrito.

In generale nella maggior parte degli ambienti ossigenati il Carbonio che si accumula, perdendosi, è molto poco in quanto i tassi di consumo e decomposizione sono molto elevati.

A questo punto è necessario prendere in considerazione quello che avviene nel ciclo del Carbonio in condizioni anossiche. Condizioni riducenti in mare si realizzano quando la quantità di Ossigeno consumato supera la disponibilità ambientale. L'Ossigeno disciolto utilizzato nelle ossidazioni di materia particolata viva e morta, proviene dalla fotosintesi e dall'atmosfera. Si tratta quindi dei primi strati d'acqua mentre l'ossigenazione dei livelli profondi è legata alla circolazione. Dove vi è impedimento alla circolazione o stratificazione legata a diversa densità di masse d'acqua si possono creare condizioni di anossia (Mar Nero, Mar Baltico, Fossa del Cariaco). Vi possono anche essere crisi di Ossigeno in zone eufotiche con elevata produzione primaria in cui l'eccesso di biomassa vegetale può provocare situazioni di iperossigenazione diurna e caduta a valori prossimi allo zero nelle ore notturne in cui cessa la produzione di Ossigeno da fotosintesi ma rimangono i processi respiratori.

I sedimenti infine sono aree di possibili anossie in quanto possono esserci sulla sua superficie accumuli di materiale organico (detrito vegetale ad esempio) in quantità superiore alla capacità di decomposizione aerobica oppure, in profondità, per scarso idrodinamismo che riduce la circolazione interstiziale provocando anossia dopo i primi centimetri di sedimento. Anche in zone subito al di sotto della superficie del fondale, là dove è presente un sedimento molto compatto che impedisce la circolazione al suo interno, si possono verificare condizioni di anossia caratterizzate dal colore nero dei sedimenti.

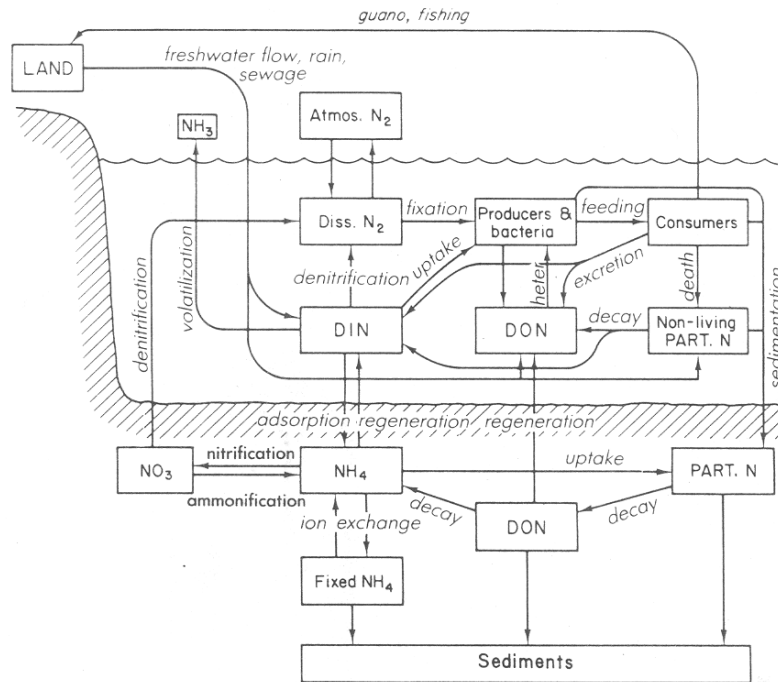


Fig. 4.3 - Ciclo del Carbonio in ambienti marini aerobi

Negli ambienti anossici il Carbonio può essere fissato in due vie, la prima è una classica reazione chemiosintetica in cui l'Idrogeno come gas è ossidato dai batteri che usano CO₂ come accettore di elettroni. Il risultato di questa reazione è la formazione di metano (CH₄). La seconda, in presenza di luce, è una fotosintesi che non produce Ossigeno realizzata da batteri che utilizzano composti inorganici come H₂S o H₂ come donatori di elettroni (riducenti) al posto dell'H₂O avendo come prodotto finale ossidato SO₄²⁻.

Sempre negli ambienti anossici i composti del Carbonio possono essere degradati da batteri che utilizzano l'energia derivante (chemioeterotrofi) ma non i prodotti delle reazioni.

In questi casi possono esserci processi che vedono sovrapporsi ossidazioni del Carbonio e riduzioni dell'Azoto con questo creando quella sovrapposizione di cicli di cui si è accennato quando si è detto che non tutti i processi che per comodità sono descritti per singolo elemento sono poi indipendenti.

Ad esempio, L'energia prodotta dall'ossidazione della materia organica per mezzo della riduzione di Nitrati (NO₃⁻) o Nitriti (NO₂⁻) è confrontabile con quella derivante dai processi respiratori. La successiva riduzione dell'ossido nitrico (NO) e nitroso (NO₂) ad Azoto gassoso (N₂) completa il processo di denitrificazione. In queste condizioni 2-5 atomi di Carbonio possono essere ossidati ogni 4 atomi di Azoto ridotti secondo l'equazione:



La riduzione dei solfati può avere caratteristiche simili a quanto illustrato ma l'energia ottenuta è molto inferiore a quella della riduzione dei nitrati. Per questo motivo negli ambienti anossici i solfati sono utilizzati sempre dopo i nitrati. Ma, essendo la disponibilità di Nitrati piuttosto limitata, **la riduzione dei solfati diventa il processo dominante con cui il Carbonio organico è ossidato.**

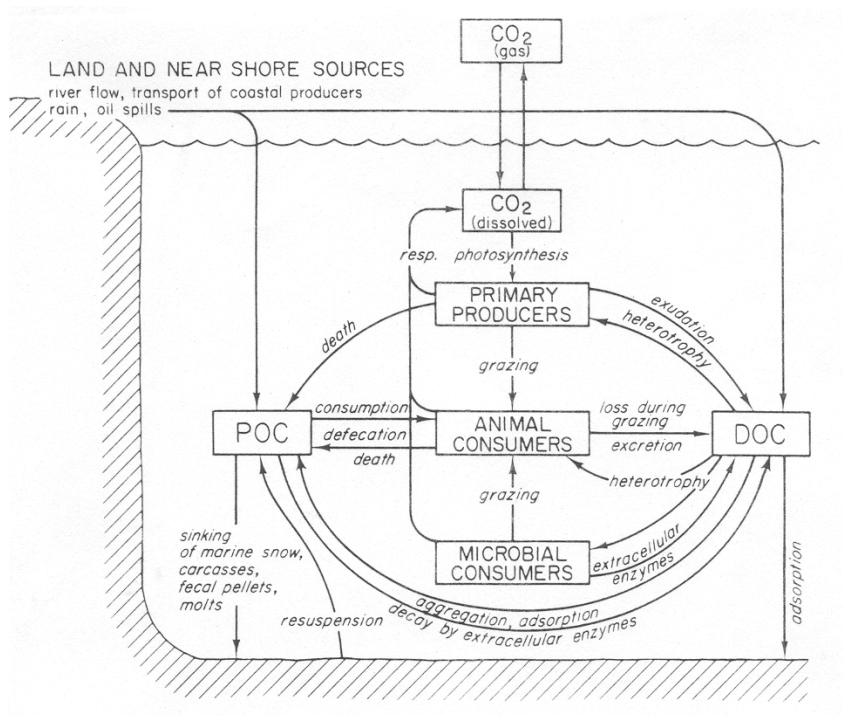
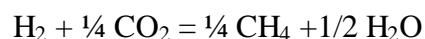


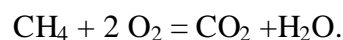
Fig. 4.4 - Trasformazioni del Carbonio nel passaggio da condizioni aerobiche a condizioni anaerobiche che possono immaginarsi come all'interno di un profilo di sedimento in cui le reazioni riduttive e le differenti attività batteriche aumentano con la profondità.

Infatti, negli ambienti costieri circa la metà del Carbonio organico ossidato è dovuto alla riduzione dei solfati.

Infine, va ricordata l'attività dei batteri produttori di metano che possono avere tanto il ruolo di produttori di Carbonio organico come metano secondo l'equazione:



che il ruolo di decompositori della materia organica secondo l'equazione:



Entrambe le reazioni illustrate sono vie possibili insieme ad altre non illustrate.

Da un punto di vista energetico quella della decomposizione del metano è una reazione ancora inferiore alla riduzione dei solfati.

Infine vanno ricordate le fermentazioni batteriche che, seppure poco conosciute nell'ambiente marino, sono importanti negli ambienti anossici in quanto principale meccanismo di dissociazione della materia organica in composti di più basso peso molecolare direttamente utilizzabili da altri gruppi di batteri nelle reazioni che abbiamo precedentemente illustrato.

4.3 Il Fosforo

Negli ambienti aerobi il Fosforo è presente quasi esclusivamente come ortofosfato nel quale l'atomo di P ha uno stato di ossidazione di +5. Gli ioni ortofosfati comprendono l'acido ortofosforico H_3PO_4 e i suoi prodotti di dissociazione ($H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-} , PO_4^{3-}). Tra questi lo ione HPO_4^{2-} è il più comune in mare.

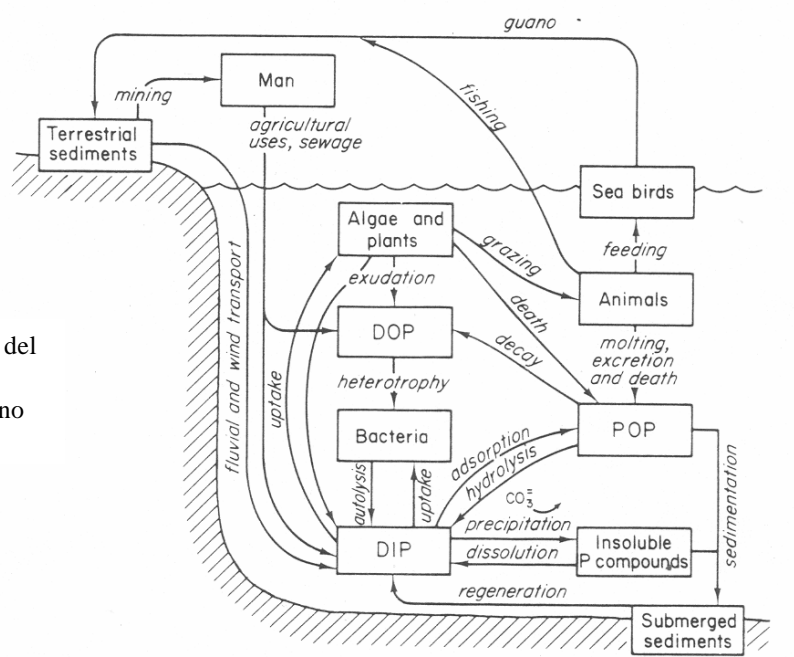
Un gran numero di composti organici che contengono fosforo si possono trovare in mare. Questi sono principalmente esteri fosforici che si originano da cellule viventi e che possono essere idrolizzati a fosfati una volta rilasciati nell'ambiente. Le forme disciolte di fosfati si trovano tuttavia in bassa quantità in mare in quanto queste forme hanno una gran facilità di adsorbimento e di formare composti insolubili con certi metalli. In condizioni aerobiche questo è particolarmente frequente con l'adsorbimento su particelle di fango o reagendo con cationi di Ca^{++} , Al^{+++} , Fe^{+++} .

Nei sedimenti anossici, dove H_2S riduce Fe^{+++} in Fe^{++} l'adsorbimento dei Fosfati è molto meno efficace. Questa condizione è la principale causa di solubilizzazione dei fosfati su fondi anossici. Il Fosforo nell'acqua di mare è presente negli organismi viventi, oppure come Fosforo inorganico disciolto (DIP), come Fosforo organico disciolto (DOP) o ancora come Fosforo organico particolato (POP).

L'utilizzazione da parte dei produttori primari e dei batteri è la causa della bassa concentrazione di fosfati tipica delle acque superficiali. I processi che formano e rimuovono DIP sono molto veloci: il tempo di residenza dei fosfati disciolti in acque oligotrofe, per esempio, è di pochi minuti essendo rapidamente catturati da alghe e batteri. L'importanza delle alghe in questo ruolo è dimostrata dalla rapida diminuzione di fosfati in superficie durante i bloom primaverili in acque temperate.

Così come abbiamo visto il Carbonio è rigenerato nella colonna d'acqua, altrettanto avviene per il Fosforo. Un primo livello di rigenerazione del Fosforo è indubbiamente legato allo zooplancton: in *Calanus* ad esempio il 17% del Fosforo ingerito è trattenuto per la crescita, il 23% emesso come "fecal pellet" e il 60% escreto come Fosforo disciolto. E' evidente quindi quanto importante sia il ruolo delle migrazioni verticali notturne dello zooplancton, al di sopra del termocline, nel fertilizzare questo strato altrimenti non accessibile, in ambiente tropicale, dalle acque profonde ricche di fosforo.

Fig. 4.5 - Il ciclo del Fosforo in ambiente marino



Al di sotto del termocline generalmente i valori di fosfati sono uniformi a causa dei rimescolamenti verticali mentre tali valori aumentano in vicinanza del fondale.

Nei sedimenti la concentrazione dei fosfati è molto variabile in relazione alle condizioni di anossia di cui abbiamo parlato. Nella Baia di Narragansett il 50% dei Fosfati necessari alla produzione primaria proviene dal fondale, un ulteriore 20% è fornito da DOP rilasciati sempre dai sedimenti, il resto è di origine esterna. I processi di rigenerazione sono generalmente tanto rapidi da evitare importanti perdite definitive nei sedimenti.

4.4 L'Azoto

Diversamente dal ciclo del Fosforo, il ciclo dell'Azoto è dominato dalla fase gassosa e da trasformazioni batteriche che comprendono cambiamenti nello stato di ossidazione.

I Nitrati (NO_3^-) sono la forma più ossidata di Azoto. In condizioni aerobiche sono utilizzati direttamente da alghe batteri e piante superiori, ridotti con processi di assimilazione in forma amminica e utilizzati nei processi metabolici. I Nitrati sono anche utilizzati come accettori terminali di elettroni attraverso una degradazione batterica, nota come **denitrificazione**, in cui si passa da Nitrati a Nitriti (NO_2^-), quindi a NO e N_2O fino alla forma gassosa N_2 . Il processo, che abbiamo già descritto nel ciclo del Carbonio, richiede la presenza di un composto organico, ad esempio Carbonio ridotto, che viene parallelamente ossidato. I batteri denitrificanti possono ridurre i Nitrati ad Ammonio (NH_4^+) ma probabilmente in piccole quantità rispetto alla fonte principale di Ammonio che è la degradazione dell'Azoto organico. Il processo inverso noto come **nitrificazione** consiste nell'ossidazione dell'ammonio fino a Nitriti per opera di batteri come *Nitrosomonas* o per successiva ossidazione a Nitrati per opera di altri batteri come *Nitrobacter*.

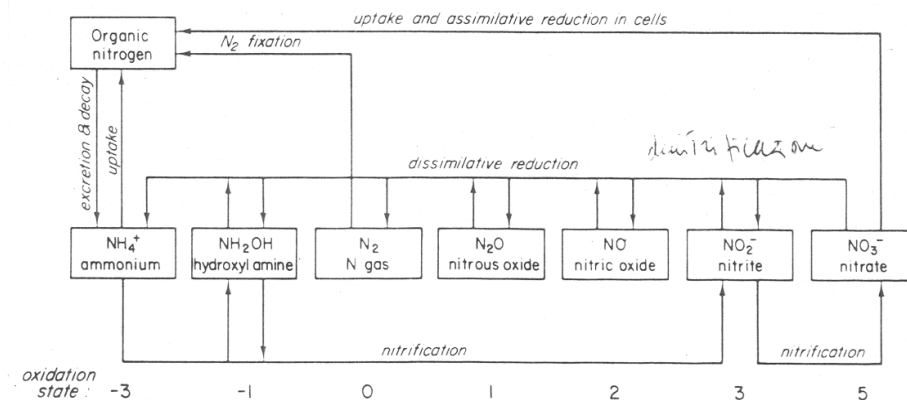


Fig. 4.6 - Trasformazioni dell'Azoto nei processi di nitrificazione e denitrificazione

Vi sono infine batteri che sono in grado di fissare l'Azoto in forma gassosa.

I Nitrati sono la forma di Azoto inorganico più comune in ambiente marino, sono più abbondanti d'inverno e possono sparire durante i bloom algali. I Nitriti presenti nella colonna d'acqua sono piuttosto limitati, mentre l'Ammonio può essere molto abbondante in ambienti costieri molto produttivi essendo il prodotto principale della degradazione dell'Azoto organico.

La quantità di Azoto organico disciolto (DON) è generalmente più elevata dell'Azoto inorganico (DIN).

La concentrazione di composti dell'Azoto nelle acque interstiziali dei sedimenti è molto superiore a quella presente nella colonna d'acqua. Questa concentrazione è dovuta alla caduta di

particelle organiche presenti nella colonna d'acqua. La degradazione di questa materia organica avviene quindi principalmente sulla superficie dei sedimenti con produzione di Ammonio. In condizioni di anaerobiosi le concentrazioni di ammonio aumentano considerevolmente.

Sintetizziamo ora le diverse e complesse fasi del Ciclo dell'Azoto. L'Azoto gassoso disciolto è in equilibrio generalmente con l'Azoto atmosferico. La fissazione dell'Azoto gassoso in Azoto organico è principalmente opera di batteri ma è relativamente di scarso peso rispetto a quanto avviene nelle acque interne dove la fissazione dell'Azoto per opera di cianobatteri può arrivare ad un quarto delle esigenze. Più importante sorgente di nuovo Azoto per la zona fotica è fornito dalla circolazione verticale che porta acque profonde ricche di Nitrati. Si tratta di quegli upwelling di cui abbiamo descritto l'importanza per la produzione primaria. Alle foci dei fiumi, nelle aree costiere e in certe zone oceaniche il trasporto con correnti orizzontali di nutrienti in soluzione (Nitrati e Ammonio) o adsorbiti a particelle (Ammonio) può essere importante. L'origine terrestre dei composti dell'Azoto può quindi essere molto consistente nelle aree costiere in particolare nelle vicinanze di effluenti di importanti centri urbani.

La maggior parte delle alghe preferisce utilizzare NH_4^+ e utilizza NO_3^- quando l'Ammonio non è più disponibile. L'utilizzazione dell'Azoto da parte di tutti gli organismi è naturalmente temporaneo in quanto il rilascio e la rigenerazione devono rendere l'Azoto nuovamente disponibile. E' questo il limite, come per altri nutrienti, per il mantenimento delle capacità produttive degli ecosistemi. Come nel caso del Fosforo, l'Azoto incorporato in particelle è riciclato da batteri, zooplankton e pesci e dalla rigenerazione di Azoto inorganico disciolto ad opera del benthos. Molti organismi nella colonna d'acqua contribuiscono alla rigenerazione dell'Azoto ma è interessante notare che gli organismi più piccoli rilasciano più nutrienti delle specie più grandi e sempre il rilascio di nutrienti è proporzionale alla disponibilità alimentare.

Le perdite di Azoto dagli ecosistemi acquatici sono principalmente legate alla immobilizzazione nel sedimento, alla carenza di circolazione delle acque o alla denitrificazione. Quest'ultima è la più importante delle tre cause. Avviene principalmente dove è presente sovrapposizione di condizioni aerobiche ed anaerobiche poiché i denitrificanti sono anaerobi mentre la nitrificazione richiede ossigeno. Infatti, la denitrificazione è funzione della sorgente di NO_3^- che è il prodotto finale della nitrificazione di NH_4^+ come degradazione della materia organica. La denitrificazione è la causa, ad esempio, del consumo di Nitrati in vari estuari per una percentuale variabile dal 15 al 71 %.

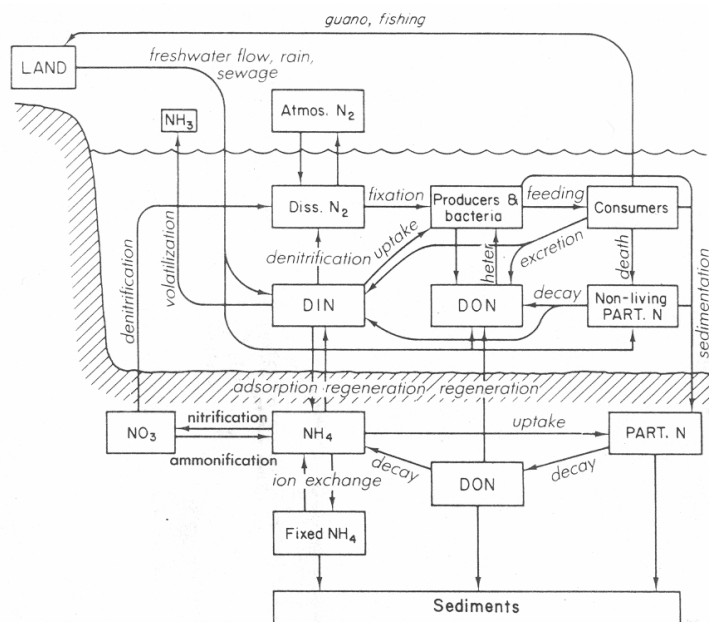


Fig. 4.7 - Ciclo semplificato delle principali trasformazioni e trasporti dell'Azoto in mare

5. ALTRI CONCETTI DI BASE

Tutti gli organismi viventi in mare appartengono ad una delle tre categorie: Plancton, Benthos e Necton.

Plancton è il complesso di organismi che vivono in sospensione nel mezzo acquoso senza potersi opporre ai moti orizzontali del mare (onde e correnti) da cui sono trasportati passivamente. Sono tuttavia in grado di compiere movimenti verticali lungo la colonna d'acqua.

Il plancton, in relazione alla dimensione, è suddiviso in categorie: **Picoplancton** (inferiore ai 2 μm), **Nanoplancton** (tra 2 e 20 μm), **Microplancton** (tra 20 e 200 μm) che comprende grandi cellule fitoplanctoniche e piccoli organismi zooplanctonici, **Mesoplancton** (tra 200 μm e 20 mm), **Macroplancton** (tra 20 mm e 20 cm) e **Megaplancton** (per organismi superiori ai 20 cm).

Si distingue inoltre in **fitoplancton** e **zooplancton** a seconda se sia vegetale o animale.

Ancora una importante divisione è quella di **oloplancton** ovvero organismi che trascorrono tutto il loro ciclo vitale nell'ambiente pelagico e **meroplancton** per quegli organismi che da adulti appartengono al benthos o al necton e che passano nel plancton la fase di uova, larve e stadi giovanili.

Benthos è l'insieme di organismi che contraggono rapporti con il fondale. Possono quindi essere specie che stabilmente vivono fisse sul substrato, incapaci di movimenti, e prendono il nome di **sessili** o **sedentarie**, oppure sono specie in grado di spostarsi sul substrato e prendono il nome di **vagili**. Caso a parte è quello del necton che contrae contatti con il fondo.

Il substrato è quindi un fattore chiave per tutte le specie bentoniche e queste sono quindi normalmente adattate a sue specifiche caratteristiche. Generalmente si divide in due grandi categorie: **substrato duro** che comprende tutti i fondi rocciosi e **substrato mobile** che include le sabbie, i fanghi ecc.

Secondo lo strato in cui vivono, le specie si suddividono in **epifauna** ovvero viventi sulla superficie ed **infauna** o **endofauna** ovvero viventi all'interno del substrato.

Si dividono anche in **fotofile** e **sciafile** se si tratta rispettivamente di specie amanti della luce o dell'ombra.

Ancora da un punto di vista dimensionale si dividono in **macrobenthos** per tutti gli individui superiori ai 0,5 mm, **meiobenthos** per quelli compresi tra 0,5 e 0,062 mm e **microbenthos** per quelli inferiori ai 0,062 mm.

Necton è l'insieme di organismi che vivono nella colonna d'acqua o a stretto contatto con il fondo ma sono in grado di compiere importanti spostamenti orizzontali mediante il nuoto.

Non sono quindi trasportati passivamente come il plancton ma sono veri e propri nuotatori.

Secondo lo strato d'acqua in cui vivono si dividono in **epipelagici** per intervalli batimetrici compresi dalla superficie fino ai 50 m, in **mesopelagici** da 50 m al limite della piattaforma (a seconda delle definizioni) e **batipelagici** e **abissopelagici** oltre tale limite. Altre divisioni vedono gli epipelagici distribuiti su tutti i fondali della piattaforma.

Tutto il **necton pelagico** vive perennemente in acqua libera e non contrae rapporti con il fondo.

Il **necton bentonico** comprende specie che pur se buone nuotatrici vivono continuamente sul fondale (sogliole, razze ecc). Vi è infine una terza importante categoria, il **necton demersale** ovvero di specie che, pur vivendo in acqua libera, si muovono in stretta vicinanza con il fondale con cui entrano spesso in contatto, ad esempio, per l'alimentazione.

Le specie nectoniche che non sopportano variazioni di salinità prendono il nome di **stenoaline** mentre quelle in grado di sopportare una buona percentuale di acque dolci prendono il nome di **eurialine**. Si suddividono poi in **anadrome** e **catadrome** a seconda se si spostano dal mare alle acque dolci o viceversa per la riproduzione.

6. I CONSUMATORI IN AMBIENTE MARINO

Una volta che il Carbonio è fissato dagli organismi autotrofi una parte di questo viene trasferito agli organismi eterotrofi. Così inizia una catena alimentare in cui ciascun consumatore diviene una potenziale risorsa per altri consumatori. Ciascun anello di questa catena è poco efficiente e solo una piccola proporzione del Carbonio della preda è trasferito nel predatore. Il ciclo vitale e la dinamica di popolazione degli organismi è diversa e in qualche modo prevedibile a seconda della relativa posizione nella catena alimentare. Così organismi in una posizione alta della catena alimentare pelagica, come i grandi pesci pelagici, avranno una durata di vita lunga, grandi dimensioni e bassa capacità di reazione ai cambiamenti ambientali. Ciascun gradino nella catena alimentare può essere considerato un livello trofico. Gli autotrofi costituiscono usualmente il primo livello trofico. Il livello trofico di un consumatore è uno più alto della specie che consuma. Il problema di un'eccessiva schematizzazione è che in realtà molti organismi eterotrofi si alimentano su più livelli trofici secondo la fase del loro ciclo vitale o della stagione e dell'ambiente in cui vivono.

Le larve di un grande pesce pelagico sono individui di pochi millimetri di lunghezza che si alimentano di fitoplancton e nulla hanno a che vedere con la dieta dell'adulto che cattura altri pesci carnivori. La taglia quindi determina molto spesso il "chi mangia che cosa" nell'ambiente pelagico. Produzione, respirazione e rapporto produzione - biomassa sono strettamente legati alla dimensione del corpo.

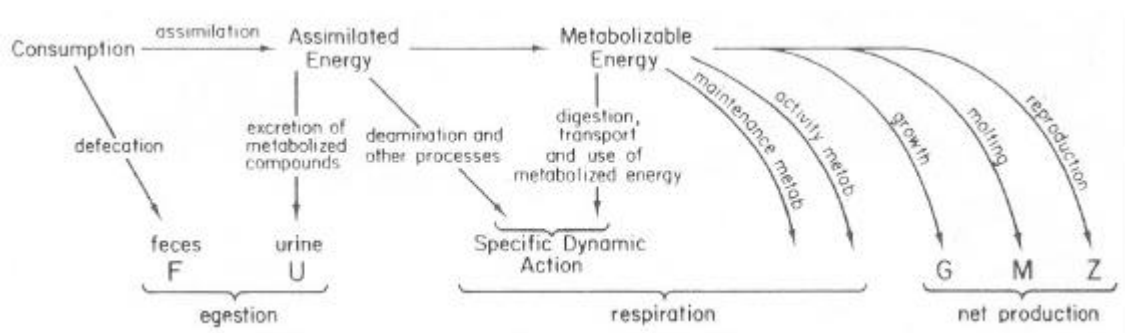


Fig. 6.1 - Schema teorico della distribuzione dell'energia assimilata da parte dei consumatori.

Ad ogni passaggio nella catena alimentare vi è perdita di Carbonio, sia perché i consumatori non sono in grado di assimilare tutto ciò che mangiano sia perché usano parte dell'energia per respirare riprodursi e alimentarsi. La proporzione del Carbonio della preda convertito in Carbonio del predatore è nota come **efficienza lorda di crescita** (ELC). Per i Copepodi, i più importanti erbivori di molti ecosistemi acquatici, l'ELC media è del 25% anche se può raggiungere valori del 60%.

L'**efficienza di trasferimento** (ET) è il prodotto di ELC per l'efficienza di predazione ovvero la proporzione di prede catturate dal predatore. ET sarà sempre più bassa di ELC perché nessun predatore è in grado di catturare il 100% delle sue potenziali prede. Lo Zooplankton ha per esempio soglie per l'alimentazione a basse densità fitoplanctoniche. L'Efficienza di Trasferimento tende ad essere più bassa ad elevati livelli trofici.

Non va trascurato il ruolo dell'uomo nelle catene alimentari marine, quale predatore finale di molte specie nectoniche ad elevato livello trofico, e quindi con rendimenti in termini di trasferimento assoluto di Carbonio piuttosto bassi. Essendo il trasferimento di Carbonio inefficiente, la produzione di specie pescate per unità di produzione primaria si ridurrà al

crescere del numero di passaggi nella catena alimentare. Così il Krill (Crostacei Eufasiacei) o le acciughe, che si alimentano direttamente di fito e zooplancton, hanno alti tassi di produzione e potrebbero produrre molte più proteine animali per il consumo umano rispetto ai tonni o alle cernie che si trovano all'apice di lunghe catene alimentari. Ma la tradizione nell'uso di proteine animali marine per consumo umano indirizza verso un consumo di specie di livello trofico elevato. Così tonni e cernie sono consumati direttamente mentre krill e acciughe lo sono molto meno, e spesso soltanto come alimento per l'allevamento di altre specie.

Fig. 6.2 - L'eufasiaceo *Euphasia superba* costituisce il cosiddetto Krill



6.1 Catene alimentari nella colonna d'acqua

La classica catena alimentare nella colonna d'acqua include Diatomee, Dinoflagellati ed altre microalghe che, quali produttori primari, costituiscono alimento per lo zooplancton e principalmente per i Copepodi, che a loro volta sono mangiati da carnivori di maggiori dimensioni. Recenti studi hanno dimostrato però che numerosi microrganismi hanno un ruolo importante nelle catene alimentari e che addirittura buona parte della produzione primaria è utilizzata per la respirazione dei batteri. Ma la grande produzione batterica calcolata non poteva essere spiegata dalle disponibilità di materia organica disciolta disponibile. La risposta a questi quesiti è stata fornita da studi che hanno dimostrato un importante rilascio di materia organica da fonti prima non ben conosciute. Dal fitoplancton, ad esempio, per essudazione o per rotture durante la predazione da parte degli erbivori, dai batteri o virus per rilascio di esoenzimi o per incompleta assimilazione della materia organica attaccata o da parte di animali per la produzione di muco oltre alle feci.

Tutto questo ha portato a una nuova proposta di catena alimentare planctonica che comprende un cosiddetto **“microbial loop”** un anello per mezzo del quale la materia organica è riciclata da parte di microrganismi prima di entrare nella classica catena alimentare.

6.1.1 La componente microbica

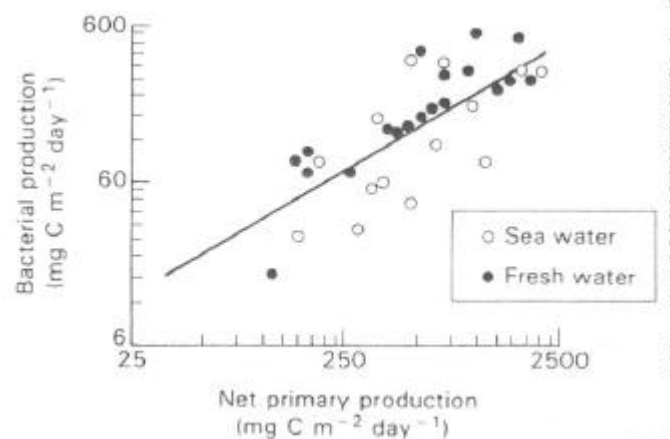
Come principio generale abbiamo visto che il contributo alla biomassa vegetale e alla produzione primaria totale da parte dei taxa più piccoli è maggiore rispetto ai produttori più grandi. I principali gruppi che fissano Carbonio attraverso la fotosintesi sono Prochlorofite, Cianobatteri, Flagellati, Dinoflagellati e Diatomee. I loro maggiori consumatori, nella componente di microrganismi compresa dimensionalmente tra Picoplancton e Nanoplancton, sono Virus, Batteri, Nanoflagellati eterotrofi, Protozoi Nano e Microplanctonici.

I **Virus** giocano un ruolo importante e ancora poco conosciuto nella catena alimentare. Le loro dimensioni sono estremamente piccole (0.02 μm -0.2 μm). Recenti studi hanno stimato una

densità tra 10^6 e 10^7 per ml di acqua nella superficie oceanica. Le infezioni virali riguardano un gran numero di organismi fitoplanctonici ma la maggior parte di cellule infettate sono batteri. I virus possono potenzialmente ridurre le popolazioni batteriche e fitoplanctoniche, come è stato dimostrato da esperimenti di laboratorio. Possono essere quindi all'origine di importanti processi biologici come la fine di bloom algali, il rilascio di DOC da parte di batteri e fitoplancton come conseguenza della lisi cellulare e il controllo nello sviluppo di dominanze monospecifiche e quindi nel mantenimento della diversità specifica.

I **Batteri** trasformano circa il 40-60% del Carbonio fissato dai produttori primari (ELC). Abbiamo visto nel precedente capitolo quali sono le fonti di sostanza organica per il loro metabolismo. Il legame con la densità fitoplanctonica in mare è stato più volte dimostrato. Nella colonna d'acqua infatti la materia organica è rilasciata quasi esclusivamente dal fitoplancton la cui abbondanza è però legata alla disponibilità di nutrienti. Disponibilità di nutrienti e materia organica ed abbondanza di batteri e fitoplancton sono quindi legate. Studi condotti in Adriatico lungo un transetto a diversa concentrazione di nutrienti hanno dimostrato che più è presente clorofilla nell'acqua maggiore è il tasso di produzione batterica.

Fig. 6.3 - Relazione fra produzione batterica e produzione primaria in diversi ambienti di acque interne e marine



I **Nanoflagellati eterotrofi** sono un punto chiave nella catena microbica in quanto si alimentano di virus e batteri e probabilmente anche su altro picoplancton. I batteri forniscono la maggior parte di alimento per i nanoflagellati. La densità di batteri può variare da 10^5 a 10^8 cellule per ml mentre quella dei nanoflagellati da 10 a 10^5 cellule per ml. Il rapporto tra nanoflagellati e batteri è quindi spesso dell'ordine di 1 a 1000.

La capacità di controllo della densità batterica da parte dei nanoflagellati è quindi notevole ma è anche legata all'abbondanza di predatori di nanoplancton in un effetto a cascata. In assenza di predatori questo controllo è quindi effettivo.

I Protozoi nano e microplanctonici, principalmente ciliati e dinoflagellati eterotrofi, consumano infine batteri, nanoplancton e microfitoplancton.

Il valore medio di ELC per nano e microflagellati, dinoflagellati e ciliati è del 25-30%.

6.1.2 La catena alimentare classica

Secondo una visione classica tradizionalmente riportata in letteratura, la produzione vegetale è trasferita nella catena alimentare della comunità pelagica dall'attività dei cosiddetti erbivori che in questo caso sono principalmente organismi fitoplanctofagi. Essendo il fitoplancton di piccole dimensioni, gli erbivori sono conseguentemente piccoli. Un gran numero di invertebrati

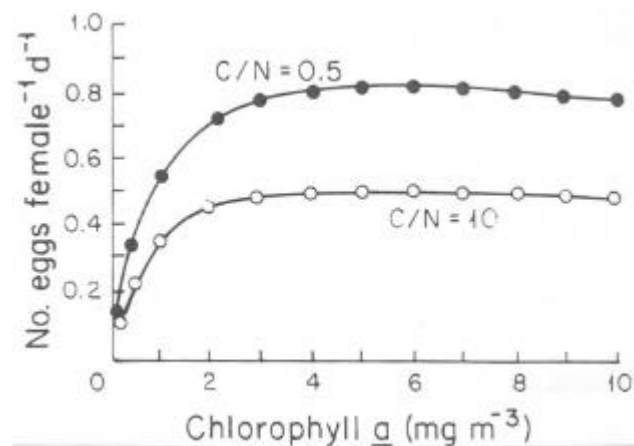
planctonici sono erbivori ma tra tutti sono i Crostacei Copepodi che dominano lo zooplancton in tutti i mari del mondo.

La maggior parte dei Copepodi, devono essere considerati però onnivori più che erbivori o carnivori e questo complica la visione schematica che usualmente viene proposta con la suddivisione, a valle dei produttori primari, di livelli trofici chiaramente distinti in erbivori e successivamente in carnivori di diverso grado. Contrariamente quindi alle nozioni classiche i Copepodi ed altri cosiddetti erbivori non si alimentano soltanto di fitoplancton ma di una grande varietà di prede, selezionate in gran parte su una base dimensionale più che tassonomica o trofica.

Queste condizioni sono anche presenti in altri gruppi zooplanctonici per cui è difficile definire le catene alimentari planctoniche secondo una netta schematizzazione. Ad esempio vi sono specie di erbivori nella gran parte dei gruppi zooplanctonici così come specie predatrici di tutte le dimensioni. La predazione è dimensione-dipendente così che maggiore è il numero di classi di dimensione dei gruppi planctonici presenti in un ambiente, maggiore sarà il numero di specie predatrici presenti. E' inoltre comune avere un maggior numero di legami trofici in ambienti oligotrofi di mare aperto che in ambienti costieri tendenzialmente eutrofi.

Le catene alimentari pelagiche quindi tendono ad essere non strutturate in quanto la maggioranza dello zooplancton ha la capacità di alimentarsi su tutto ciò che rientra in una certa classe dimensionale. Inoltre poche specie di zooplancton sono libere da potenziali predatori e quindi non hanno la possibilità di accrescere la propria popolazione in relazione alla disponibilità di prede.

Fig. 6.4 - Fecondità del Copepode *Acartia tonsa* a differenti biomasse algali con diverso rapporto Carbonio/Azoto



E' assai importante sottolineare che quanto fin qui detto non significa i Copepodi non siano gli erbivori più importanti in grado di controllare importanti fioriture fitoplanctoniche. Se in un determinato momento le specie fitoplanctoniche sono particolarmente abbondanti e rientrano dimensionalmente nella categoria alimentare dei Copepodi, queste saranno la base di diete a volte monospecifiche in grado di sostenere produzioni secondarie molto importanti. L'abilità dei Copepodi di ridurre le popolazioni fitoplanctoniche a livelli molto bassi fa supporre che in certe circostanze di rapido declino dei bloom fitoplanctonici, l'origine possa essere l'attività degli erbivori più che la diminuzione dei nutrienti presenti. Questo è stato dimostrato nei mari Antartici dove i nutrienti non sono un fattore limitante e le popolazioni fitoplanctoniche hanno cadute rapidissime dopo i bloom primaverili.

Il ciclo dei Copepodi del genere *Calanus* è simile in tutti i mari: in due mesi dalle uova attraverso vari stadi larvali si giunge all'adulto. Possono esserci più generazioni l'anno in funzione della disponibilità di fitoplancton ed in inverno vi è una interruzione della riproduzione e una presenza a maggiori profondità.

6.1.3 Le migrazioni del plancton

La spedizione scientifica dello Challenger del 1872-1875 mise in evidenza per la prima volta il fenomeno noto come **migrazione verticale dello zooplancton**. In quell'occasione venne, infatti, osservato come i Copepodi siano presenti in campionamenti superficiali solo durante la notte. Successivamente venne scoperto come i Copepodi fossero in grado di risalire da profondità di 400 m verso la superficie durante la notte e ritornare verso il fondo il giorno.

Con l'avvento, a cavallo delle due guerre mondiali del sonar (Sound Navigation and Ranging, uno strumento che emette un segnale sonoro verso il fondale, segnale che viene da questo, o da qualsiasi altro oggetto presente nello strato di acqua, riflesso verso l'alto, indicandone, in base al tempo di risposta, la profondità), gli scienziati iniziarono a vedere nella colonna d'acqua degli "strati" riflettenti duri (layers), non identificabili né con il fondale né con oggetti quali sommergibili. Questi strati, che cambiano in continuazione di profondità ed intensità furono denominati **Deep Scattering Layer (DSL)**, e per molto tempo rappresentarono un quesito per gli oceanografi. In un giorno era possibile evidenziare più di uno (fino a 5) di questi strati nella colonna d'acqua; di notte questi strati migravano verso acque superficiali e si mescolavano insieme. Questo suggerì ai biologici che poteva trattarsi di migrazioni di organismi marini. Si scoprì così che i DSL erano dominati da eufausacei, gamberi, piccoli pesci (mictofidi), assieme a eteropodi, pteropodi e copepodi.

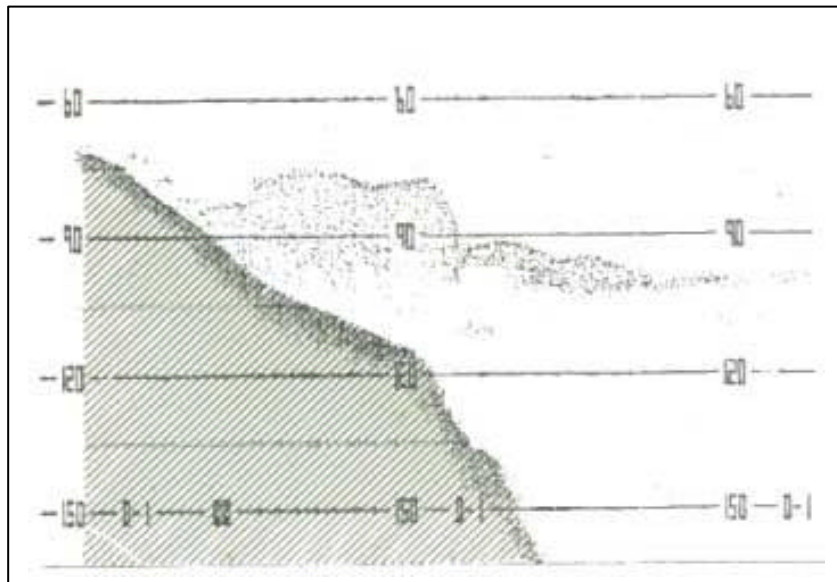


Fig. 6.5 – Deep Scattering Layer (DSL)

Da allora, **migrazioni verticali giornaliere** dello zooplancton (Diel Vertical Migration, **DVN**, o **migrazioni nictemerali**), caratterizzate da una migrazione verso l'alto all'alba e una verso il basso al tramonto o viceversa, sono state evidenziate in una gran varietà di gruppi dello zooplancton, quali copepodi, eufausiacei, meduse, ctenofori e policheti. Ricordiamo che gli organismi del plancton non possono nuotare contro una corrente orizzontale, ma sono in grado di muoversi verso il basso o verso l'alto nella colonna d'acqua. Le migrazioni non avvengono dal fondale verso la superficie e viceversa ma ogni specie ha una sua ben definita profondità alla quale permane durante il giorno o durante la notte, e questa profondità può cambiare con lo sviluppo larvale dell'organismo, con il sesso e con il periodo dell'anno.

Le migrazioni possono essere **notturne**, **diurne**, o **bi-giornaliere**. Le migrazioni verticali notturne hanno luogo durante la notte, ovvero gli animali migrano verso l'alto al tramonto e rimangono in acque superficiali durante la notte. Prima dell'alba essi iniziano a migrare verso il basso, per rimanere a profondità maggiori durante il giorno.

Nelle migrazioni verticali diurne la risalita verso le acque superficiali inizia all'alba e il ritorno verso le acque più profonde inizia al tramonto. Queste migrazioni sono comuni nelle acque superficiali, ma esse sono state osservate anche a profondità maggiori di 1000 metri.

Meno comune delle altre, una terza modalità di migrazione prevede due ascese e due discese ogni 24 ore: una migrazione verso l'alto al tramonto, una breve permanenza in acque meno profonde, una discesa verso il fondo a metà nottata di una parte degli animali (probabilmente legata ad una diminuita attività di predazione nello zooplancton) (ricordiamo che ad una diminuita attività natatoria corrisponde un aumento della velocità di affondamento). Più tardi, nella notte, essi si muovono verso l'alto per riprendere la loro posizione nelle acque superficiali per poi ridiscendere all'alba.

Le distanze che gli organismi dello zooplancton coprono durante le migrazioni possono essere notevoli. Alcune specie di copepodi e di meduse possono migrare di 400-800 m in un singolo giorno.

L'affondamento passivo può essere importante come il nuoto attivo per la discesa, ma per la risalita gli animali devono nuotare verso l'alto attivamente e continuamente. Studi sperimentali hanno messo in evidenza per i Copepodi del genere *Calanus* una velocità di risalita pari a 15 m per ora e di discesa pari a 100 m per ora, per gli eufausacei velocità pari a 100/200 m per ora mentre il Polichete oloplanctonico *Tomopteris* può nuotare di circa 200 m per ora.

Queste distanze sono impressionanti se si tengono presenti le dimensioni di questi organismi. Per un Copepode lungo 1 mm migrare di 100 m corrisponde ad una distanza pari a 10,000 volte la lunghezza del suo corpo !

Le migrazioni verticali sono normalmente più evidenti in primavera e nella prima estate, ma ad esempio i copepodi compiono forti migrazioni in autunno. Questi movimenti sono particolarmente evidenti nelle acque temperate stratificate e si riduce o scompare al ritorno verso condizioni di isotermità ed è quindi assente durante l'inverno.

Le variazioni diurne della luce sembrano essere le maggiori spinte per le migrazioni. L'alternanza dell'alba e del tramonto sembrerebbe essere il solo stimolo che regola il meccanismo delle migrazioni. La risposta diretta alla variazione dell'intensità luminosa non è però sufficiente a spiegare le modalità dei movimenti. Esiste probabilmente un orologio biologico interno che viene continuamente "risettato" dal ciclo giorno - notte.

Una spiegazione sembra essere che gli animali seguono linee di isoluminosità, linee cioè di luminosità costante. Con l'alzarsi del sole, la linea di isoluminosità man mano si approfondisce e gli animali migrano verso il basso per seguirla. Con il tramonto la linea risale di profondità e gli organismi con essa. A sostegno di tale ipotesi viene riportato il cambiamento che si osserva nella distribuzione dello zooplancton nelle giornate piene di sole e in quelle nuvolose e durante le eclissi, quando lo zooplancton risale verso la superficie come se fosse il tramonto.

Ma perché lo zooplancton si muove per diverse centinaia di metri verso il basso per poi risalire poche ore dopo? Abbiamo detto che il ciclo giorno - notte è necessario per regolare un orologio biologico, ma questa informazione non rivela quali forze sono alla base dell'evoluzione di questo comportamento. Visto che è un fenomeno diffuso in tutti i mari e per moltissime specie, si deve presupporre che esso abbia un valore adattativo, e molte spiegazioni sono state proposte.

Per gli zooplanctonti erbivori che si nutrono sul fitoplancton, la fonte di cibo è alla superficie. Per mangiare essi devono quindi entrare nelle acque superficiali. Se essi mangiassero durante il giorno, sarebbero maggiormente vulnerabili ai predatori e la mortalità sarebbe alta. Rimanendo a maggiori profondità durante il giorno in acque relativamente meno luminose e risalendo di notte, essi minimizzerebbero la loro vulnerabilità nei confronti dei predatori. Nei fiordi norvegesi è stato osservato come alla presenza di predatori (pesci) che cacciano di giorno lo zooplancton aumenta notevolmente le DVM. La necessità di cibarsi sembra però moderare la necessità di proteggersi dai predatori, tanto è che nelle regioni dove il cibo è abbondante alla superficie, gli animali tendono a rimanere lì più a lungo.

Un'altra possibile spiegazione per le DVM è che esse sono un modo per conservare l'energia. Per lo zooplancton, composta da specie peciloterme, la cui temperatura cioè varia con quella dell'ambiente, è energeticamente vantaggioso trovarsi nelle più fredde acque profonde durante il giorno dove le richieste energetiche e il tasso metabolico sono inferiori; lo zooplancton torna poi in superficie in acque più calde durante la notte per predare sul fitoplancton o su altre specie di zooplancton, con un alto tasso di metabolismo. In questa maniera essi utilizzerebbero meno energia per la respirazione, a favore di una maggiore disponibilità di energia per la crescita e la riproduzione. Il problema è se il risparmio di energia che così si ottiene sia maggiore di quella consumata nella migrazione. La risposta sembra essere positiva, in quanto il costo energetico della migrazione è piccolo per lo zooplancton.

Un'altra spiegazione delle DVM è che lo zooplancton si muove verso il fondo durante il giorno per poi ritornare verso acque superficiali di notte in acque che sono state rimescolate e che quindi contengono nuovo approvvigionamento di fitoplancton oppure durante la migrazione essi si spostano in senso orizzontale, risalendo poi in nuove zone ricche di fitoplancton. Il mescolamento delle acque può anche favorire il mescolamento di diverse popolazioni e fornire quindi l'opportunità di ampliare il rimescolamento genetico.

Altre ipotesi sono quella che lo zooplancton è negativamente influenzato dalla luce solare, e che quindi lascia la superficie durante il giorno, oppure quella del recupero del fitoplancton, ossia lo zooplancton sfrutta al massimo il fitoplancton e la migrazione verso il basso serve a dare allo stesso fitoplancton il tempo di fotosintetizzare e recuperare durante il giorno, così che esso possa essere mangiato nuovamente durante la notte.

Nessuna di queste ipotesi è però completamente convincente: gli animali migrano a profondità più elevate rispetto a quelle che permettono un danneggiamento da parte dell'intensità solare. Una cooperazione fra le diverse specie di zooplancton per "proteggere" il fitoplancton è difficilmente ipotizzabile. Alcune prove esistono a favore dell'ipotesi della predazione (ad es. i Copepodi nella Dabob Bay, Washington), altre invece sono a sfavore (molte specie migrano verso il basso a profondità molto maggiori di quelle necessarie per evitare i predatori, specie relativamente invisibili, quali le specie trasparenti, sono tra le più forti migratrici).

Quali sono le conseguenze delle DVM? Uno dei principali vantaggi è una maggiore efficienza nel trasferimento di energia dal fitoplancton in superficie verso le zone più profonde dei mari. Specialmente gli erbivori, mangiano in superficie e quando essi discendono verso le acque più profonde, escretano pellets fecali e materiale organico che può essere utilizzato da altri animali. Gli stessi erbivori, quando sono in profondità, sono consumati dai predatori.

Questi passaggi sono molto più efficienti e veloci, in termini energetici, che il semplice affondamento dell'organismo morto o del materiale organico che cade verso il fondo.

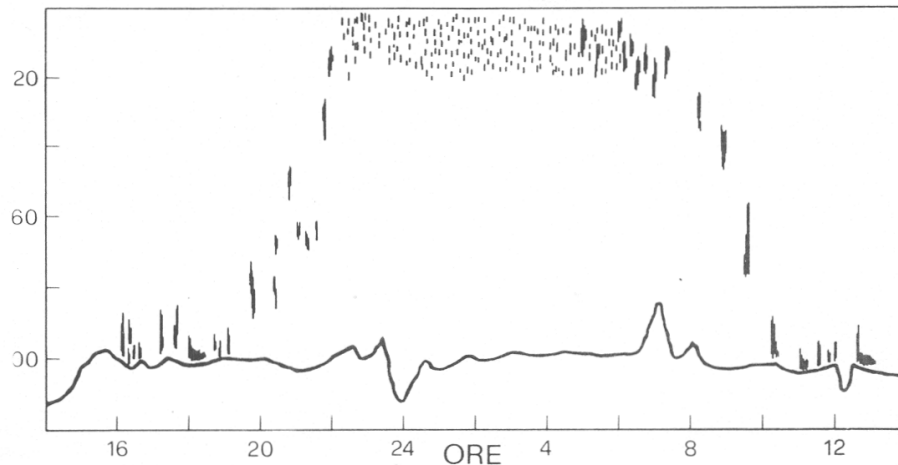


Fig. 6.6 - Migrazioni della Sarda sincrona con quelle dello zooplancton per la ricerca di cibo e contro la predazione.

6.1.4 Il ruolo dei grandi carnivori

Il Necton ha un ruolo fondamentale tra i carnivori marini in quanto la gran parte di questi organismi sono predatori attivi da adulti. Ciò non toglie che nel ciclo biologico di ogni specie di pesce osseo, ad esempio, vi sono vari ruoli nelle diverse fasi della vita. Dall'uovo fecondato, generalmente planctonico, si passa attraverso varie fasi larvali e giovanili che hanno dimensioni, posizionamento spaziale e necessità trofiche assai diverse. L'ambiente in cui il Necton pelagico vive è un ambiente molto monotono in cui l'assenza di un substrato o di qualunque riferimento fisso impone a tutti gli animali dei comportamenti di difesa e di attacco. Capacità di mantenimento in equilibrio nella massa d'acqua e allo stesso tempo capacità di nuoto veloce così come la vita in branco sono i principali requisiti dell'adattamento alla vita pelagica. L'efficienza di crescita (ELC) nei pesci raramente supera il 20% mentre nei cefalopodi, altri importanti organismi nectonici, può essere molto elevata. E' ad esempio del 40-60% per gli ottopodi bentonici mentre è del 20-30% per le specie pelagiche. L'efficienza di trasferimento meno l'ELC ci dà l'efficienza di predazione che è un punto critico delle strategie alimentari dei livelli trofici superiori. La selezione naturale porta a strategie alimentari che massimizzano l'energia acquisita rispetto all'energia spesa per ottenere la preda.

Questo può significare anche la scelta, da parte del predatore, di cambiare organismo-preda in relazione all'abbondanza e alla dimensione al fine di ottenere il maggiore ritorno rispetto al consumo energetico per la cattura.

Ad esempio un alimento come lo zooplancton, ma vale anche per i branchi di piccoli e medi pesci pelagici, non è uniformemente distribuito ma a macchie formate da gruppi di individui. Un predatore quindi si trova ad un certo punto a dover decidere se continuare ad alimentarsi sullo stesso gruppo, dopo che sarà stato ridotto dalla predazione, o andare verso un nuovo gruppo. La strategia è quindi quella di scegliere se continuare a predare su animali a bassa densità, e quindi consumando molta energia, oppure andare a cercare un nuovo gruppo di prede con alti rischi energetici legati alla ricerca.

La scala dimensionale dei predatori è basilare in queste scelte. Piccole larve di pesci hanno poche riserve di energia e scarsa capacità di nuoto rispetto alla distanza delle prede e per questo basano la loro predazione su singoli gruppi cercando di minimizzare gli spostamenti. Viceversa i grandi pesci come i tonni possono cercare per centinaia di chilometri i gruppi di prede migliori. Va ricordato che anche il più grande dei tonni ha una fase larvale e giovanile e quindi diverse strategie alimentari coesistono in ogni organismo nectonico nei diversi momenti della sua vita.

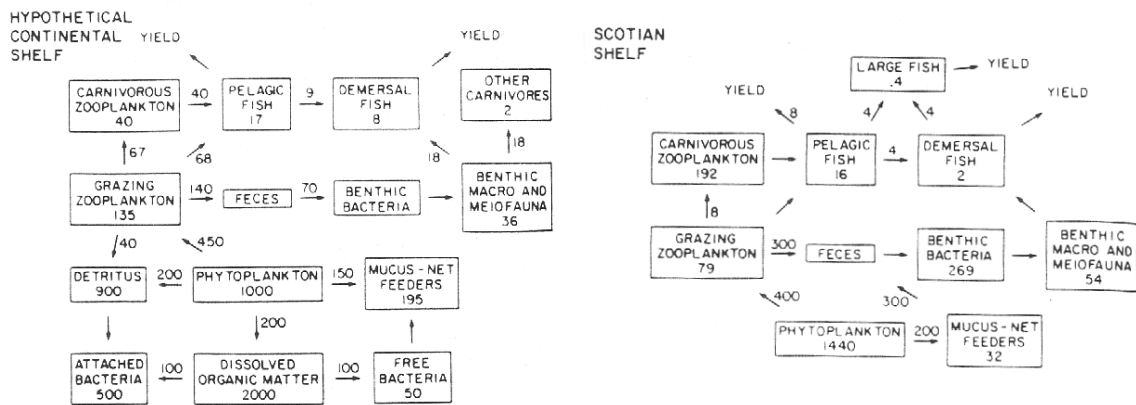


Fig. 6.7 - Rete alimentare con valori di produzione teorici per i principali organismi della platea continentale ed esempio di valori calcolati per la platea scozzese.

L'energia necessaria per tutte le funzioni vitali a riposo prende il nome di **tasso metabolico standard** (TMS). Il maggior costo energetico è comunque, per il necton, sempre dovuto alla locomozione. Vi è una velocità ottimale che possiamo considerare di riposo in cui l'energia consumata è due, tre volte il TMS ma la massima velocità di nuoto può raggiungere un consumo di 10 volte il TMS.

Quando la disponibilità alimentare non è un fattore limitante, il tasso di crescita è determinato dalla temperatura. Ogni specie neotonica, generalmente peciloterma ad eccezione dei mammiferi marini, ha un suo optimum di temperatura che è determinato da fattori genotipici e fenotipici ma in generale il metabolismo accelera con l'aumento di temperatura sopra il valore ottimale e diminuisce sotto. Essendo quindi gli ambienti marini per la gran parte a temperatura variabile, l'accrescimento avrà periodi più favorevoli e periodi meno favorevoli (come in estate ed in inverno nei climi temperati).

6.1.5 Produzioni ittiche

La produzione ittica nelle diverse regioni dipende da numerosi fattori i più importanti dei quali sono la quantità di produzione primaria, la lunghezza delle catene alimentari e l'efficienza di trasferimento preda - predatore per le specie presenti.

La produzione è più bassa nelle acque profonde in quanto queste sono dipendenti dalle acque superficiali e ben illuminate, dove la produzione primaria si realizza. La produzione potenziale è spesso difficilmente collegabile alle catture commerciali in quanto l'accessibilità degli attrezzi da pesca alle differenti risorse può non essere costante.

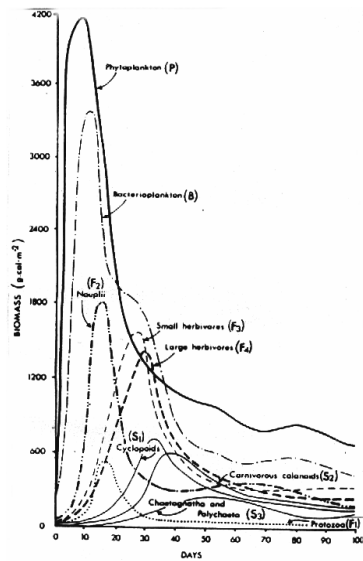


Fig. 6.8 - Cambiamenti nel tempo dall'inizio di un upwelling tropicale

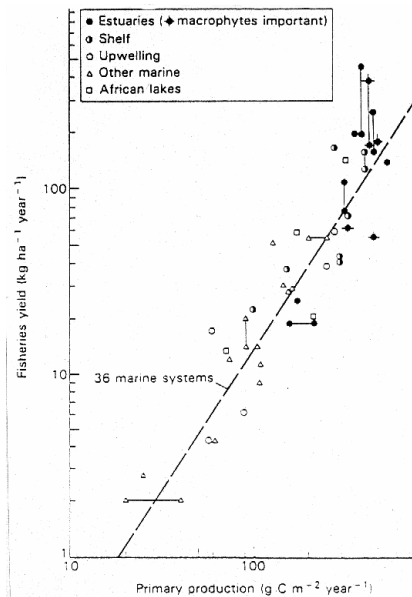


Fig. 6.9 - Rendimenti della pesca in funzione della produzione primaria

Gli elevati rendimenti della pesca nelle aree di upwelling possono essere attribuiti al comportamento dei piccoli pesci pelagici, principalmente Clupeidi, che formano grandi branchi in superficie facilmente accessibili alla pesca. Viceversa la biomassa totale di altri piccoli pelagici del largo, quali ad esempio i Mictofidi, nonostante la loro grande biomassa non sono pescati commercialmente perché non si raggruppano in branchi. Le spese per trainare un attrezzo da pesca per catturarli sarebbero maggiori del valore del pesce catturato.

Legare i valori delle stime di produzione primaria con le produzioni ittiche non è facile ed è ancora oggetto di ricerche. Il raggiungimento di tale riferimento potrebbe essere utile per valutare i potenziali rendimenti dei diversi ecosistemi ma non è facile in quanto è necessario conoscere l'efficienza di trasferimento tra predatore e preda e il numero di passaggi di ogni catena alimentare per tutte le specie nectoniche presenti. Questo potrebbe anche aiutare a stabilire dei limiti ai prelievi della pesca per evitare i rischi del cosiddetto **overfishing** o sovrappesca, ovvero il prelievo di più risorse di quante possano ricostituirsi naturalmente. Ma a tutt'oggi rimane ancora un oggetto di speculazione teorica.

Una delle schematizzazioni proposte divide tutti i mari in tre categorie: mare aperto, zone di upwelling e zone costiere. Ipotizza inoltre un numero di anelli della catena alimentare variabile da 5 in mare aperto a 1.5 nelle zone di upwelling. L'efficienza di trasferimento viene stimata al 10%. In queste condizioni e stimando una produzione primaria annuale di $20 \cdot 10^9$ tonnellate di Carbonio, la pesca mondiale non dovrebbe superare le 10^8 tonnellate annue.

In ecosistemi con catene alimentari e produzione primaria di questo tipo vi è una buona correlazione tra produzione primaria e prodotto della pesca.

6.1.6 Uccelli e mammiferi marini

Gli uccelli che passano gran parte della loro vita sull'ambiente marino, spesso si cibano di pesci. In particolare gli uccelli di mare aperto che si cibano di piccoli pesci pelagici spesso legati alle fioriture fitoplanctoniche nelle zone di upwelling, possono subire gravi crisi in condizioni di riduzioni degli upwelling o in caso di eccessivi prelievi da pesca. Vi sono quindi condizioni in cui le attività di prelievo di risorse in mare da parte dell'uomo producono effetti competitivi sull'avifauna. Ma l'ottica produttiva potrebbe far leggere in senso inverso tale rapporto in quanto il prelievo di pesci da parte degli uccelli non può essere considerato trascurabile. Alcune ricerche hanno dimostrato come gli uccelli marini del Mare del nord consumino annualmente 600.000 tonnellate di pesce per anno (circa lo stesso quantitativo di pesce pescato da tutte le attività di pesca in Mediterraneo), escludendo i circa dieci milioni di anatre che si alimentano di molluschi, consumando circa il 20 della produzione di mitili. In confronto la pesca, in zone altamente sfruttate arriva a prelevare circa il 25% della produzione.

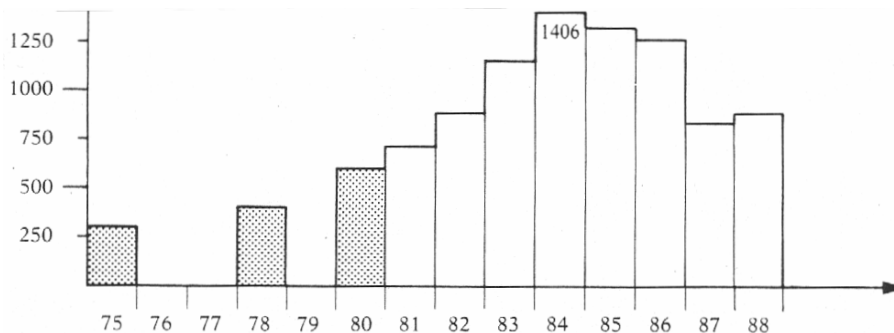


Fig. 6.10 - Presenze annuali di Cormorani nei laghi pontini (Parco del Circeo).

Nelle zone costiere o di upwelling gli uccelli marini possono consumare dal 5 al 30% della produzione di pesce. Quindi è comune osservare in una stessa area le associazioni di pescatori protestare e richiedere interventi per la riduzione del numero di uccelli e le associazioni di protezione richiedere la riduzione delle attività di pesca per non danneggiare l'avifauna. La soluzione di questi contrasti di gestione ambientale non è sempre semplice. Il caso delle isole Shetland con le sue colonie di uccelli considerate internazionalmente di grande interesse naturalistico può essere indicativo in tal senso. Questi uccelli si alimentano su un piccolo pesce pelagico il "sandeel" catturandone circa il 4% della popolazione per un totale di 200.000 tonnellate.

Nel 1970 iniziava una pesca sul "sandeel" utilizzato principalmente per produrre farina di pesce e fertilizzanti. Nel 1980 il prelievo della pesca raggiungeva il milione di tonnellate e contemporaneamente iniziavano a declinare le popolazioni di uccelli che, essendo sottoalimentati, non si riproducevano più. Nel 1991 la pesca veniva vietata perché la biomassa del "sandeel" si era troppo ridotta (non perché gli uccelli erano in difficoltà...) e negli anni successivi si è osservato un miglioramento riproduttivo di tutte le specie di uccelli.

Nelle nostre acque costiere si sono osservate interazioni tra produzioni ittiche negli ambienti salmastri, e l'abbondanza di specie di cormorani che frequentano tali bacini. La dieta media di 0,5-1 kg di pesce al giorno per individuo può diventare insostenibile per certi ambienti lagunari su cui possono gravare anche oltre 1000 individui come i laghi salmastri del Parco Nazionale del Circeo.

Altre specie come i gabbiani non sono in grado di cacciare pesci vivi e utilizzano soltanto pesci morti. In questo caso i cosiddetti scarti di pesca, ovvero quella parte di pescato rigettato in mare perché privo di valore, giocano un ruolo fondamentale nel mantenimento di alcune di queste specie. Molte popolazioni di uccelli nel secolo scorso sono aumentate all'aumentare delle attività di pesca e quindi degli scarti di pesca.

In qualche modo simile può essere considerata la condizione dei mammiferi marini. Anch'essi si trovano ai vertici delle catene alimentari, tranne alcune eccezioni, e possono competere con l'uomo per la risorsa ittica. I pescatori da sempre hanno avversato le altre specie che catturano prede di interesse per la pesca. Il caso della foca monaca nelle acque italiane è abbastanza evidente. I pochi esemplari ancora osservati sporadicamente sono individui erratici e la specie può essere considerata estinta lungo le nostre coste. Questo è avvenuto negli ultimi cinquant'anni ad opera essenzialmente di attività di pesca costiera che hanno raggiunto ogni punto dei nostri litorali. La foca cattura pesci crostacei e cefalopodi delle acque costiere e se trova questi già immobilizzati da una rete non può far altro che servirsene danneggiando spesso anche le reti. Il pescatore percependo la foca come un competitore ha scelto la sua eliminazione.

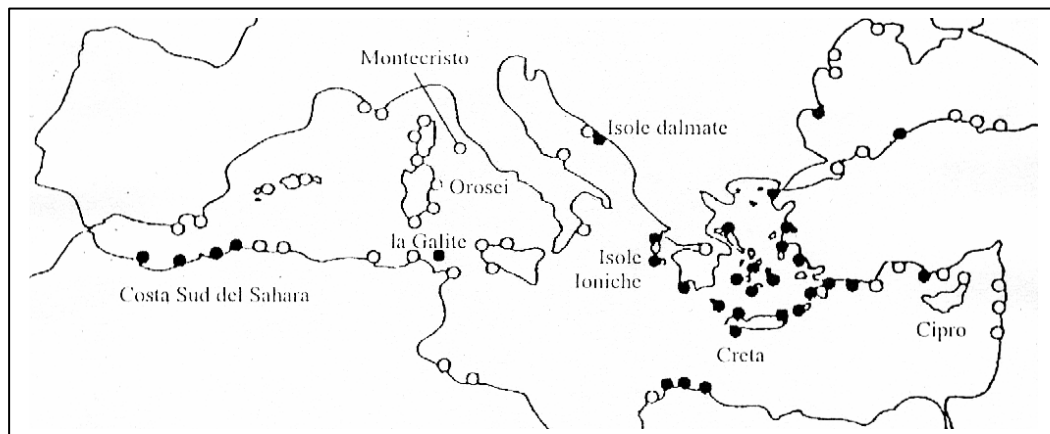


Fig. 6.11 - Distribuzione della foca monaca in Mediterraneo. In nero i siti con presenze attuali documentate.

La fragilità della popolazione basata su un basso numero di individui a basso tasso riproduttivo e distribuiti in località diverse ha reso questo compito assai facile in un momento in cui non vi era ancora una attenzione alla tutela per le specie a rischio.

Nella tabella sono riportati le specie di mammiferi marini che interagiscono con l'uomo per le risorse ittiche.

La pesca alle balene è un altro di questi esempi di equilibri fragili. Da anni si cerca di stabilire un controllo, imponendo delle quote massime di animali catturabili, per quelle nazioni irriducibili nella voler continuare tali catture nonostante la riduzione delle popolazioni.

Una delle ipotesi di studio di nuovi equilibri che si affrontano in questi ultimi anni è se questa riduzione dei grandi mammiferi possa provocare aumenti nelle abbondanze delle loro prede rendendole disponibili per nuovi predatori. Il caso più evidente è quello delle balene che si alimentano su krill. Insieme alle balene si alimentano di krill foche, pesci e uccelli marini. La produzione di krill nell'Atlantico sud occidentale è stimata in 28.6-97.6 milioni di tonnellate anno mentre l'insieme di specie predatrici consuma una media di 32,6 milioni di tonnellate annue. La loro competizione è comunque limitata dalla diversa distribuzione spaziale e temporale.

Un altro caso di interazione della pesca con i mammiferi marini si è verificata in questi ultimi anni in Mediterraneo con la pesca del pesce spada mediante reti derivanti. I mammiferi marini sono in questo caso catturati accidentalmente dall'attrezzo da pesca. L'incidenza di queste catture ha portato al divieto di questo tipo di pesca in tutti i paesi comunitari del Mediterraneo

creando fortissime tensioni nelle categorie di pescatori anche perché in altri paesi mediterranei extracomunitari questo tipo di pesca è ancora effettuato ed essendo la risorsa mediterranea unica, il divieto non ha fatto altro che svantaggiare una categoria di pescatori a favore di un'altra con dubbio effetto sulla tutela delle specie di mammiferi marini.

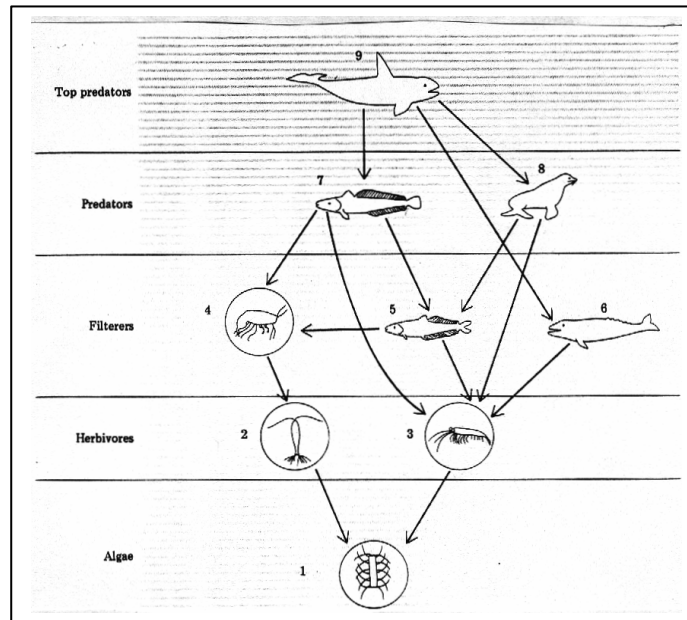


Fig. 6.12 - Schema di rapporti trofici in ambiente artico

6.1.7 Variazioni geografiche

Le catene alimentari nella colonna d'acqua di mare aperto sono molto diverse anche tra zone geografiche, e in particolare con il variare delle caratteristiche ambientali dipendenti dalla latitudine. Nel Nord Pacifico i principali produttori sono Diatomee che a loro volta sono consumate dai diversi organismi zooplanctonici. Questa è la base alimentare di molti pesci epipelagici ed in particolare dei salmoni. I carnivori finali della catena alimentare sono squali, mammiferi marini e uccelli marini.

In Antartico la produzione primaria è principalmente dovuta alle Diatomee, e gli erbivori sono Copepodi ed Eufasiacei (krill). Questi sono consumati da balene e molte specie di pesci. L'ultimo livello trofico è rappresentato da pinguini e vari mammiferi marini.

Nelle acque tropicali i produttori primari sono principalmente Dinoflagellati e Coccolitoforidi. Gli erbivori includono una ampia gamma di organismi zooplanctonici che a loro volta sono alimento per molte specie nectoniche. Tutte queste specie sono la base alimentare di predatori ulteriori come pesci e cefalopodi. Ancora i grandi pelagici come tonni, pesci spada e squali sono ad un livello trofico superiore ed infine ulteriore livello è quello dei grandi squali bianchi e makò che attaccano tonni e altri grandi pelagici.

Sebbene quanto riportato sia estremamente semplificato appare evidente che vi sono delle marcate differenze tra le diverse regioni geografiche. Le catene alimentari in acque tropicali sono molto più complesse e lunghe che in acque fredde. Questo è in parte dovuto al maggior numero di specie presenti ai tropici e all'assenza nelle acque fredde dei grandi pesci pelagici. Altro punto evidente è che nelle acque fredde, uccelli e mammiferi marini giocano un ruolo maggiore rispetto alle acque tropicali.

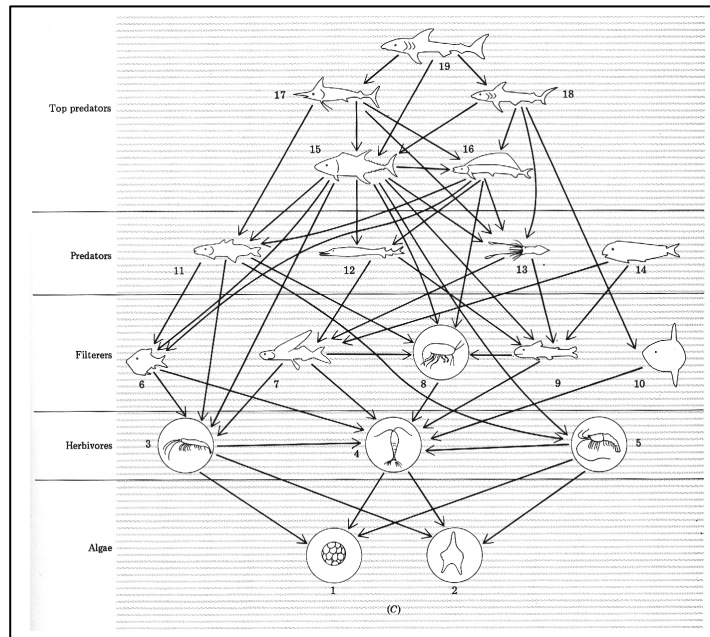


Fig. 6.13 - Schema di rapporti trofici in ambiente tropicale

6.2 Catene alimentari bentoniche

Considereremo in questa parte i rapporti trofici ed energetici esistenti tra organismi bentonici della zona **neritica**, ovvero della parte di fondale presente all'interno della piattaforma continentale. In particolare saranno considerati i componenti della cosiddetta macrofauna ovvero di quegli organismi di dimensioni superiori al millimetro. I fondali della piattaforma continentale hanno condizioni ambientali sicuramente più variabili sia rispetto all'ambiente pelagico, sia rispetto all'ambiente profondo. Questa variabilità è data sostanzialmente dal moto ondoso che fa risentire la sua azione anche sul fondale e dagli apporti dalla terraferma che provocano maggior variabilità di alcuni importanti parametri fisico - chimici quali ad esempio la salinità, la concentrazione di nutrienti o i sedimenti fini di origine continentale. Di conseguenza la produzione primaria è più elevata rispetto alle antistanti zone del largo.

Le onde generano azione perturbante sul fondale particolarmente sui fondi mobili che sono risollevari messi in sospensione per poi formare, nel caso delle sabbie, caratteristiche "onde" che prendono il nome di "ripple marks". La morfologia dei fondali, particolarmente in vicinanza della costa può essere molto eterogenea con parti rocciose e parti sabbiose, ma è soprattutto la complessa serie di comunità che possono avvicinarsi anche in uno spazio di pochi metri che rende i popolamenti bentonici particolarmente complessi e ad elevata diversità specifica.

Per capire quanto questo sia importante basta ricordare che oltre l'80% del numero totale di specie marine vive sul fondale o in sua vicinanza.

Tutti gli organismi bentonici hanno una fase larvale planctonica, che ha un ruolo fondamentale per la dispersione e per la scelta del substrato idoneo su cui insediarsi. Nulla è casuale nella occupazione dello spazio del fondale che anzi diventa e in molti casi supera per importanza il classico fattore di competizione, l'alimento.

I gruppi di organismi numericamente più abbondanti che costituiscono la macrofauna bentonica sono quattro: Crostacei, Molluschi, Policheti ed Echinodermi. I Crostacei con le oltre 30.000 specie marine sono uno dei gruppi più numerosi dell'ambiente marino. Hanno forme ed

adattamenti assai complessi e i gruppi dominati del benthos sono Decapodi, Anfipodi, Misidacei, Isopodi, Cirripedi che vivono sulla superficie del substrato. I Molluschi anch'essi con oltre 30.000 specie sono rappresentati da Bivalvi e Gasteropodi con numerose specie di fondo mobile e di fondo duro. I Policheti sono vermi tubicoli o fossori, che vivono sopra o all'interno del sedimento. Con le circa 9000 specie nel mondo sono il terzo gruppo sistematico più importante dell'ambiente marino. Gli Echinodermi infine con i ricci, le stelle marine, le oloturie e i crinoidi, sono tra gli organismi più grandi della macrofauna.

Nelle relazioni tra i diversi livelli trofici nell'ambito delle catene alimentari bentoniche possono essere generalizzati quattro principi che aiutano le successive interpretazioni anche se come abbiamo visto la suddivisione in erbivori, carnivori e detritivori è oggi spesso superata:

1. Poiché l'accumulo di sostanza organica nell'ambiente è trascurabile rispetto a quella prodotta dalla fotosintesi, i detritivori sono limitati dalla disponibilità di alimento.
2. La scomparsa di macrofite o la loro distruzione per catastrofi naturali sono eventi eccezionali. I produttori non sono quindi limitati dagli erbivori o dalle catastrofi. Sono infatti limitati dall'esaurimento dei nutrienti.
3. Là dove i carnivori siano eliminati da condizioni particolari, gli erbivori possono far scomparire la vegetazione. Gli erbivori sono quindi limitati dai loro predatori piuttosto che dalla scarsità di alimento.
4. Se i carnivori limitano le popolazioni di erbivori, limitano anche la loro stessa risorsa alimentare e quindi i carnivori sono limitati dall'alimento.

Tutto questo ha portato alla formulazione della teoria degli effetti a cascata sulle catene alimentari : un consumatore può ridurre l'abbondanza del suo alimento con questo riducendo indirettamente la pressione sul successivo livello trofico più basso. E questo genera effetti dall'alto-in-giù (di risorse alla popolazione) o dal basso-in-su (per azione dei consumatori sulle popolazioni di cui si alimentano).

Fig. 6.14 - Un fondale con alghe bentoniche mediterranee



6.2.1 Il ruolo delle alghe bentoniche

Le alghe macroscopiche e microscopiche si insediano su substrati solidi e in misura minore su fondi mobili che ricevono la luce. In maniera simile ma con molta maggiore affinità per i fondi mobili si comportano le fanerogame, piante superiori marine come la Posidonia, di cui parleremo nel prossimo paragrafo. Il fondo mobile, infatti, non offre sufficiente garanzia di stabilità per l'insediamento delle alghe in quanto soggetto a continui movimenti dovuti principalmente al moto ondoso. La più elevata biomassa e produzione avviene nelle acque costiere fino a 20-30

metri di profondità in cui la penetrazione della luce è ottimale. Anche per le alghe bentoniche vi è un picco di produzione e una diminuzione fino alla profondità di compensazione analogamente al fitoplancton. In Mediterraneo convenzionalmente la profondità di compensazione è data dal limite inferiore delle praterie di *Posidonia oceanica* che naturalmente varia in funzione della trasparenza media delle acque in cui vivono.

I confronti delle stime di produzione primaria tra alghe bentoniche e fitoplancton indicano che il Carbonio fissato per unità di area può essere simile o leggermente superiore per le macroalghe. Il fitoplancton è dominante come sorgente di nuova materia organica in mare aperto mentre le alghe bentoniche hanno un ruolo significativo nella fascia costiera. Soltanto parte della produzione delle macrofite può essere utilizzata direttamente dagli erbivori a causa dello scarso numero di erbivori specializzati in macrofite. Parte di queste, infatti, entra nella colonna d'acqua come materia organica disciolta (DOM), parte come materia organica particolata che poi entra nei sedimenti ed è utilizzata dalle catene alimentari basate sul detrito organico.

Un interessante esempio di ecosistemi costieri caratterizzati da macroalghe bentoniche è quello delle cosiddette foreste di **kelp**. Si tratta di alghe di dimensioni particolari che raggiungono gli oltre 30 metri di lunghezza, dal fondo roccioso, in cui si ancorano, fino alla superficie. Si tratta di specie che vivono in acque prevalentemente fredde, ed appartengono al genere *Macrocystis* lungo le coste americane del Pacifico, e al genere *Laminaria* nelle acque dell'Atlantico. Hanno un accrescimento notevolissimo che può raggiungere i 50 cm al giorno e una produzione netta annuale da 0.8 a 2 kg C/m² di molte volte superiore a qualunque produzione fitoplanctonica. La loro ampia estensione verticale condiziona il popolamento bentonico di tutto il sottostante fondale e la loro distribuzione orizzontale, nell'intervallo batimetrico per loro ottimale, può svilupparsi su svariate centinaia di chilometri. La colonna d'acqua è normalmente dominata dalla loro presenza mentre sul fondale possono essere presenti, su diversi strati verticali, numerose altre alghe a diverso grado di sciafilia.

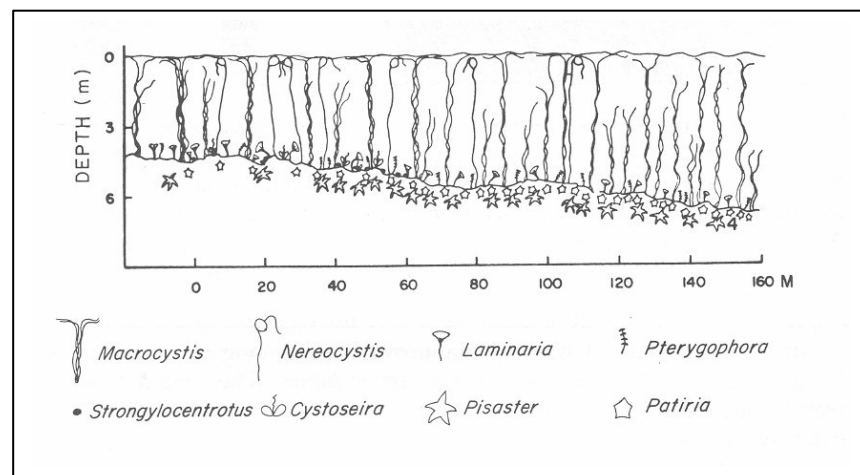


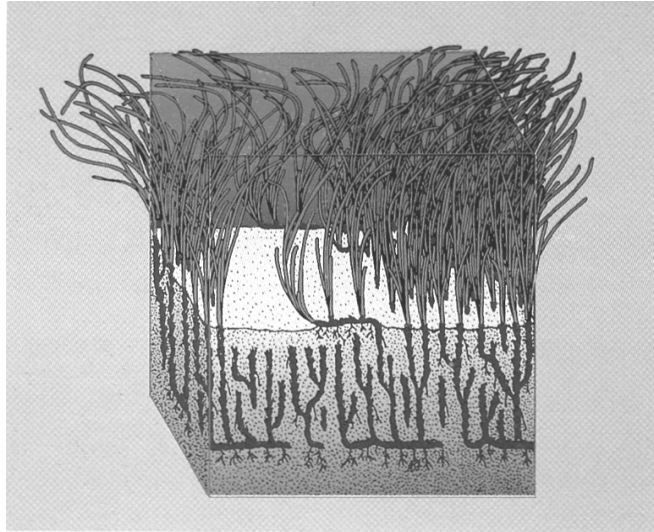
Fig. 6.15 - Andamento batimetrico delle principali specie in un fondale a kelp (*Macrocystis*)

Nonostante l'enorme produzione primaria del kelp, poche sono le specie di erbivori che si alimentano su queste. Infatti, è stato stimato che soltanto il 10% della loro produzione entra nelle catene alimentari attraverso gli erbivori. Il rimanente 90% entra nella rete trofica come detrito o come materia organica disciolta. Il loro ciclo biologico varia da tre a sette anni e le cause di maggiore mortalità sono i moti ondosi violenti che sono in grado di strappare le alghe dal fondo o di spezzarle. Un'altra causa importante di mortalità è legata alla predazione dei ricci di mare sui giovanili di kelp appena insediati sul substrato. Un caso interessante del controllo predatore che si può generare in sistemi semplici è quello offerto dalle foreste di kelp della costa

americana del Nord Pacifico. La popolazione di ricci (erbivori) è tenuta sotto controllo in questo ambiente dalle otarie di mare che di questi si nutrono. Quindi ampia popolazione di otarie equivale a mantenimento della popolazione di ricci a numeri ridotti e quindi questo consente il mantenimento di una equilibrata foresta di kelp. La distruzione quasi completa delle otarie negli ultimi venti anni ha portato alla crescita esponenziale dei ricci che a loro volta hanno causato il degrado dei fondali a kelp. La recente attività di recupero delle popolazioni di otarie ha consentito un graduale ritorno alle condizioni di equilibrio originarie.

Nelle nostre acque mediterranee le Laminarie sono presenti soltanto in isolati punti e non hanno mai il ruolo che hanno nelle più fredde acque oceaniche, ma una condizione simile a quella descritta si osserva con un altro vegetale, *Posidonia oceanica*, non alga ma pianta superiore.

Fig. 6.16 - Schema della struttura di una prateria di *Posidonia oceanica*



6.2.2 Le praterie di *Posidonia oceanica*

Le fanerogame sono piante superiori dotate quindi di radici, rizoma (fusto) e foglie. Vivono sulla terraferma ed in mare dove sono presenti una cinquantina di specie. Producono fiori, e frutti galleggianti che raggiungono la superficie e sono trasportati dalle correnti fino a riscendere al fondo dove danno origine ad una nuova pianta. Crescono anche vegetativamente espandendosi lateralmente fino ad occupare ampie aree di fondale. Hanno una importanza notevole in quanto possono ricoprire enormi estensioni di fondale, ed in particolare *Posidonia oceanica*, specie endemica del Mediterraneo, occupa prevalentemente i fondali sabbiosi compresi tra i 10 e i 30-40 di profondità. La pianta si insedia sul fondo mobile e rimane ancorata per mezzo di radici. La crescita annuale del rizoma consente di creare spazi in cui si intrappola nuovo sedimento. L'insieme delle piante crescendo verticalmente e intrappolando sedimento formano una struttura molto compatta che prende il nome di **Matte**. Con questo meccanismo la Posidonia è in grado di utilizzare un fondale, quello sabbioso, non utilizzabile dalle alghe per assenza di strutture in grado di ancorarsi al sedimento. Per l'ampiezza delle superfici occupate dalle fanerogame queste specie sono molto importanti da un punto di vista ecologico nonostante tutto il mondo esistano poche specie.

La densità sul fondale può essere molto elevata, raggiungendo per alcune specie le 4000 piante per metro quadro e una biomassa di 2 kg/m². La Posidonia può raggiungere le 1000 piante per metro quadro formando quindi vere e proprie praterie compatte monospecifiche. E' questa la ragione per cui si parla, analogamente alle condizioni terrestri, di praterie di Posidonia.

Diversamente dalle altre sorgenti di produzione primaria in mare legate alle diverse migliaia di specie di alghe che utilizzano i nutrienti presenti nella colonna d'acqua, le fanerogame sono in

grado di assorbire nutrienti dal sedimento per mezzo delle radici. Sono quindi in grado di riciclare nutrienti che sarebbero altrimenti persi nel sedimento. Tuttavia il loro ruolo trofico è meno evidente degli analoghi prati terrestri in quanto mentre numerosi sono gli erbivori che sostengono le praterie terrestri, le fanerogame marine sono utilizzate da un numero di erbivori particolarmente basso non in grado sicuramente di canalizzare la grande biomassa prodotta, nelle comunità costiere. L'ipotesi di utilizzazione di tale produzione attraverso il ciclo del detrito è quella correntemente ipotizzata. Le foglie che si distaccano, muoiono e si frammentano in piccole particelle sono poi utilizzate da diversi organismi detritivori che a loro volta sono poi predati da altri carnivori.

La Posidonia forma una complessa comunità, da alcuni considerata addirittura un ecosistema in quanto le diverse stratificazioni dalle foglie con i suoi epibionti, alla matte con la complessa fauna associata possono essere considerati un complesso di biocenosi.

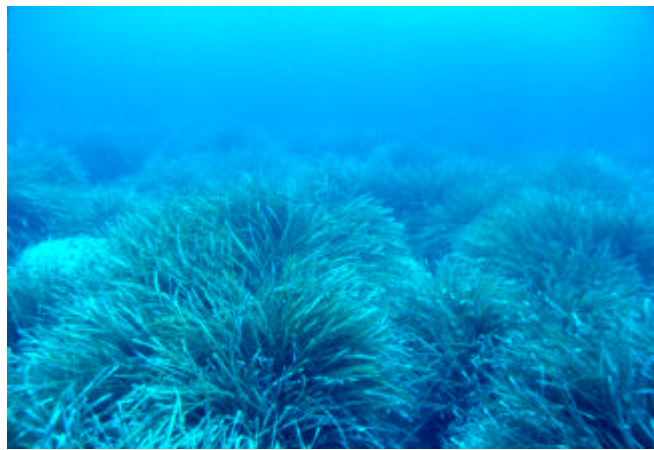


Fig. 6.17 - Un fondale di prateria di Posidonia

6.2.3 Interazioni tra specie

In ogni biocenosi bentonica le specie non vivono isolate ma reagiscono con altre specie che occupano la stessa area. Com'è noto in ogni ambiente possono coesistere specie a strategie diverse.

Queste sono state schematicamente suddivise in due grandi categorie anche se molti casi di specie con diverse strategie nei diversi momenti del ciclo vitale sono stati ben documentati. La prima categoria è quella delle specie **opportuniste** (anche dette r- strateghe) caratterizzate da un breve ciclo vitale, rapido raggiungimento della prima età di riproduzione, elevato numero di uova e larve e periodo riproduttivo esteso, elevati tassi di mortalità. Sono le specie che sono in grado di adattarsi a rapidi cambiamenti ambientali e utilizzare ogni condizione di alterazione o difficoltà per le altre specie. La seconda categoria è detta delle specie **all'equilibrio** (anche dette k- strateghe) che hanno lungo ciclo vitale, età di prima riproduzione ad età avanzata, un breve periodo riproduttivo e bassa mortalità. Sono le specie adattate agli ambienti stabili e sono quindi in genere legate a specifiche biocenosi. In generale tutte le comunità sono caratterizzate da una parte di specie opportuniste e una parte di specie all'equilibrio. Le comunità in cui le specie opportuniste sono dominanti sono soggette a disturbo frequente (ad esempio sedimentazione improvvisa sul fondo) e vanno incontro a grandi fluttuazioni nel numero di individui nel corso dell'anno. Viceversa le biocenosi dominate da specie all'equilibrio sono stabili, principalmente da un punto di vista fisico - chimico. Ad esempio essendo il disturbo creato dalle onde decrescente con l'aumento della profondità, non deve sorprendere che le specie opportuniste

possano diminuire con la profondità. Il caso del disturbo da moto ondoso è comunque un esempio e molte altre possono essere le azioni di disturbo, anche di origine biologica come il rimescolamento del sedimento ad opera di pesci detritivori.

Oltre alla classificazione precedente, una classificazione per strategia alimentare in **filtratori o sospensivori, brucatori e detritivori** è correntemente utilizzata per gli organismi bentonici. Questa suddivisione ha anche un significato di posizione nello strato verticale in quanto i filtratori utilizzano lo strato d'acqua sopra il sedimento, i brucatori o raschiatori utilizzano lo strato sopra il substrato (normalmente duro) e i detritivori ingeriscono particelle di sedimento. Anche in questo caso le tre categorie non sono automaticamente separate per ogni specie sia nelle diverse fasi della vita (le larve si alimentano spesso in maniera diversa dagli adulti) che nelle diverse condizioni ambientali. Alcuni policheti e molluschi sostanzialmente filtratori, possono ad esempio utilizzare anche particelle del sedimento. Il vero fattore di selezione è quindi ancora quello dimensionale e se l'opportunità crea la risospensione del sedimento anche questo può essere idoneo per i filtratori, evidenziando come le rigide separazioni per categorie siano spesso poco corrette per la descrizione biologica.

La competizione tra gli invertebrati marini bentonici è generalmente limitata all'alimento e allo spazio. In condizioni di disponibilità alimentare sufficiente, lo spazio diviene il problema dominante. Il ruolo delle larve e della loro capacità di insediarsi su un substrato, in maniera da riuscire a contrastare gli organismi già presenti, è quindi fondamentale.

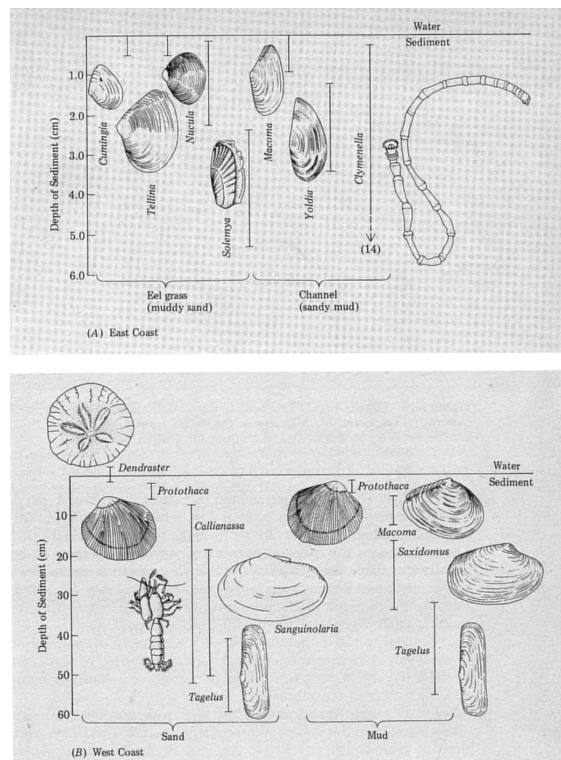


Fig. 6.18 – Una comunità bentonica dell'Atlantico (in alto) e una del Pacifico (in basso)

6.2.4 Strategie alimentari

I filtratori come Molluschi, Balani o Poriferi utilizzano setole o ciglia per creare correnti d'acqua che portano le particelle alimentari verso punti dove strisce di muco le catturano e trasportano nel tratto digestivo. La filtrazione per queste specie è anche utilizzata per la respirazione. La velocità della corrente ha un ruolo importante nell'efficienza di filtrazione ed in questo, come vedremo, il ruolo delle specie sessili nella scelta in fase larvale del sito definitivo di insediamento è basilare.

I filtratori hanno una classe dimensionale ottimale di particelle, per la loro alimentazione. È stato dimostrato come, aumentando questa dimensione, la capacità di filtrazione diminuisce fino a cessare del tutto sopra la taglia che impedisce il corretto movimento delle ciglia. Anche la concentrazione di particelle per unità di volume d'acqua può essere un fattore di riduzione della capacità di filtrazione. Questo è valido per alcune specie di mitili ed ostriche mentre non lo è per altre. Anche per quello che riguarda la qualità del particolato sembrano esserci indicazioni per cui il tasso di filtrazione aumenta al diminuire della capacità energetica dell'alimento.

Gli invertebrati che si alimentano grattando il substrato possono ingerire direttamente materia particolata o assorbire fluidi e tessuti molli. La densità dei brucatori per metro quadro di superficie non può superare certi limiti in quanto, prevenendo la crescita di alghe e batteri per eccessivo consumo, si può rendere inefficiente l'alimentazione. I ricci di mare ad esempio possono ridurre la crescita delle microalghe e delle macroalghe sulle rocce.

I detritivori possono ingerire particelle dalla superficie o dall'interno del sedimento. Le oloturie ad esempio consumano residui organici animali e vegetali presenti sulla superficie del sedimento. Apparentemente questo tipo di alimentazione sembra essere poco selettivo, in realtà numerosi studi hanno dimostrato meccanismi di selezione del particolato anche nei detritivori. I policheti ad esempio selezionano le particelle in funzione della loro dimensione. I bivalvi *Macoma* e *Scrobicularia* separano le particelle più piccole sulle branchie e quelle più grandi così come la frazione inorganica sono eliminati come pseudofeci indigerite.

Infine vanno ricordati i carnivori. La predazione attiva è comune anche fra gli organismi bentonici e sebbene esistano anche predatori sedentari, come alcuni celenterati, la maggior parte dei carnivori è vagile ovvero in grado di compiere movimenti autonomi. L'epifauna è generalmente più vulnerabile alla predazione dell'ifauna.

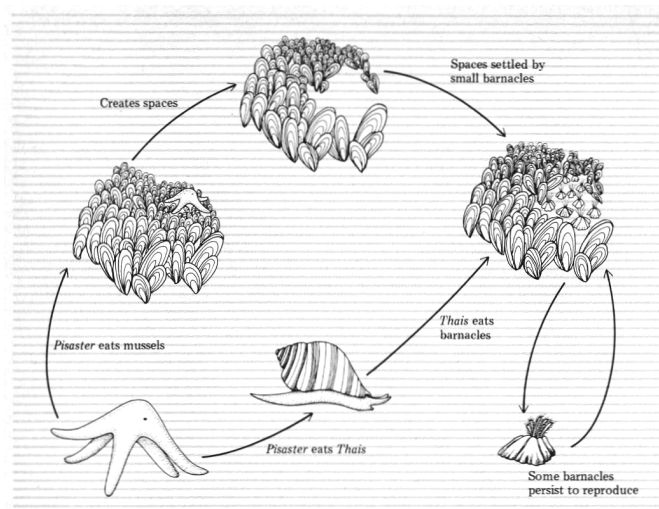


Fig. 6.18 - Interazioni tra mitili, balani e loro predatori nella costa del Pacifico nord americana. I predatori, rendendo libero nuovo spazio, consentono un nuovo reclutamento e quindi la persistenza delle specie sessili.

Sebbene molti predatori siano morfologicamente e comportamentalmente adattati ad alimentarsi su prede specifiche, le differenze di alimentazione che spesso si riscontrano nella alimentazione

di individui della stessa specie sono da imputare alla disponibilità di prede nella comunità bentonica. Ad esempio, buona parte dei pesci piatti predano in maniera opportunistica su tutte le specie della macrofauna bentonica maggiormente abbondanti e quindi più facilmente accessibili. Un aspetto della trasformazione del ciclo energetico legato alla produzione bentonica riguarda anche gli aspetti biogeochimici sul sedimento. Ad esempio gli invertebrati detritivori che scavano nel sedimento in cui vivono affossati, hanno un alto tasso di emissione di materiale non digerito che può modificare fisicamente e chimicamente le caratteristiche sedimentarie. Questi effetti secondari possono essere uguali o addirittura superiori al metabolismo degli stessi organismi. Inoltre i filtratori bentonici sono un importante collegamento tra il materiale organico in sospensione e quello sedimentato, in quanto spesso il materiale deposto come pseudofeci dagli organismi bentonici può essere uguale o superiore alla deposizione naturale per gravità. Ad esempio soltanto circa l'11% delle calorie teoricamente ottenute per filtrazione sono utilizzate dalle ostriche del Pacifico mentre la rimanente parte è eliminata come feci o pseudofeci. L'elevato contenuto organico di questo materiale consente il permanere sul substrato di una ricca fauna di detritivori. Questi sono in grado di rimuovere il sedimento prendendo quanto necessario alle loro necessità e mettendo a disposizione dell'attacco batterico di tipo aerobico sempre nuovo substrato e quindi favorendo indirettamente la mineralizzazione della sostanza organica. Ad esempio una popolazione del polichete *Heteromastus* con 500 ind./m² è in grado di rimuovere 4 cm di sedimento da 10-20 cm di profondità alla superficie in un anno mentre alla massima densità osservata (9000 ind./m²) possono rimescolare completamente i primi 20 cm di sedimento in quattro mesi. L'influenza di questo elevato tasso di bioturbazione sull'attività batterica e sui processi chimici della superficie dei sedimenti non può essere sottovalutato.



Fig. 6.19 - Insediamento primario di un plantigrado di mitilo su Idrozoi lungo la costa laziale.

6.2.5 Strategie dell'insediamento larvale

La maggior parte delle specie bentoniche possiede larve planctoniche. Essendo inoltre le comunità bentoniche persistenti nel tempo, per potersi mantenere hanno bisogno di un continuo **reclutamento**, ossia ingresso di nuove generazioni nella popolazione, per mezzo di larve. Ma qual è il meccanismo che consente alle larve "giuste" di insediarsi sul substrato "giusto"? L'ecologia delle larve è spesso assai complessa e con strategie assai diverse da quelle dell'animale adulto. Specifici studi hanno dimostrato il complesso lavoro di scelta del substrato da parte delle larve per occupare lo spazio corretto per le esigenze dell'adulto. Le larve cioè non si fissano casualmente ma lavorano a lungo prima di decidere l'insediamento su un substrato. Se il substrato non è idoneo possono ritornare nell'ambiente pelagico e tentare una nuova ricerca. Le larve inoltre reagiscono alla presenza di individui della stessa specie o di altre specie.

Soltanto quando le condizioni per l'insediamento sono definitivamente considerate idonee avviene la metamorfosi della larva nell'adulto. Ad esempio il mitilo ha una larva (plantigrado) che compie un insediamento primario non sul substrato ma su un organismo filamentoso (alga o idroide) estremamente mobile e quindi in grado di dare con il suo movimento indicazioni sull'idrodinamismo presente. La larva è in grado di cambiare più volte posizione prima di trovare il punto ottimale o addirittura di tornare planctonica. Soltanto quando ha trovato ciò la condizione cercata scende sul substrato di base per un secondo insediamento a cui seguirà la metamorfosi con la definitiva costruzione del bisso.

In caso di insuccesso nell'insediamento le larve possono prolungare la loro vita pelagica per mesi e spesso questa ricerca non avrà buon esito e la larva finirà per morire.

Naturalmente ogni specie avrà larve, presenti nell'acqua in differenti periodi dell'anno, in grado di rispondere positivamente o negativamente ai più diversi fattori fisico – chimici e questo condizionerà anche la struttura delle comunità bentoniche in quanto associazioni di specie aventi esigenze comuni.

Nonostante l'abilità delle larve nel trovare i substrati idonei all'insediamento, vi è spesso una variabilità di anno in anno nell'abbondanza di singole specie e nella struttura delle comunità anche se questa non modifica per definizione le sue specie caratteristiche. Se le larve sono così selettive perché si osserva questa variabilità ? La risposta è nella storia delle diverse specie che compongono la comunità, nelle loro interazioni reciproche e con l'ambiente fisico, e nelle azioni di predazione da parte di organismi spesso esterni alla comunità.

7. ANCORA ALTRI CONCETTI DI BASE

Popolazioni e comunità per poter essere studiate devono essere osservate da esperti in grado di determinare la loro composizione tassonomica, di misurare o prelevare parti del corpo. Questo è generalmente fatto attraverso il prelievo di una frazione di individui in una unità di misura nota, di superficie o di volume, che prende il nome di **campione**. Il **campionamento**, ovvero l'azione di prelevare porzioni di popolazioni o comunità, ha regole molto rigide perché un'errata procedura potrebbe portare ad una difettosa raccolta di organismi che può deformare la rappresentatività che il campione deve avere.

Infatti, la caratteristica principale del campione è quella di possedere tutti gli elementi idonei alla caratterizzazione dell'intero, sia esso popolazione o comunità. Quando la corretta rappresentatività non esista per un errore (spesso inconsapevole) compiuto nel campionamento allora si parla di rischio di **bias** ovvero di ricostruzione alterata di una realtà per errata metodologia applicata.

Il campionamento può avvenire con diverse metodiche a seconda degli organismi che intendiamo studiare e quindi con attrezzature specifiche.

I metodi di campionamento degli organismi dello zooplancton dipendono principalmente dagli obiettivi dello studio e dalle dimensioni degli animali che si intende catturare.

Lo studio qualitativo del plancton prevede la determinazione delle specie presenti in un dato campione mentre uno studio di tipo quantitativo è finalizzato anche alla misura dell'abbondanza degli organismi e alla stima della loro biomassa per unità di volume d'acqua.

Le frazioni di dimensioni più piccole del plancton (femto, pico, nano e microplancton) si raccolgono con le bottiglie di Niskin, con campioni d'acqua prelevati da profondità diverse e ben determinate. Le bottiglie, infatti, hanno la possibilità, rovesciandosi, di chiudersi e riportare in superficie solamente l'acqua e gli organismi prelevati a quella precisa profondità. Le particelle sono poi contate mediante fluorocromi al microscopio ad epifluorescenza o al microscopio elettronico (femtoplancton e picoplancton), dopo opportuna conservazione del materiale. Anche per il nanoplancton (elementi unicellulari del protozooplancton) sono utilizzate le bottiglie di Niskin o sistemi di aspirazione nello strato superficiale che consentono di filtrare direttamente a bordo volumi elevati di acqua. Il materiale può essere fissato mediante formaldeide tamponata al 4 % e gli organismi osservati in seguito al microscopio ottico. Per il microplancton (alcuni organismi del protozooplancton e del metazooplancton) si utilizzano ancora bottiglie di Niskin ma anche retini con maglia estremamente fine. In entrambi i casi, i campioni possono essere conservati in formalina al 2-4 % neutralizzata e successivamente concentrati per sedimentazione. In questa maniera gli organismi possono essere studiati anche a distanza di mesi dal prelievo. L'osservazione è effettuata con il microscopio invertito. Per un'analisi tassonomica approfondita spesso è necessario procedere ad una osservazione con tecniche di epifluorescenza o di microscopia elettronica.

Per gli organismi del mesoplancton vengono utilizzati retini a maglie di dimensioni variabili. Il metodo più semplice per catturare lo zooplancton è attraverso un retino conico, detto appunto retino da plancton. Questo retino ha, da un lato, una apertura di grande dimensione (in genere si utilizza una apertura di $0,25 \text{ m}^2$) e, all'altra estremità, un contenitore per la raccolta del materiale biologico, di dimensioni minori. Trainato in acqua a bassa velocità con la bocca larga verso la direzione di marcia, lo zooplancton è intrappolato tra le maglie del retino e concentrato nel contenitore di raccolta. Le dimensioni delle maglie del retino determinano le dimensioni degli organismi catturati, perciò, a seconda di quello che si intende catturare, vengono utilizzati retini con maglia differente.

Inserendo dei pesi di differenti dimensioni e regolando la lunghezza della cima di traino, è possibile far affondare il retino a differenti profondità per la cattura del plancton a diverse quote. Non è possibile, però, conoscere l'esatta profondità di cattura delle diverse specie, specialmente di quelle catturate durante la salita e la discesa del retino. Un metodo per risolvere questo problema prevede l'impiego del retino di Nansen, un retino cioè a chiusura comandata. Dopo che il retino è stato trainato ad una certa profondità un "messaggero", ovvero un peso che scorre lungo la cima di traino, viene mandato verso il gancio che unisce il retino alla cima di traino. Un meccanismo permette la chiusura della rete e il suo recupero senza il rischio di catturare altro plancton durante la risalita. Sistemi più sofisticati prevedono anche l'apertura del retino alla profondità voluta.

Per aumentare l'efficienza del campionamento vengono utilizzati due retini appaiati, spesso di grandi dimensioni, il cosiddetto "bongo", spesso usato per la cattura di uova e larva di pesci.

La quantità di acqua che passa attraverso la rete è difficile da stimare. In teoria il volume filtrato è dato dal diametro del retino per la velocità e il tempo di traino. Ma a parte la difficoltà di mantenere la velocità costante, le maglie della rete tendono a sporcarsi e a chiudersi e il flusso di acqua in entrata a formare dei vortici, modificando il volume di acqua in entrata. Per risolvere il problema, viene quindi applicato all'imboccatura del retino un flussometro, uno strumento in grado di misurare la distanza effettivamente percorsa. Questa informazione è essenziale per una stima quantitativa del plancton raccolto e quindi per calcolare numero e peso delle diverse specie presenti in mare.

Questo tipo di rete può essere trainato solamente a bassa velocità (pochi nodi) per impedire la formazione di vortici all'interno del retino o la rottura del retino stesso. Per aumentare la velocità di campionamento è stato messo a punto un campionario (il campionario in continuo di Hardy) che può essere trainato da grosse navi ad elevata velocità. Questo strumento ha una struttura esterna in metallo e una forma idrodinamica, a siluro. L'acqua e il plancton entrano attraverso una apertura anteriore dello strumento, il plancton viene trattenuto da una rete e l'acqua fuoriesce dalla parte posteriore. La rete viene fatta continuamente scorrere in modo che il materiale raccolto viene depositato in un contenitore con un liquido conservante (formalina).

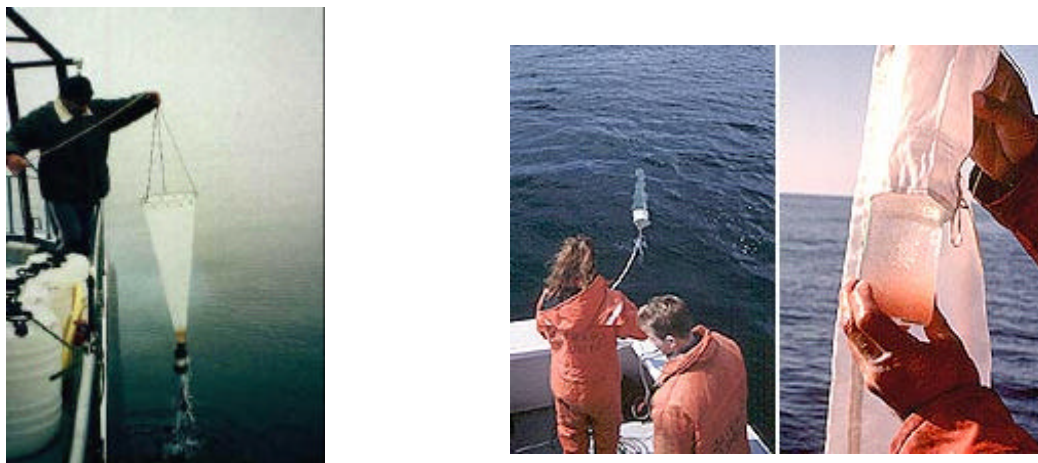


Fig. 7.1 – A sinistra: un retino da plancton; a destra un momento del campionamento

Il benthos può essere campionato in diverso modo a seconda del tipo di substrato che si intende studiare. I fondi mobili, fangosi o sabbiosi che siano, vengono campionati con benne o box corer che prelevano una porzione di sedimento nel cui interno si trovano gli organismi di nostro interesse. Anche in questo caso è possibile avere un dato quantitativo in quanto riferibile ad una porzione nota di sedimento. Per i fondi duri i campionamenti possono essere effettuati mediante grattaggio di una porzione di substrato da parte di subacquei ma soltanto alle profondità dove l'immersione è possibile.

Per profondità maggiori bisogna far ricorso ad altri strumenti come i ROV, piccoli robot subacquei guidati dalla superficie che sono in grado di fare riprese e prelevare campioni anche a profondità non accessibili per il subacqueo.

Infine il Necton è generalmente campionato con attrezzi della pesca professionale. Non esistono, infatti, normalmente, attrezzi scientifici che siano in grado di superare in efficacia l'esperienza millenaria del pescatore che ha selezionato le più idonee strategie di cattura. Potranno quindi essere adoperate, reti, ami, nasse o quant'altro possa essere idoneo ad un corretto campionamento. Per tutta la fauna demersale, il sistema di campionamento più idoneo è quello della pesca a strascico che consente di prelevare con una rete trainata sul fondale tutta la frazione nectonica presente e quindi riferirla ad unità di superficie come per gli altri campionamenti quantitativi di cui abbiamo parlato.

Discorso a parte merita la strategia di campionamento, ovvero il dove e quanto campionare per ottenere un campione che sia rappresentativo delle popolazioni o comunità che si intende studiare.



8. STRUTTURA E DINAMICA DELLE COMUNITÀ MARINE

Come abbiamo accennato ogni ecosistema è la somma di più comunità ognuna delle quali costituita da un insieme di specie aventi comuni esigenze. In realtà la separazione tra una biocenosi e l'altra non è netta ma avviene attraverso un passaggio graduale di specie aventi esigenze intermedie. Inoltre il numero di specie che caratterizza una comunità è relativamente basso mentre molto elevato è il contributo delle cosiddette specie rare, ovvero di quelle specie che possono trovare condizioni idonee, seppur a bassa densità, in molteplici comunità. Tutto questo ha causato difficoltà nella enumerazione di "quante" specie siano presenti nelle diverse comunità ma contemporaneamente ha portato alla conclusione che molte specie possono essere "descrittrici" di specifiche caratteristiche ambientali.

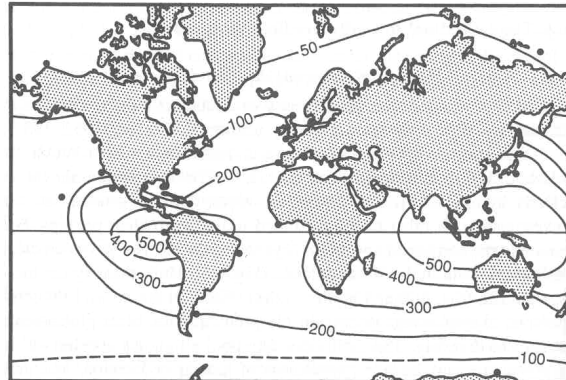
Questo importante filone di ricerca ecologica, partendo dalla basilare descrizione tassonomica delle specie presenti, si è gradualmente spinto nella lettura del ruolo di queste, fino alla formulazione di modelli interpretativi delle caratteristiche ambientali e della loro maggiore o minore stabilità.

Singole specie, insieme di specie e comunità possono fornirci informazioni difficilmente ottenibili con altre indagini in quanto racchiudono una "memoria" delle condizioni a cui si sono adattate, con ciò fornendoci importanti strumenti di lettura ambientale.

Le linee seguite dalla ricerca in tal senso sono state numerose, dalle variazioni latitudinali della biodiversità (ai Tropici ci sono più specie che ai Poli) alle variazioni in relazione all'andamento batimetrico, o ancora in funzione delle alterazioni ambientali.

Quest'ultimo punto è diventato quasi uno slogan dell'ambientalismo: elevata biodiversità, intesa quale ricchezza di specie, uguale buone condizioni ambientali e viceversa.

Fig. 8.1 - Numero di specie di Molluschi in relazione alla latitudine



Da queste ed altre tematiche collegate si sono sviluppati tre filoni chiave dell'ecologia marina numerica, ovvero di quel settore dell'ecologia che non si ferma alla osservazione dei fenomeni ma li descrive quantitativamente attraverso metodi matematici in grado di essere replicati da altri ricercatori nei più diversi ambienti.

Il primo consiste nella descrizione e nella quantificazione delle differenze nella composizione in specie di ogni singola comunità.

Il secondo, interpreta le cause all'origine delle differenze tassonomiche esistenti nelle diverse comunità e il terzo, analizza il significato ecologico di queste differenze.

8.1 Struttura tassonomica e diversità

Per quanto l'ecologia possa e debba essere considerata una scienza autonoma, il suo legame e quindi il suo debito verso la tassonomia, ovvero quella branca della botanica e della zoologia che descrive le specie attraverso caratteri diagnostici oggettivi, è indiscutibile. Non ci potrebbe essere alcuna definizione di comunità, né suo studio di alcun tipo, se non avessimo i mezzi per riconoscere ed elencare le specie, e quindi contare il numero di individui di ciascuna di esse, all'interno di ogni ambiente.

Questa affermazione è meno scontata di quanto possa apparire se si considera che di molti gruppi sistematici esistono pochi, a volte pochissimi, specialisti al mondo, e questo significa che il riconoscimento di queste specie può diventare un reale problema.

Un superficiale approccio che ha presuntuosamente voluto fare dell'ecologia prescindendo da un'accurata indagine sistematica ha portato negli anni passati due gravi danni: quello di aver prodotto ricerche di dubbio significato proprio perché rivolte ad insiemi non omogenei e il secondo, più grave, di aver ridotto finanziamenti e quindi la possibilità di mantenimento di scuole di specialisti che potessero formare nuovi esperti nel riconoscimento di gruppi più o meno rari.

Le specie dunque forniscono una lettura delle comunità, e degli ambienti in cui queste vivono, attraverso vari descrittori intesi quali indici biotici.

Il primo e più noto di questi, la **diversità**, consente di confrontare comunità ed ecosistemi, indipendentemente da "quali" siano le specie, concentrandosi sul parametro "quante" sono e quanti sono gli individui di ciascuna. Il problema appare semplice in quanto il numero di specie di una comunità è finito. Tuttavia non essendo possibile contarle "tutte" ma dovendoci affidare a porzioni e quindi a campioni della comunità, è difficile determinare a che dimensione limitare il campionamento poiché il numero di specie crescerà sempre, al crescere dell'area campionata, per il contributo delle specie rare.

Per risolvere questo dubbio si mette in grafico il numero di specie contro l'area crescente campionata. Si ottiene una curva che prende il nome di curva **area-specie** tendenzialmente asintotica, in cui si osserva una parte ripida e una successiva a lenta crescita. L'area ottimale di campionamento è quella successiva all'appiattimento in cui all'aumento di area corrisponde un basso aumento di specie (vedi figura).

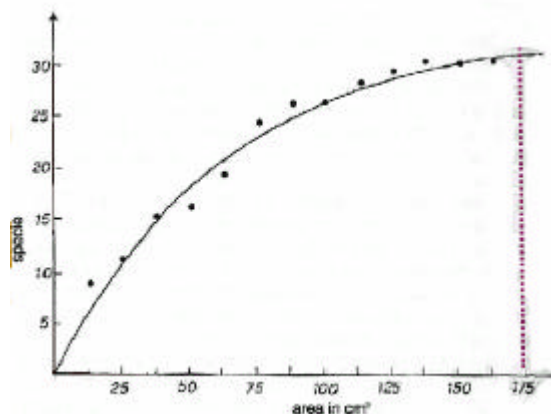


Fig. 8.2 - Andamento del numero di specie in relazione all'area di campionamento

Abbiamo ottenuto così l'area ottimale di campionamento che ci consente di numerare le specie presenti in ogni comunità senza perdere gran che di informazione, in quanto le specie che potenzialmente rimangono escluse sono una frazione delle specie più rare.

Per i fondi duri mediterranei, l'area minima di campionamento è pari ad una superficie di 20x20 cm.

Il valore ottenuto in numero assoluto è teoricamente un valore di diversità ma in realtà nulla ci dice del come queste specie siano distribuite nel campione. Ad esempio si possono avere due campioni ciascuno con dieci specie ma in cui però il primo sia composto da dieci individui per ogni specie, il secondo da 91 individui di una specie e un individuo ciascuno per le altre specie. Il valore assoluto di dieci specie è valido per entrambi i campioni ma le condizioni presenti sono ben diverse. E' per questo che il numero assoluto di specie può non essere sufficiente a descrivere la condizione presente. Per risolvere questo problema sono stati messi a punto degli **indici di diversità** in grado di misurare oltre al numero di specie anche come queste sono distribuite nei campioni e quindi nella comunità. La diversità quindi ha due componenti, una la ricchezza specifica e l'altra la modalità di distribuzione delle specie.

Esistono numerosi indici di diversità sul cui merito non entreremo in dettaglio in questa sede. E' importante ricordare che questo ramo di ricerca ebbe molto successo tra gli anni '60 e '70 quando si era alla ricerca di un parametro che fosse in grado di misurare l'alterazione delle comunità biologiche sottoposte ad inquinamento. Era evidente che il numero di specie diminuiva all'aumentare del livello di inquinamento e si cercava quindi un indicatore biotico che fosse in grado di leggere la perturbazione ambientale.

In realtà col tempo si è visto che questi indici potevano fornire meno risposte di quelle che ci si attendeva in quanto le differenze tra comunità sono spesso in grado di condizionare tali indici più di altri fattori esterni.

Altra condizione importante da sottolineare è che il confronto qualitativo tra diverse comunità non può essere fatto con gli indici di diversità in quanto tra una comunità ed un'altra vengono misurate specie diverse che l'indice non distingue. In teoria i valori di diversità dovrebbero essere calcolati per stesse comunità in condizioni diverse. La misura delle differenze qualitative tra comunità ovvero della percentuale di somiglianza (ad esempio 100% uguali, 0% totalmente diverse) viene effettuata con un altro indice che prende il nome di **indice di similarità**. Anche di questa categoria esistono molti indici, sviluppati negli stessi anni, che utilizzati insieme alla diversità quale misura di complessità strutturale, hanno permesso di confrontare condizioni a diverso grado di affinità.

La diversità, abbiamo detto, varia tra ambiente ed ambiente, ma sono state anche ben descritti alcuni gradienti in cui i valori di diversità crescono (come quello ambienti freddi - ambienti tropicali) o altri in cui decrescono (come da ambienti integri ad ambienti inquinati). Molti studi sono stati condotti per tentare di spiegare quali meccanismi fossero alla base di queste condizioni. Il più noto è sicuramente quello dell'**ipotesi del tempo di stabilità**, in cui si sostiene che l'aumento di diversità nelle comunità aumenta nel tempo, per cui le comunità più "antiche" sono anche quelle a più elevata diversità. Ad esempio gli ambienti instabili di acque poco profonde (per apporti continentali, variazioni del livello del mare, idrodinamismo, sedimentazione, ecc.) hanno una diversità più bassa degli ambienti abissali con caratteristiche molto più stabili.

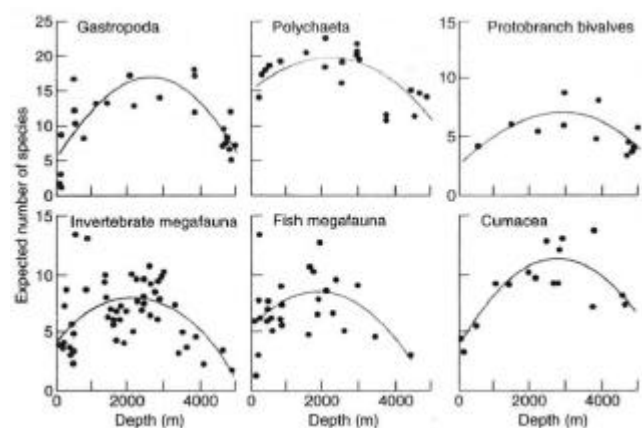


Fig. 8.3 - Andamento della diversità per alcuni gruppi in relazione alla profondità

Non essendo possibile misurare sperimentalmente queste variazioni con il tempo, queste condizioni sono state ricondotte ad un generale gradiente di stress o disturbo, inteso quale modificazione non prevedibile di variabili ambientali. Ma in realtà alcuni di questi fattori (derivanti da sostanze tossiche in particolare) più che agire in una sorta di pressione selettiva nello strutturare le comunità, agiscono direttamente sulla sopravvivenza degli individui. E' noto, infatti, come l'indiscussa condizione di bassa diversità in ambienti inquinati, ad esempio, sia dovuta spesso a fatti di tossicità acuta più che ad adattamenti di un basso numero di specie strateghe. La questione è ancora aperta ad interpretazioni diverse e il filone di ricerca, da cui sono state avviate soltanto alcune prime ipotesi, è ancora ben lontano dall'essere stato completamente esplorato.

8.2 Distribuzione spaziale

Oltre ad una distribuzione della specie o della popolazione di tipo geografico che identifica l'areale, di cui abbiamo parlato in precedenza, esiste una strategia di disposizione degli individui delle diverse specie nello spazio, che assume caratteristiche peculiari. La conoscenza di questa distribuzione è fondamentale innanzitutto per lavorare con un campionamento corretto nello studio delle popolazioni e delle comunità.

Gli organismi non sono generalmente distribuiti in maniera uniforme nello spazio, sia esso tridimensionale, come nell'ambiente pelagico, così come bidimensionale per gli organismi bentonici.

Le possibili condizioni di distribuzione sono tre: **a gruppi** (patch), **equiripartita** (normal) e **casuale** (random).

La forma di distribuzione più frequente è quella che vede gli organismi riuniti a gruppi di maggiore densità intervallati da spazi vuoti o a bassa densità. La spiegazione più immediata per questo tipo di distribuzione è quella di adattamenti alla difesa dalla predazione. Infatti, la probabilità che un predatore ha di incontrare individui raggruppati, intervallati da ampi spazi liberi, è molto minore rispetto alla possibilità di incontrare individui distribuiti ad uguale distanza uno dall'altro. Il classico esempio di questo adattamento è il branco di pesci pelagici, ed in particolare i piccoli pelagici o tutti i giovanili che hanno scarsa velocità di fuga e allo stesso tempo elevatissimo numero di individui. La loro distribuzione in branchi di migliaia di animali riduce la possibilità di incontro di un predatore.



Fig. 8.4 - Branco di pesci

Al contrario, casi di distribuzione regolare sono frequenti tra animali territoriali, come molti labridi ermafroditi, che difendono uno spazio dall'ingresso di altri individui normalmente maschi dominanti.

Esistono numerose altre condizioni di aggregazione, ad esempio per necessità alimentari o riproduttive.

La dimensione di questi gruppi e la distanza tra di loro ci danno una misura del grado d'eterogeneità nella distribuzione spaziale. Molti organismi hanno la tendenza ad aggregarsi quando la loro densità è bassa e ad avere una distribuzione casuale o equiripartita al progressivo aumento del numero di individui per unità di spazio. In tali condizioni il problema principale per poter definire il tipo di distribuzione è nel modo di campionare correttamente gli organismi. Infatti, è impossibile valutare il tipo di distribuzione con un unico campione anche di grandi dimensioni che ci dice chi è presente ma non come è distribuito. Ad esempio se facciamo una retinata di plancton di mezz'ora raccoglieremo alla fine alcune migliaia di organismi ma non potremo dire se questi erano equiripartiti tra di loro e quindi sono stati presi regolarmente durante tutto il percorso del retino oppure se sono stati catturati nei primi minuti e dopo altri venti minuti, o in altro modo. Analogamente per il campionamento di organismi bentonici sessili: se raccogliamo quanto presente su una superficie di 20x20 cm dal campione raccolto e portato in laboratorio non saremo in grado di descrivere come tali organismi fossero distribuiti sulla superficie campionata. E' quindi necessario un campionamento mirato alla descrizione della distribuzione che per gli organismi pelagici consiste essenzialmente nel frazionare il campionamento in più sottocampioni così da stimare le modalità di posizionamento nello spazio. Misure di densità di organismi planctonici/m² mostrano dei patch variabili in dimensioni tra i 20 cm e i 200 m.

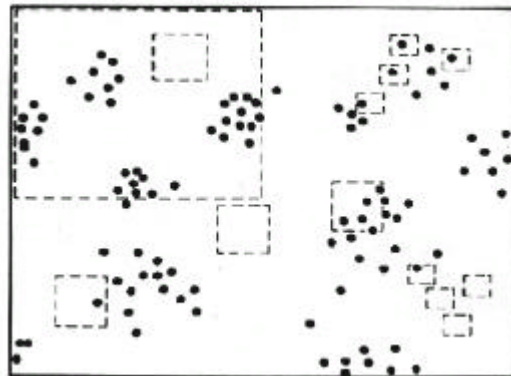


Fig. 8.5 - Distribuzione di una popolazione nello spazio e campioni diversi ottenuti diverse dimensioni di campionamento.

Per quanto riguarda il benthos la fotografia e la ripresa del fondale permettono di valutare come gli individui delle diverse specie sessili e vagili siano posizionate rispetto alle aree di indagine di cui poi si preleverà un campione.

Non sempre l'interpretazione del tipo di distribuzione è facilmente ottenibile anche in presenza di campionamenti corretti. Sono stati quindi messi a punto dei test statistici per la valutazione del tipo di distribuzione (binomiale positivo, serie di Poisson, binomiale negativo).

In conclusione merita qualche ulteriore considerazione la distribuzione aggregata per la varietà di conseguenze ecologiche che implica.

Ad esempio sia i predatori che le prede trovano vantaggio nell'aggregazione e questo a tutte le scale dimensionali. Così i predatori si muovono nell'ambiente finché non trovano aree ad elevata densità di prede e qui si concentrano in gruppi. E' questo il caso di molte specie zooplanctoniche che si alimentano su fitoplancton ma è anche il caso delle grandi balene che possono compiere spostamenti di migliaia di chilometri per concentrarsi in aree ad elevata densità di krill. Ma l'aggregazione può essere anche scelta per la predazione come nel caso di quelle specie che predano in branco come tonni e delfini chiudendo altri branchi di pesci di minore dimensione per impedirne la fuga.

Dell'effetto di riduzione dei rischi di predazione dallo stare in branco abbiamo più volte parlato ma questo naturalmente non ha impedito che alcuni predatori mettessero a punto sistemi di riduzione di questo vantaggio.

8.3. Colonizzazione

Per **colonizzazione** si intende l'insediamento di organismi in uno spazio che continueranno ad occupare teoricamente per tutto il loro ciclo vitale. Gli organismi bentonici colonizzeranno i substrati idonei alle loro esigenze ecologiche e si inseriranno in comunità di specie aventi simili adattamenti all'ambiente. Ma questo, come abbiamo visto, non avviene alla nascita avendo quasi tutti gli organismi bentonici, ma anche quelli pelagici e nectonici, una fase larvale planctonica. Avviene, infatti, al momento della metamorfosi da larva a giovane individuo bentonico.

Ogni specie ha una fase del suo ciclo biologico in cui ha la necessità di occupare nuovi spazi, di colonizzare una superficie o un volume in cui, pur essendo potenzialmente presenti individui della stessa specie, non vi sono ancora i nuovi nati della generazione che è planctonica in quell'istante. Per poter mantenere stabile la presenza di quella come delle altre specie della stessa comunità, è necessario che nuovi individui colonizzino lo spazio teoricamente liberato da quelli morti. A tutto questo si aggiunge la competizione, che sempre esiste tra le specie, e che fa sì che gli spazi liberati non siano automaticamente occupati dalla stessa specie.

La composizione di ogni comunità o biocenosi è il risultato di specie che tentano di occupare uno spazio fisico e specie che tentano di ostacolarne l'occupazione in quanto già presenti in quello spazio. Va ancora ricordato che essendo la presenza larvale diversa nel corso dell'anno e variando le caratteristiche fisico-chimiche dell'ambiente, il risultato di ogni colonizzazione può variare.

Il problema dell'insediamento è particolarmente importante per quelle specie bentoniche che una volta insediate non sono più in grado di muoversi (sessili). Mentre tutte le altre specie hanno infatti l'opportunità di cambiare il sito di colonizzazione in caso di un qualunque svantaggio, le specie sessili una volta insediate devono inevitabilmente soccombere in caso di eventi sfavorevoli (siano essi fisico-chimici che di competizione con altre specie).

L'insediamento delle larve quindi implica un processo di selezione attiva dell'habitat e può essere influenzato in maniera notevole dal movimento dell'acqua.

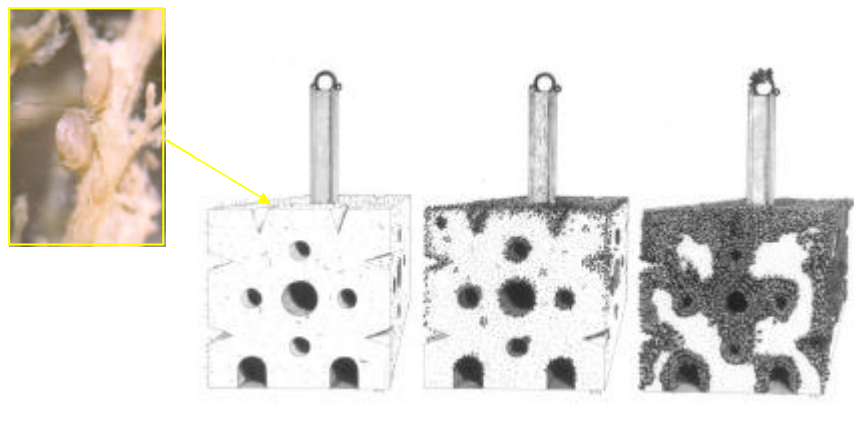


Fig. 8.6 - Insediamento selettivo in mitili

Particolarmente interessante è il caso dell'insediamento larvale del polichete *Capitella* noto per occupare fondi fangosi costieri anossici. Esperimenti fatti in laboratorio con acque completamente ferme hanno dimostrato che, rispetto ad un controllo fatto per mezzo di piccole sfere di plastica in caduta libera verso il fondo composto da aree di vetro alternate ad aree con fango, le larve di *Capitella* nella loro discesa al fondo erano in grado di selezionare le aree fangose, diversamente dalla casualità della caduta delle sfere.

Ma anche l'idrodinamismo ha un ruolo essenziale di indicatore per le larve. Così come abbiamo visto in precedenza l'insediamento larvale dei mitili privilegia le zone a maggior idrodinamismo, per *Capitella* avviene esattamente l'opposto in quanto acque ad elevato idrodinamismo sono acque in grado di ossigenare fortemente il substrato mentre *Capitella* ha necessità di sedimenti anossici caratterizzati cioè da bassissimo idrodinamismo.

Il nuoto ha un ruolo minore nella selezione dei siti in quanto dobbiamo ricordare che le larve sono planctoniche e quindi con scarsa capacità di movimenti attivi. Le velocità di nuoto possono essere dell'ordine di grandezza della velocità di caduta ed avere la funzione di sospendere la larva al di sopra del substrato. Una volta scelta l'area di discesa, la larva può rimanere nel sito e metamorfosare verso lo stadio adulto definitivo oppure nuotare al di sopra del substrato in attesa di una corrente orizzontale che la porti al di sopra di un nuovo sedimento.

Tornando alle specie sessili di substrato duro che come abbiamo detto hanno strategie di insediamento più complesse, molte tra queste sono facilitate dalla presenza di altre specie altre sono viceversa svantaggiate. Questo deriva dal fatto che oltre a fatti di competizione intra ed interspecifica si verificano delle modificazioni del substrato (**modificazioni edafiche**) ad opera delle specie già presenti che possono favorire o sfavorire i nuovi insediamenti larvali.

Il punto di partenza per l'insediamento su ogni substrato non colonizzato è legato a specie che sono dette **pioniere** in quanto cosmopolite opportuniste, a rapidissima capacità di colonizzazione (r strateghe), in grado di occupare il substrato diventando dominanti per riprodursi rapidamente con un gran numero di uova.

Ad esempio sui substrati rocciosi della zona intertidale (tra le maree) episodi di defaunazione ad opera del moto ondoso possono essere comuni ed è frequente l'insediamento di specie pioniere. Tra queste sono comuni le alghe verdi *Ulva* ed *Enteromorpha*. La loro presenza non è però stabile in quanto sono sostituite da altre specie che trovano un vantaggio dalla loro presenza pioniera e possono quindi insediarsi iniziando quel processo di graduale sostituzione di specie verso una condizione finale di equilibrio tendenzialmente stabile (in assenza di disturbo). Questa sostituzione di specie prende il nome di successione.

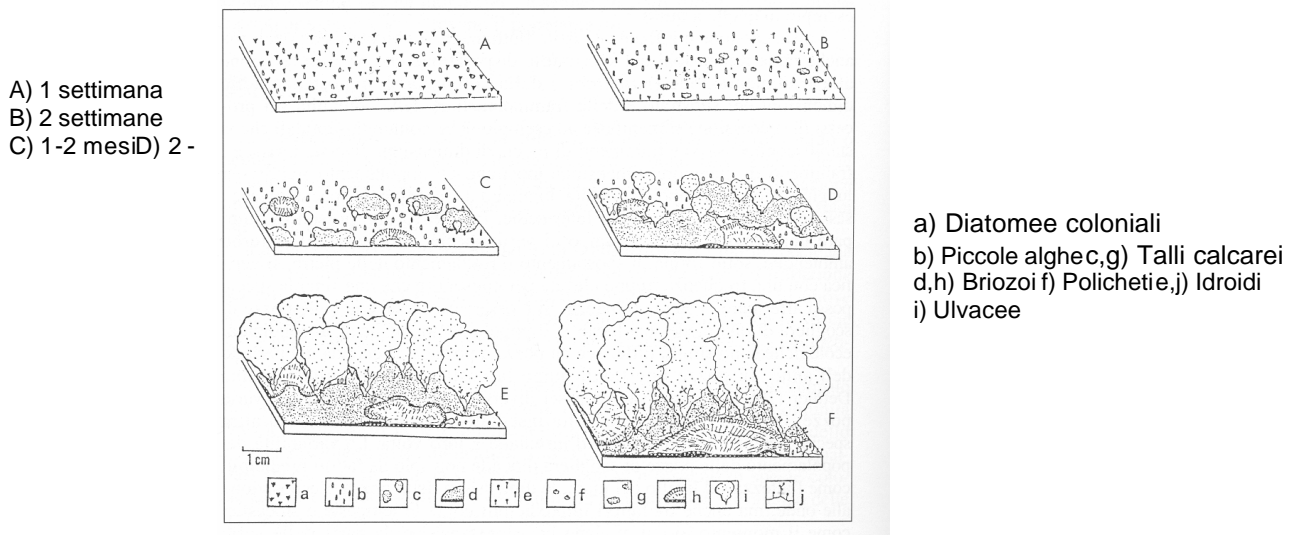
8.4 Successione

La **successione** è l'alternanza di specie che colonizzano un substrato nuovo o il cui popolamento è stato distrutto, fino al raggiungimento di una condizione di equilibrio stabile. Il concetto di successione deve essere legato al tempo per avere un corretto significato. Il trascurare il fattore tempo può generare confusione, potendosi sovrapporre, ad esempio, la strutturazione trofica della comunità alla successione di gruppi di specie. Specie pioniere sono spesso produttori primari o erbivori che occupano quindi i primi livelli trofici mentre le specie finali sono più distanti dalla produzione primaria, ma questo per i motivi sopracitati non deve indurci in confusione.

Gli esempi e le modalità di successione nella sostituzione di alcune specie da parte di altre nel tempo sono talmente tante che è veramente difficile generalizzare meccanismi che possano essere di riferimento comune a tutte le condizioni.

Abbiamo detto che le specie pioniere sono a rapida crescita, ma va anche detto che sono spesso specie molto idonee per i consumatori in quanto prive di protezioni chimiche (sostanze tossiche) o meccaniche (spine o altro). Non è un caso che le maggiori produzioni terrestri siano legate a specie erbacee tipiche delle prime fasi della successione. Ma anche in mare le pesche più produttive sono quelle dei primi stadi della successione. Così i Clupeidi nelle zone di upwelling sono i maggiori produttori e il prelievo della pesca si rivolge ad un unico livello trofico. Man mano che la successione procede le specie tendono ad essere più grandi, a crescere più lentamente e ad utilizzare le risorse in maniera più specializzata, sono in sintesi tipiche specie k-selezionate di ambienti tendenzialmente stabili.

Quindi si può ipotizzare una fase iniziale con specie pioniere ad ampia valenza ecologica e bassa diversità, tutte condizioni di ambienti instabili, per poi passare attraverso condizioni intermedie verso una fase finale di equilibrio, che a volte può richiedere molti anni per essere raggiunta, caratterizzata da una elevata diversità e una specializzazione maggiore da parte delle specie presenti.



L'evoluzione temporale che si sviluppa da una condizione pioniera ad una condizione di equilibrio stabile può anche essere interrotta molte volte da fattori di disturbo (alterazioni idrodinamiche, inquinamento) che fanno tornare indietro la successione a nuove fasi pioniere e così più volte nel tempo.

In alcune circostanze la condizione di successione rimane permanentemente nelle sue fasi iniziali (inquinamenti cronici) a causa della instabilità conseguente alla fonte di alterazione, la diversità rimane bassa e le specie sono prevalentemente opportuniste.

8.5 Accrescimento e mortalità

Da quanto descritto fin qui in merito ai problemi di colonizzazione e successione appare evidente come l'insediamento in uno spazio fisico non possa essere considerato un fatto occasionale ma debba essere una strategia ripetitiva che consenta che, sia le popolazioni che le comunità all'interno delle quali le popolazioni vivono, possano avere la necessaria stabilità temporale. Il mantenimento di una popolazione nel tempo e nello spazio da questa occupato è il risultato di questa strategia in cui i nuovi nati devono rioccupare gli spazi per loro idonei e compensare le perdite dovute alla mortalità.

La crescita o il declino di una popolazione possono essere espressi in termini di cambiamento in biomassa (ΔB) o cambiamenti nel numero di individui (ΔN) e le due dinamiche sono sostanzialmente diverse. All'equilibrio i cambiamenti osservabili sono infatti il risultato della somma degli individui nati (R) meno quelli morti (M) in un dato intervallo di tempo, più il contributo dovuto alla crescita degli individui (G).

Quindi in maniera assai schematica $\Delta B = R - M + G$ per la biomassa, $\Delta N = R - M$.

I punti chiave della dinamica delle popolazioni sono quindi il **reclutamento**, inteso quale ingresso di una nuova generazione nella popolazione, la **mortalità**, ovvero la diminuzione numerica degli individui della popolazione e l'**accrescimento** degli individui, sia in lunghezza che in peso. Quest'ultimo insieme al reclutamento contribuisce alla biomassa complessiva della popolazione.

Come stimare quindi i parametri di accrescimento di una popolazione naturale?

Nonostante possa sembrare complesso ottenere informazioni di questo tipo da una popolazione naturale, in realtà le modalità riproduttive e di accrescimento della gran parte delle popolazioni di organismi marini aiutano molto grazie ad alcune specificità. Infatti come è noto l'accrescimento degli individui è continuo nel tempo e la riproduzione avviene quasi sempre in un solo periodo dell'anno, ben determinato per ogni specie, e ripetitivo nel tempo. Ad ogni riproduzione seguirà una fase larvale planctonica e quindi un reclutamento che sarà anch'esso caratteristico di uno specifico periodo dell'anno. Queste nuove reclute si accresceranno per un anno prima che ulteriori nuovi individui possano entrare nella popolazione.

Parallelamente la crescita darà caratteristiche alla generazione di ogni singolo reclutamento (ad esempio lunghezza media) tali da permettere di differenziarle dalle generazioni precedenti e da quelle future. Sempre, proprio per l'accrescimento continuo degli individui, le generazioni saranno statisticamente separabili e da un corretto campionamento sarà possibile ottenere la struttura in lunghezza della popolazione in cui compariranno diverse generazioni come curve gaussiane di lunghezza (**coorti**).

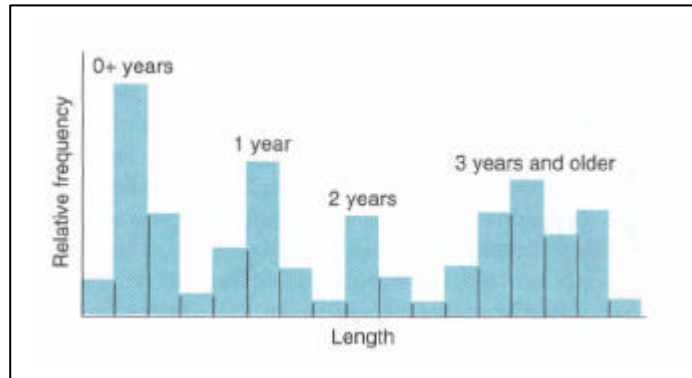


Fig. 8.8 - Struttura in coorti di una popolazione ittica

Questa distribuzione in lunghezze della popolazione non è naturalmente stabile essendo continua la dinamica degli accrescimenti. Nuove generazioni entreranno periodicamente e le più anziane scompariranno alla conclusione del ciclo vitale.

Dalla lunghezza media di ogni generazione ottenibile dalle distribuzioni di lunghezza dell'intera popolazione potremo stimare l'età per ogni coorte e quindi costruire la curva di accrescimento che meglio si adatta ad ogni popolazione.

La maggior parte degli organismi ha un accrescimento che viene ben descritto da una curva asintotica ma per gli organismi a ciclo biologico breve è spesso una retta che descrive al meglio il processo di crescita.

Campionando nel tempo la stessa popolazione avremo la possibilità di seguire nel tempo gli spostamenti delle coorti e quindi potrà essere valutato da questi spostamenti sia il valore in lunghezza raggiunto che il decremento in numero di individui fino all'estinzione della generazione. Infatti, ogni generazione "nasce" con il suo numero di individui massimo e poi diminuisce gradualmente nel tempo per effetto della mortalità.

La curva che descrive l'andamento della mortalità è una curva esponenziale negativa che può essere calcolata utilizzando il numero di individui per coorte, per l'insieme delle coorti della popolazione.

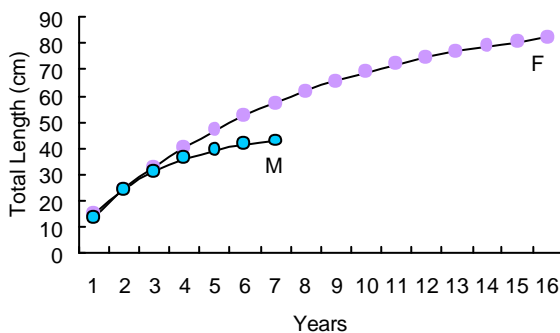


Fig. 8.9 - Curva di accrescimento

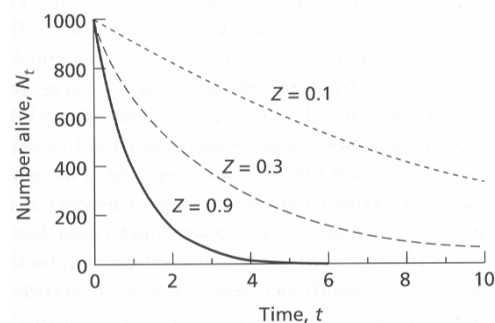


Fig. 8.10 - Curva di mortalità

8.6 Interazioni tra organismi

Le interazioni tra organismi all'interno degli ecosistemi possono essere grossolanamente di tre tipi: di **competizione**, qualora vi sia un comune interesse per una risorsa (spazio, alimento, riproduzione), di **neutralità**, quando non vi siano punti di contatto, di **vantaggio**, se una specie utilizza la presenza o il prodotto di un'altra specie.

Non entreremo qui nello specifico di questi aspetti che rientrano negli argomenti dell'ecologia di base e non necessitano in questo contesto di una specifica trattazione per l'ambiente marino.

E' però interessante riportare un caso specifico che riassume molte delle condizioni di competizione osservabili nell'ambiente marino. E' il caso dei gasteropodi del genere *Patella* comuni nelle acque costiere di tutti i mari. Le patelle sono animali territoriali che brucano microalghe bentoniche e difendono quindi il loro territorio di alimentazione. Se la loro densità per metro quadro supera certi valori, gli adulti diventano molto aggressivi anche verso le nuove reclute che non riescono ad insediarsi sul substrato. E' una condizione vitale per loro perché una superficie troppo limitata non consente una adeguata alimentazione. Ma anche per le larve l'insediamento sul substrato è vitale ed è così che si insediano nell'unico posto dove non possono essere cacciate: sulla conchiglia degli adulti. Qui rimangono per un periodo, sempre in attesa di trovare l'occasione per scendere, e prima o poi ci riescono. La conseguenza sarà che quello che invano gli adulti cercavano di evitare si verifica, ovvero la disponibilità di cibo diverrà progressivamente sempre minore e gli animali rallenteranno il loro accrescimento e conseguentemente produrranno meno uova, per cui nel tempo la popolazione tenderà a ridursi a dimensioni più idonee ai substrati disponibili.

Questo è un caso di competizione intraspecifica densità-dipendente per lo spazio da cui dipende anche la disponibilità alimentare. Ma non è un processo a senso unico in quanto se la densità diminuisse ulteriormente il successo di insediamento delle larve sarebbe maggiore così come maggiore sarebbe la velocità di crescita della popolazione.

Una descrizione completa dell'interazione della densità sulla dimensione di una popolazione ha quindi bisogno di considerare sia un effetto positivo densità-dipendente, sia un effetto negativo, tendenti entrambi a mantenere il miglior equilibrio per la popolazione ovvero favorendo il recupero a bassa densità e riducendone le dimensioni ad elevata densità.

Ma nonostante questo tipo di risposta sia assai frequente in molti gruppi animali marini, vi sono anche numerosi esempi che dimostrano che dimostrano l'assenza di effetti di densità-dipendenza.



Fig. 8.12 - Patelle

Abbiamo visto come un modello comune sia quello che elevate densità portano ad una riduzione nella crescita di una popolazione ma esistono anche casi in cui la crescita di una popolazione avvenga all'aumentare della densità. Le basse densità per esempio possono ridurre le potenzialità

di riproduzione a seguito della difficoltà dell'incontro dei maschi con le femmine . In questo caso all'aumento della densità il tasso di riproduzione aumenta.

8.7 Cicli stagionali

L'effetto della stagionalità sui cicli biologici in mare è funzione di alcuni fattori in grado di condizionare importanti cambiamenti nei processi di produzione, ad esempio, o di accrescimento.

La luce è il più importante tra questi e, come abbiamo visto, avvia il ciclo di produzione primaria, ma anche l'aumento di temperatura con la conseguente accelerazione del metabolismo condiziona i cicli di accrescimento individuale. Tali fattori possono essere però mediati dalle caratteristiche ambientali e non essere di pari effetto ovunque. Così la profondità di compensazione o la disponibilità di nutrienti regolano anche l'effetto stagionale della luce, o ancora il termoclino condiziona l'azione della temperatura.

Gli effetti a catena sono poi successivamente modulati dalle condizioni trofiche: gli erbivori non possono accrescere la loro biomassa finché la produzione primaria non diminuisce a causa della riduzione dei nutrienti e solo a questo punto riescono a far diminuire le popolazioni fitoplanctoniche. Parallelamente le densità dello zooplancton diminuiscono in inverno anche a causa di un loro progressivo spostamento verso acque più profonde. Non si conosce il significato di questi spostamenti ma si sa per certo che non sono i predatori, come i piccoli pesci pelagici, che condizionano la consistenza delle popolazioni zooplanctoniche. Sono ritmi stagionali che si ripetono in tutte le acque in cui siano presenti alternanze stagionali dell'altezza del sole. Anche nelle acque costiere dove la presenza di nutrienti è continuamente rinnovata questi cicli sono sempre controllati dalla intensità luminosa.

Dove invece l'intensità luminosa è costante tutto l'anno, come nelle acque tropicali o subtropicali, i bloom algali possono essere innescati da piccole risalite di nutrienti da acque più profonde e vi è uno sviluppo di erbivori proporzionale alla produzione primaria ottenuta. L'intera comunità si adegua e ogni aumento di risorse è prontamente consumato.

I cicli stagionali per il benthos riflettono quello che accade nella sovrastante colonna d'acqua, ma sempre nelle acque costiere, il ciclo produttivo delle macrofite bentoniche è prioritariamente condizionato dalla intensità luminosa .



8.8 Evoluzione temporale

I cambiamenti nel tempo possono interessare tutte le associazioni di specie, siano esse bentoniche che pelagiche. Ma mentre quelli che riguardano gli organismi bentonici sono facilmente osservabili in quanto legati ad un substrato che può essere monitorato direttamente, più complesso è il discriminare e caratterizzare le associazioni pelagiche e conseguentemente le modificazioni temporali da queste eventualmente avute. Quindi ci riferiremo qui principalmente a quei cambiamenti a lungo termine che riguardano le specie bentoniche, rimandando per l'ambiente pelagico a un più semplice censimento di presenze che possono o meno modificarsi nel tempo per fattori biogeografici legati, ad esempio a mutate condizioni ambientali, come si osserva recentemente in Mediterraneo.

Le variazioni temporali dei popolamenti bentonici sono state classificate in vario modo. Ad esempio una classificazione prevede:

- a) Cambiamenti a breve termine correlati a modificate condizioni idrodinamiche o da predazione (distruzione fisica).
- b) Cambiamenti stagionali legati a riproduzione e reclutamento.
- c) Cambiamenti a lungo termine causati da un successo del reclutamento di specie precedentemente poco abbondanti o assenti.

E' evidente che ciascuno di questi cambiamenti ha un effetto sulle modalità di colonizzazione successiva. Ad esempio, il ripetersi non prevedibile di eventi del primo caso porta ad una permanenza della comunità nelle prime fasi della successione caratterizzata da organismi di piccola dimensione con un rapido tasso di crescita.

Un altro modo di considerare le potenzialità di evoluzione temporale delle comunità è quello di caratterizzarle in base al disturbo prevalente, ovvero in comunità controllate fisicamente o biologicamente.

TABLE 12-1. Species Composition of Early, Middle, and Late Successional Communities on Boulders in an Intertidal Boulder Field in California.^a

Species	Successional stage		
	Early	Middle	Late
<i>Ulva</i> spp. (green alga)	73.1 ± 15.6	10.8 ± 8.4	1
<i>Chthamalus fissus</i> (barnacle)	18.1 ± 14.7	4.7 ± 7.3	1
<i>Gigartina leptorhynchos</i>	1	15.8 ± 10.4	3.5 ± 5.6
<i>Gelidium coulteri</i>	1	4.9 ± 5.7	2.4 ± 4.8
<i>Gigartina canaliculata</i>	1	47.1 ± 19.0	91.8 ± 6.2
<i>Centroceras clavulatum</i>	1	3.7 ± 6.2	1
<i>Anthopleura elegantissima</i> (sea anemone)		1	1
<i>Corallina vancouveriensis</i>		1	1
<i>Gastroclonium coulteri</i>		1	1
<i>Laurencia pacifica</i>		1	
<i>Porphyra perforate</i>		1	
<i>Rhodoglossum affine</i>		1	
Bare area	5.4 ± 4.8	9.7 ± 6.9	1.9 ± 2.8
Number of species	6	12	10
Diversity ($e^{H'}$) ^b	1.6 ± 0.5	4.1 ± 1.3	1.5 ± 0.3

Fig. 8.13 -

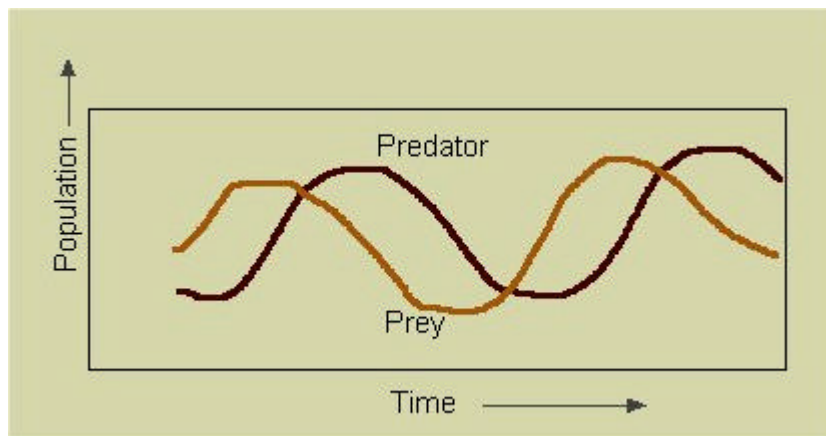
Il primo caso essendo quello che favorisce la selezione di specie opportuniste a rapido ciclo biologico (r- selezionate), il secondo di ambienti stabili in cui la specializzazione delle specie (k- selezionate) è vincente in proporzione.

Non sono molti gli studi che hanno seguito per tempi molto lunghi le variazioni nella struttura delle comunità in condizioni di equilibrio stabile, raggiunto dopo una serie di modificazioni successionali. Da quanto è disponibile è possibile distinguere due condizioni di evoluzione della struttura originaria. Una che possiamo chiamare di aggiustamento, in cui la comunità modificata dalla sua condizione originaria tende in un tempo più o meno breve a ricostituirsi. L'altra di permanenza nel tempo della condizione originaria.

Tuttavia indipendentemente dal contributo percentuale di specie r o k selezionate, presenti in relazione al grado di disturbo prevalente, i due fattori che impediscono una prevedibilità dell'evoluzione temporale rimangono sempre il reclutamento e la predazione. E spesso i due aspetti si sommano quando vi è un successo nel reclutamento di predatori ! L'imprevedibilità consiste principalmente nel fatto che la realizzazione della condizione di successo del reclutamento è funzione di fattori ambientali non misurabili con semplicità e quindi non prevedibili ed altrettanto è possibile dire della predazione.

Comunità di fondo mobile in cui, ad esempio, una popolazione di predatori come la sogliola e una di prede come la tellina sono alternativamente in equilibrio, sono temporalmente prevedibili finché il rapporto preda-predatore è facilmente controllabile. Nell'istante in cui venisse però a mancare la popolazione di tellina per scarso reclutamento, la sogliola dovrebbe rivolgersi ad altra preda modificando i rapporti di molte altre specie.

I reclutamenti irregolari possono quindi essere all'origine di una gran parte della variabilità della composizione strutturale delle comunità.



8.9 La Biogeografia marina mediterranea

La Biogeografia studia i problemi di distribuzione geografica degli organismi. Per l'ambiente marino questi problemi sono più complessi per la maggiore continuità dello spazio fisico acquatico, ulteriormente accentuato dalla fase di dispersione larvale che moltissime specie hanno.

Tuttavia le cause storiche e le tendenze attuali nel determinare gli areali delle specie sono oggetto continuo di importanti ricerche che investono spesso anche tematiche molto attuali come i cambiamenti climatici e i loro effetti sulla distribuzione delle specie.

Il Mediterraneo è un mare particolarmente ricco di specie: si stima che ci siano oltre 8.500 specie di organismi marini che corrispondono a una percentuale del 4-8% rispetto al totale delle specie marine conosciute. Nella tabella sottostante sono riportate il numero di specie per taxa.

Numero di specie di organismi marini conosciuti nel mondo e in Mediterraneo (da Bianchi e Morri, 2000 – *Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problems and prospects for future research. Marine Pollution Bulletin*, 40(5): 367-376)

TAXA	TOTALE MONDO	MEDITERRANEO	% MEDIT / MONDO
Alghe rosse	5250	867	16.5
Alghe brune	1500	265	17.7
Alghe verdi	1200	214	17.8
Fanerogame	50	5	10
Totale vegetali	8000	1351	16.9
Spugne	5500	600	10.9
Cnidari	11000	450	4.1
Briozoi	5000	500	10
Anellidi	8000	777	9.7
Molluschi	32000	1376	4.3
Artropodi	33600	1935	5.8
Echinodermi	6500	143	2.2
Tunicati	1350	244	18.1
Altri invertebrati	~13550	~550	4.1
Totale invertebrati	~116500	~6575	5.6
Pesci cartilaginei	850	81	9.5
Pesci ossei	11500	532	4.1
Rettili	58	5	8.6
Mammiferi	114	21	18.4
Totale vertebrati	12522	639	5.1
TOTALE	~137000	~8565	6.3

La proporzione di specie presente in Mediterraneo è ragguardevole se si considera che questo mare occupa solo lo 0.82% come superficie e lo 0.32% come volume del totale degli oceani mondiali.

Gli **endemismi** mediterranei, cioè le specie che vivono esclusivamente in questo mare, sono anch'essi numerosi: in media il 25% del numero totale di specie.

Le ragioni di una così elevata **biodiversità** vanno ricercate in aspetti diversi, la prima è la tormentata storia geologica del Mediterraneo che ha determinato un continuo cambiamento delle caratteristiche ambientali, che a sua volta si è riflesso nella composizione delle comunità animali

e vegetali. La seconda ragione è sicuramente legata alla diversità di situazioni climatiche e idrologiche che caratterizzano attualmente il Mediterraneo.

La storia del Mediterraneo è legata strettamente alla deriva dei continenti e alla formazione degli oceani attuali. L'attuale bacino può considerarsi come un residuo dell'antica **Tetide**, l'oceano ancestrale che separava i due grandi supercontinenti, la Laurasia e il Gondwana, durante il Giurassico (165 milioni di anni fa).

La formazione del Mediterraneo, nella sua conformazione attuale, inizia a determinarsi circa 10 milioni di anni fa, durante il Miocene con la formazione dell'istmo di Suez e quindi la separazione dall'Indopacífico. Il processo si conclude 6 milioni di anni fa (tardo Miocene: Messiniano) quando la connessione con l'Atlantico si chiude anch'essa progressivamente e il Mediterraneo diventa un mare chiuso. L'isolamento del Mediterraneo determina il prevalere dei fenomeni di evaporazione e quindi il disseccamento di vaste aree di fondale. Tale processo raggiunge il massimo durante la cosiddetta "**crisi di salinità**" del Messiniano quando il Mediterraneo è costituito da una serie di vasti laghi salati.

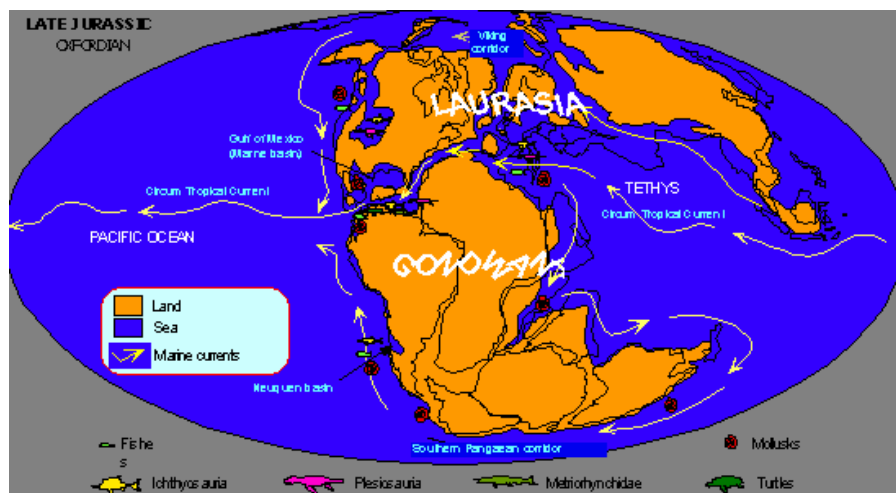


Fig. 8.14 - La Tetide alla fine del periodo Giurassico (165 milioni di anni fa)

La crisi di salinità ha probabilmente determinato l'estinzione di una parte consistente della fauna originatasi nella Tetide, che era di tipo tropicale, e quindi una riduzione della biodiversità. Quest'ultima torna ad aumentare in maniera consistente quando si riapre lo Stretto di Gibilterra nel Pliocene (5 milioni di anni fa) e la fauna Atlantica ripopola il Mediterraneo.

Attualmente il Mediterraneo è infatti considerato da un punto di vista biogeografico come una provincia Atlantica.

Una "memoria" dell'antica storia del Mediterraneo è costituita da quei taxa, la cui origine va fatta risalire alla Tetide (**specie paleoendemiche**). Tra esse si possono ricordare le fanerogame marine del genere *Posidonia*, presenti con le specie *P. oceanica* in Mediterraneo e con altre due specie (*P. australis* e *P. oestfeldii*) in Australia. Questo areale disgiunto del genere *Posidonia* si spiega proprio con l'antica continuità della Tetide.

L'attuale composizione di specie del Mediterraneo deriva però in buona parte dalle fluttuazioni climatiche del Pleistocene, quando si susseguirono periodi **glaciali** ed interglaciali. In relazione con le fluttuazioni della temperatura e salinità delle acque, associate a questi periodi, si ebbe la migrazione alternata dall'Atlantico di specie settentrionali (**lusitaniche**) di acque profonde e fredde e di specie meridionali (**senegalesi**) di acque superficiali più calde.

Tutto ciò ha portato ad un aumento della biodiversità durante il Quaternario.

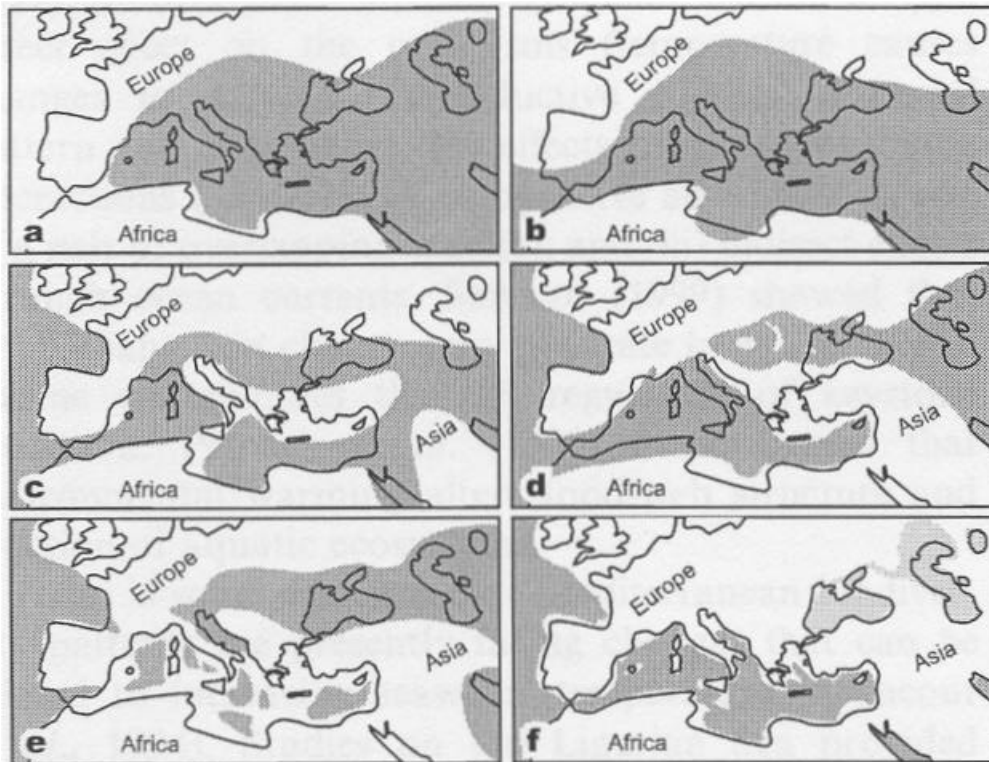


Fig. 8.15 - Fasi principali dell'evoluzione geologica del Mediterraneo (in bianco: terre emerse; in grigio: mare). A) Triassico: 220 milioni anni fa; b) Cretaceo: 120 milioni anni fa; c) Oligocene: 30 milioni anni fa; d) Miocene: 10 milioni anni fa; e) tardo Miocene (Messiniano): 6 milioni di anni fa; f) tardo Pleistocene (glaciazione Wurmiana) 20.000 anni fa (da *Bianchi e Morri, 2000 - Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problems and prospects for future research. Marine Pollution Bulletin, 40(5): 367-376*)

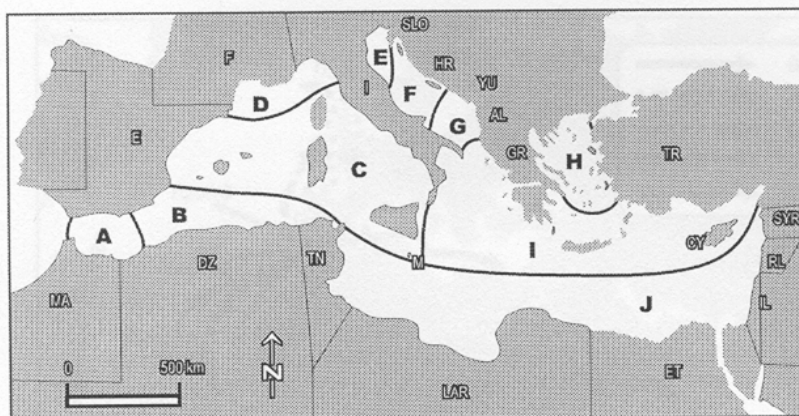
Per spiegare l'attuale biodiversità del Mediterraneo bisogna anche considerare l'eterogeneità delle condizioni meteorologiche e oceanografiche (temperatura e salinità), che inducono differenze nei popolamenti e in relazione alle quali è possibile distinguere diversi settori biogeografici (vedi figura sottostante).

La più ampia suddivisione biogeografia dell'ambiente marino considera due grandi regioni, quella **atlantica** e quella **indo-pacifica**. Il Mediterraneo, considerato una subprovincia autonoma, rientra nella provincia atlantico-mediterranea in quanto il collegamento dello Stretto di Gibilterra consente una buona comunicazione tra i due mari. Il Mediterraneo è diviso in due bacini principali, quello occidentale e quello orientale, divisi a livello dello Stretto di Sicilia.

All'interno di ciascuno dei due bacini principali si possono poi riconoscere ulteriori unità distinte che si possono considerare bacini semichiusi. Un settore autonomo è, infatti, quello del Mare di Alboran caratterizzato dalle importanti influenze atlantiche provenienti da Gibilterra. Il bacino occidentale comprende poi il **Bacino Algero-Provenzale**, tra il mare di Alboran, le coste algerine e il mar Ligure; il **Bacino Tirrenico**, delimitato da Corsica, Sardegna e Sicilia; il **mar Adriatico**, tra la penisola italiana e le coste del ex Jugoslavia. Tra il settore occidentale e quello orientale va posta anche l'area dello **Stretto di Messina** in cui convergono elementi dei due bacini e dove inoltre, per le peculiari condizioni di elevato idrodinamismo e sollevamento di acque fredde profonde, sono sopravvissute specie di origine atlantica estinte altrove, come alcune Laminarie.

Il bacino orientale è invece formato dal **mar Ionio**, tra le coste libiche e tunisine e quelle di Italia e Grecia; il **mare Egeo**, tra la Grecia e la Turchia. L'Egeo comunica con il Mar Nero attraverso

lo stretto dei Dardanelli. Il Mar Nero è un mare chiuso costituito da una vasta piana batiale che raggiunge i 2.500 m di profondità. La parte sud-orientale del Mediterraneo orientale è costituita dal **mare di Levante**, delimitato a nord da Creta e dall'arcipelago del Dodecanneso, a sud dalle coste egiziane e siriane e a est da quelle turche.



8.16 - Settori biogeografici del Mediterraneo. a) Mare di Alboran, b) Algeria e sud della Spagna, c) Tirreno e Mediterraneo nord-occidentale, d) Golfo del Leone, e) Nord Adriatico, f) Adriatico centrale, g) Adriatico meridionale, h) Nord Egeo, i) Mar Ionio e sud Egeo, j) Golfo di Gades e Mar di Levante.

Una prima differenza sostanziale nella composizione della fauna e della flora si ha tra bacino occidentale e orientale. Il numero di specie è infatti molto più basso nel bacino orientale e in particolare nel Mare di Levante perché molte specie di origine atlantica non riescono ad adattarsi alle acque più calde e saline di questo mare. L'areale di distribuzione di molte specie del bacino occidentale, come ad esempio il mitilo *Mytilus galloprovincialis* e il corallo rosso *Corallum rubrum*, raggiunge il limite orientale all'altezza del Mediterraneo centrale.

Nel corso dell'ultimo secolo, oltre all'immigrazione Atlantica si è avuta una migrazione unidirezionale di specie dal Mar Rosso, attraverso il Canale di Suez aperto nel 1869. Tale migrazione, detta **lessepsiana**, ha determinato l'entrata in Mediterraneo di almeno un migliaio di specie di organismi, la maggior parte dei quali hanno una distribuzione limitata al Mar di Levante e al bacino orientale. All'inizio degli anni '80 il contingente di migranti lessepsiani rappresentava il 10-15% del totale delle specie presenti nel mar di Levante, inducendo alcuni biologi marini a considerare questo mare come una provincia autonoma subtropicale (provincia lessepsiana), interposta tra quella temperata del Mediterraneo e quella tropicale del Mar Rosso.

La facilità con cui i migranti lessepsiani si insediano nel Mare di Levante è dovuta proprio alla sua bassa biodiversità. Esisterebbero infatti "vuoti ecologici" che via via vengono riempiti da specie in migrazione dal Mar Rosso.

Negli ultimi anni poi con il riscaldamento atmosferico e conseguentemente delle acque del Mediterraneo, questi migranti sembrano essere aumentati in maniera significativa e altre specie presenti nell'area orientale si sono spinte verso il resto dell'area occidentale per le mutate condizioni.

Ricordiamo tra questi esempi la recente risalita fino a tutto il mediterraneo settentrionale del Labride *Thalassoma pavo*.

Altre differenze nella ricchezza di specie nel Mediterraneo si osservano lungo un gradiente nord-sud. Le acque nord-occidentali del Mediterraneo sono più ricche di specie di quelle a sud, probabilmente in relazione all'incremento latitudinale della temperatura superficiale.