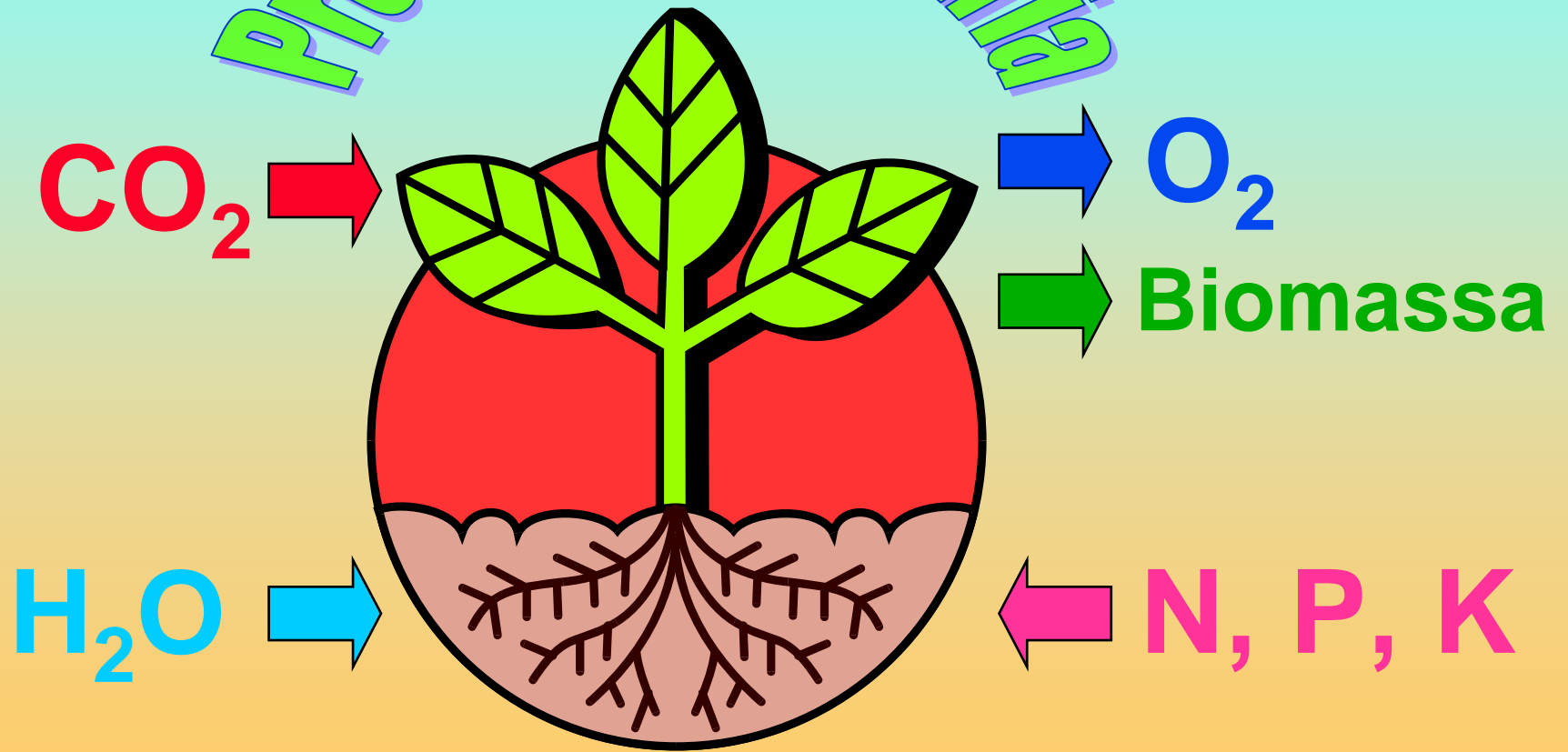


Fotosintesi e Produzione Primaria

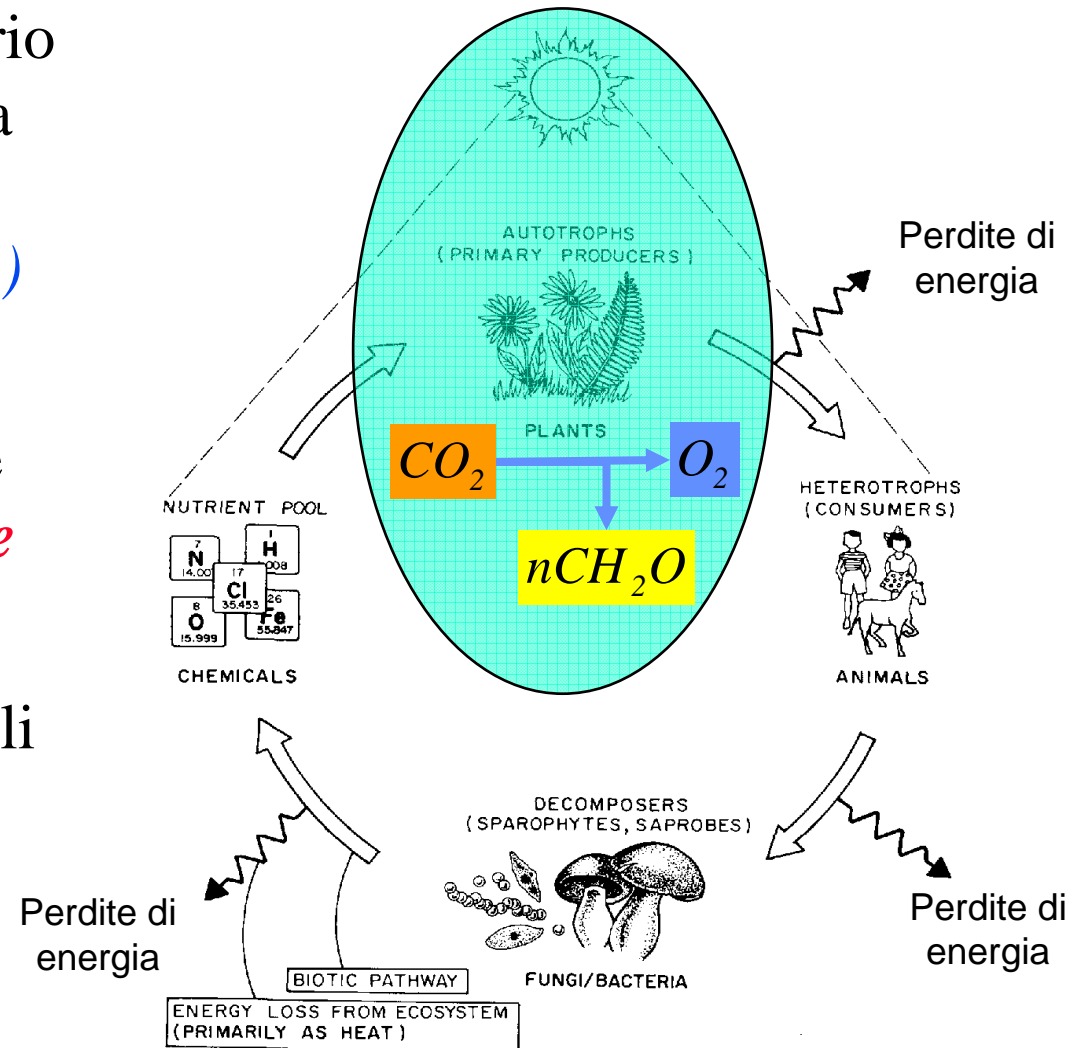


Fotosintesi come processo primario

La **fotosintesi** è il processo primario di ogni ecosistema perché opera la trasformazione delle sostanze **inorganiche** (H_2O , CO_2 , N , P , K ,...) in composti **organici** (CH_2O)_n

La fonte primaria dell'energia che attiva la fotosintesi è la **radiazione solare**

Piante ed alghe possiedono speciali cellule contenenti clorofilla (*cloroplasti*) che effettuano una serie di reazioni che a partire da CO_2 producono O_2 e sostanze organiche

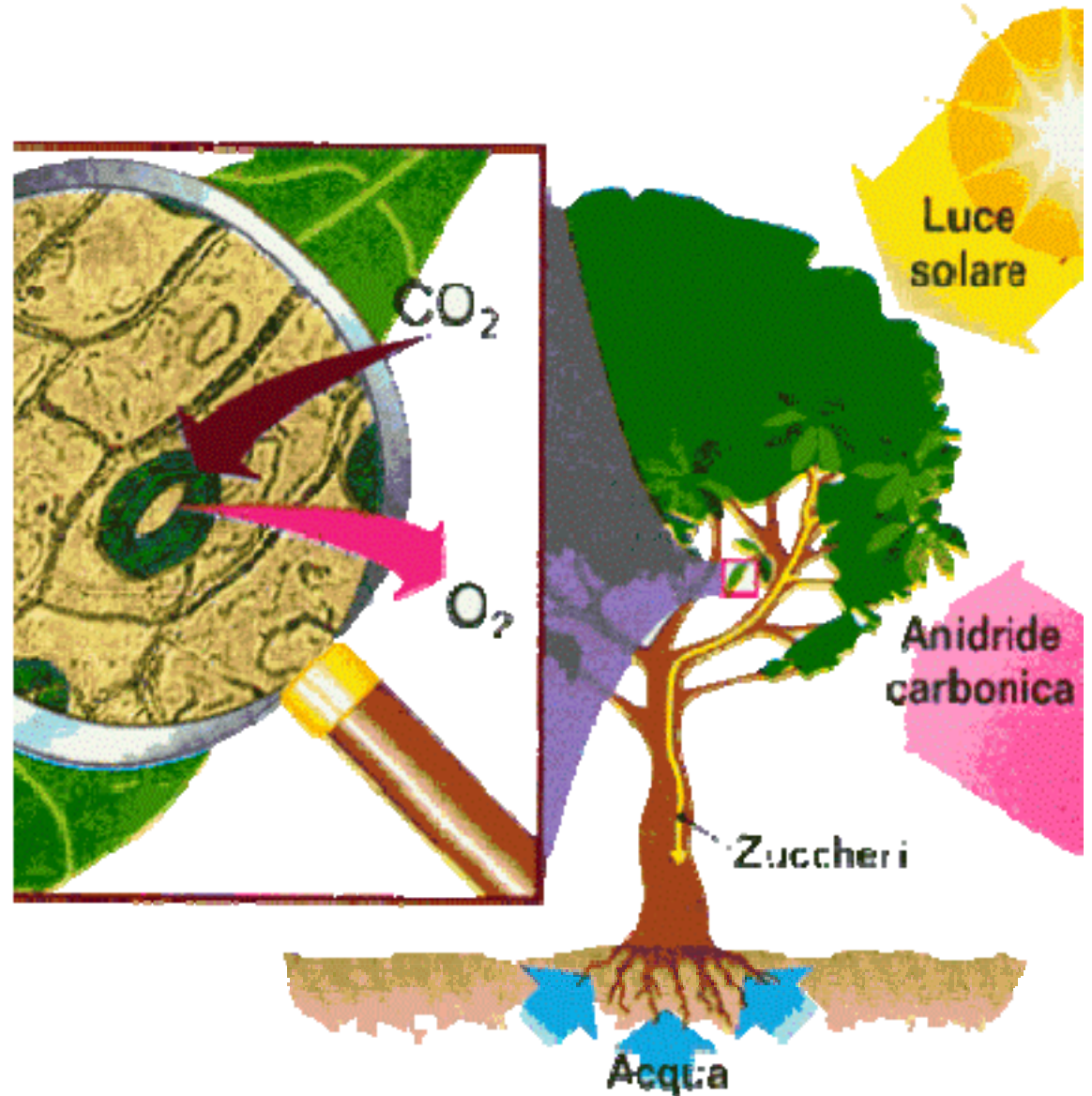


Ciclo energetico di un ecosistema

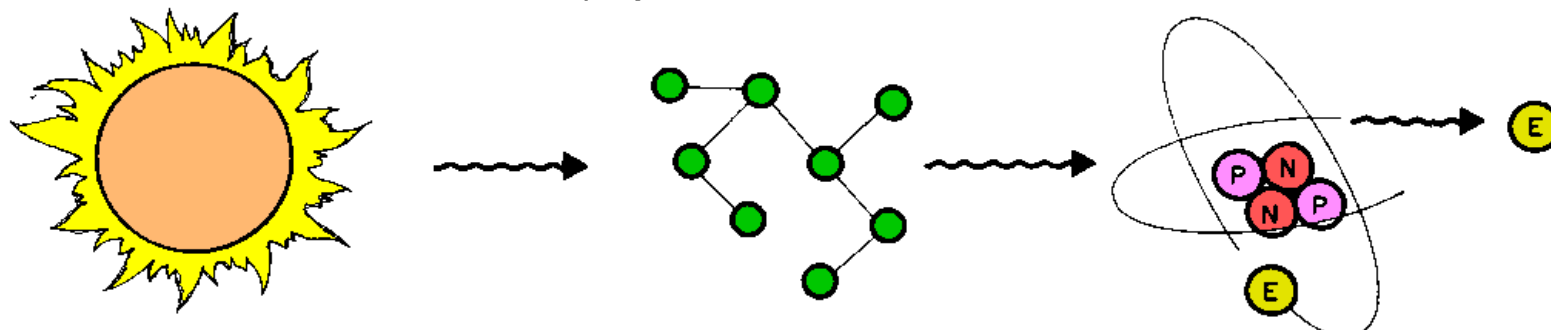
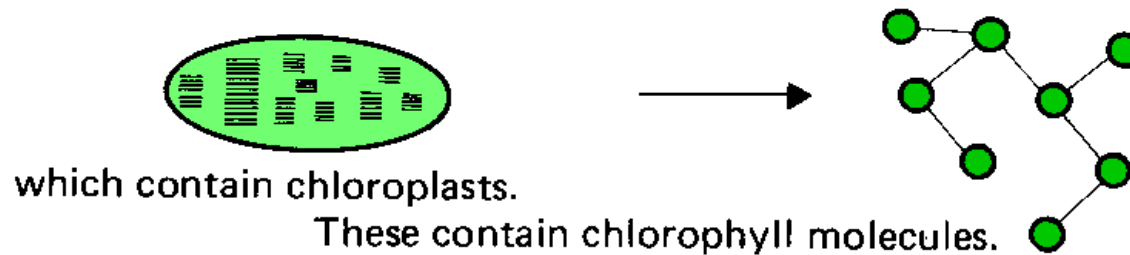
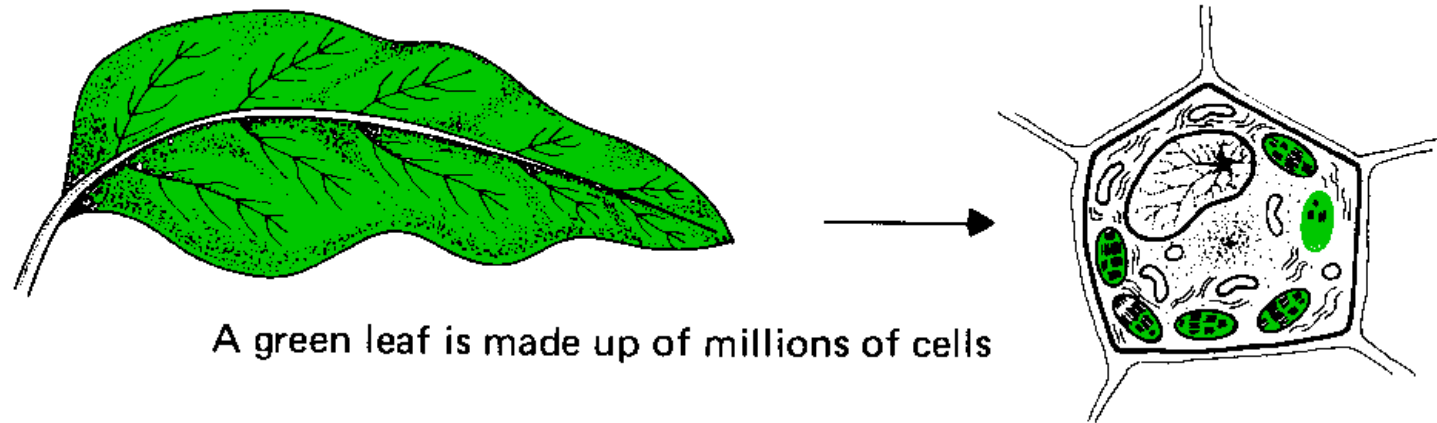
Fotosintesi

La *Fotosintesi* è il processo attraverso il quale l'ecosistema provvede a:

- ❑ Convertire l'energia solare in energia chimica immagazzinata in molecole organiche (zuccheri)
- ❑ Accrescere la sostanza verde (*Produzione Primaria*) usando composti inorganici
- ❑ Assorbire la CO_2 dall'aria
- ❑ Produrre Ossigeno



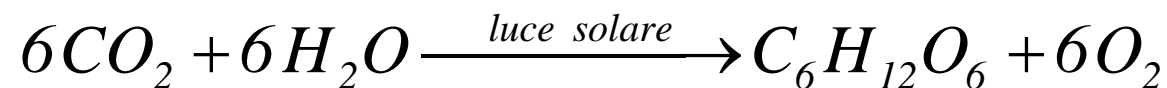
Meccanismo di fotosintesi (1)



A photon of light from the sun collides with a chlorophyll molecule causing an electron to be freed from one of its atoms.

Meccanismo di fotosintesi (2)

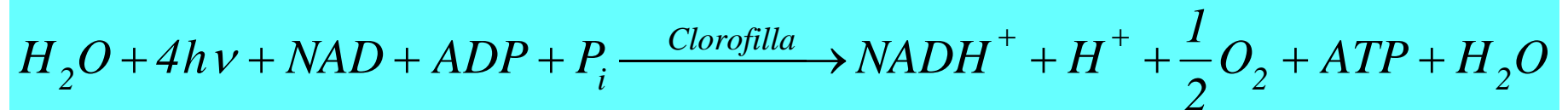
- ☞ La Fotosintesi è il processo per cui le piante e le alghe catturano l'energia luminosa e la trasformano in energia di legame chimico dei carboidrati ($C_6H_{12}O_6$)
- ☞ Essi (Glucosio, Amido, etc.) possono essere immagazzinati e la loro energia rilasciata attraverso cammini metabolici di respirazione
- ☞ La Fotosintesi utilizza due comuni composti inorganici: Anidride carbonica (CO_2) e Acqua (H_2O) oltre a nutrienti assorbiti dal terreno (N e P) per formare glucosio ($C_6H_{12}O_6$), rilasciando Ossigeno (O_2)



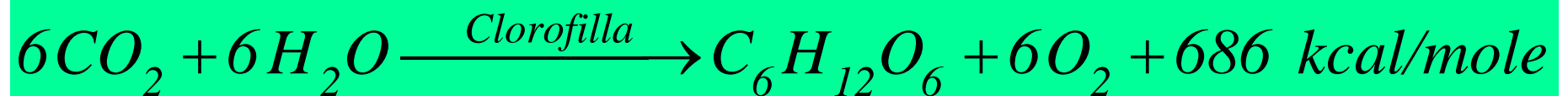
- ☞ Il Carbonio in forma ossidata (CO_2) viene portato alla forma ridotta ($C_6H_{12}O_6$) nei carboidrati
- ☞ Dato che i reagenti hanno energia minore dei prodotti, la reazione richiede energia, che è fornita dalla luce solare.

Meccanismo di fotosintesi (3)

- ☞ Le cellule vegetali contengono *clorofilla*, una molecola complessa in grado di assorbire la radiazione solare nel visibile (*light harvesting*)
- ☞ La clorofilla ha due picchi di assorbimento
 - @ 650 nm = 43.5 kcal/mole (fotoni)
 - @ 430 nm = 67.0 kcal/mole (fotoni)
- ☞ L'assorbimento di energia in tali bande è sufficiente per la fosforilazione di una molecola di ADP (*fotofosforilazione*)

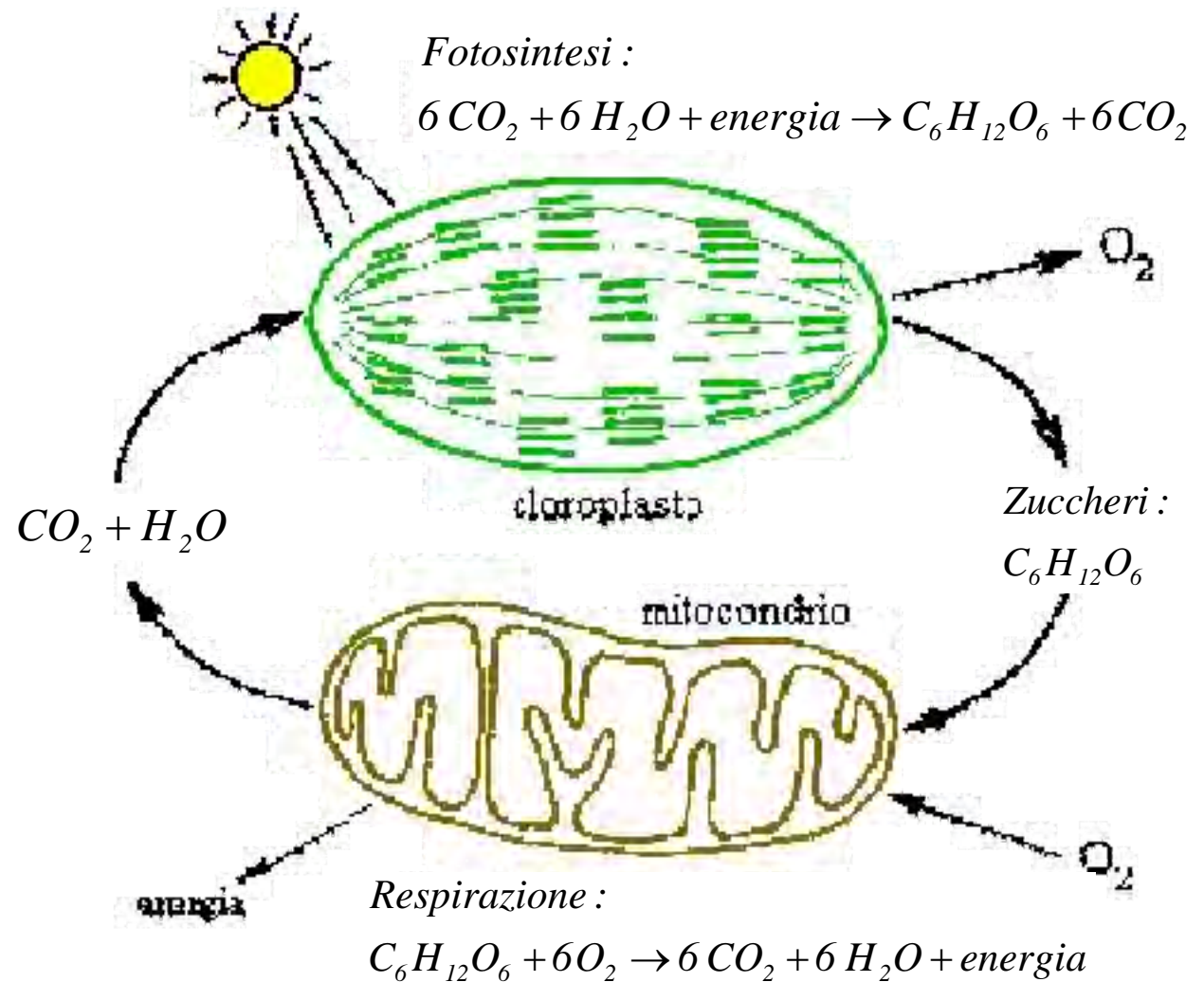


- ☞ L'energia ed il potere riducente così immagazzinati servono per la sintesi del glucosio partendo da CO₂ e H₂O



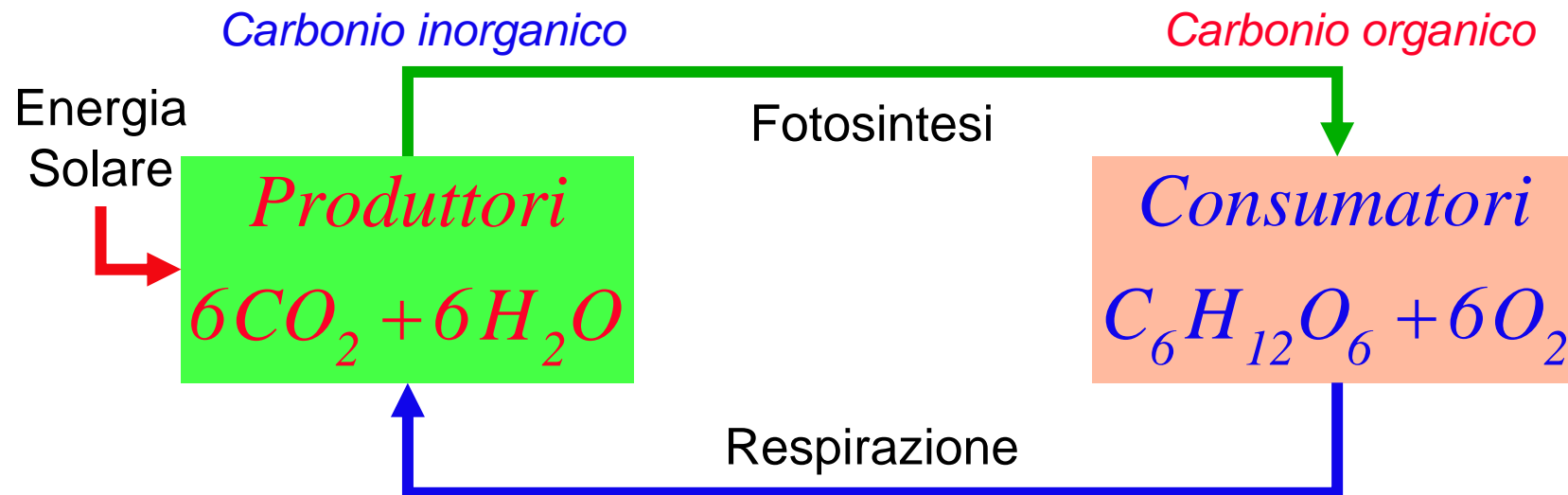
Accoppiamento Sintesi/Respirazione nelle piante

- ➔ Nella fotosintesi l'energia luminosa del sole viene accumulata dai cloroplasti in molecole organiche (glucosio)
- ➔ Con la respirazione (glicolisi), che avviene nei mitocondri, l'energia viene liberata e fornita alla cellula per i suoi processi biochimici.



Ciclo Fotosintesi/Respirazione

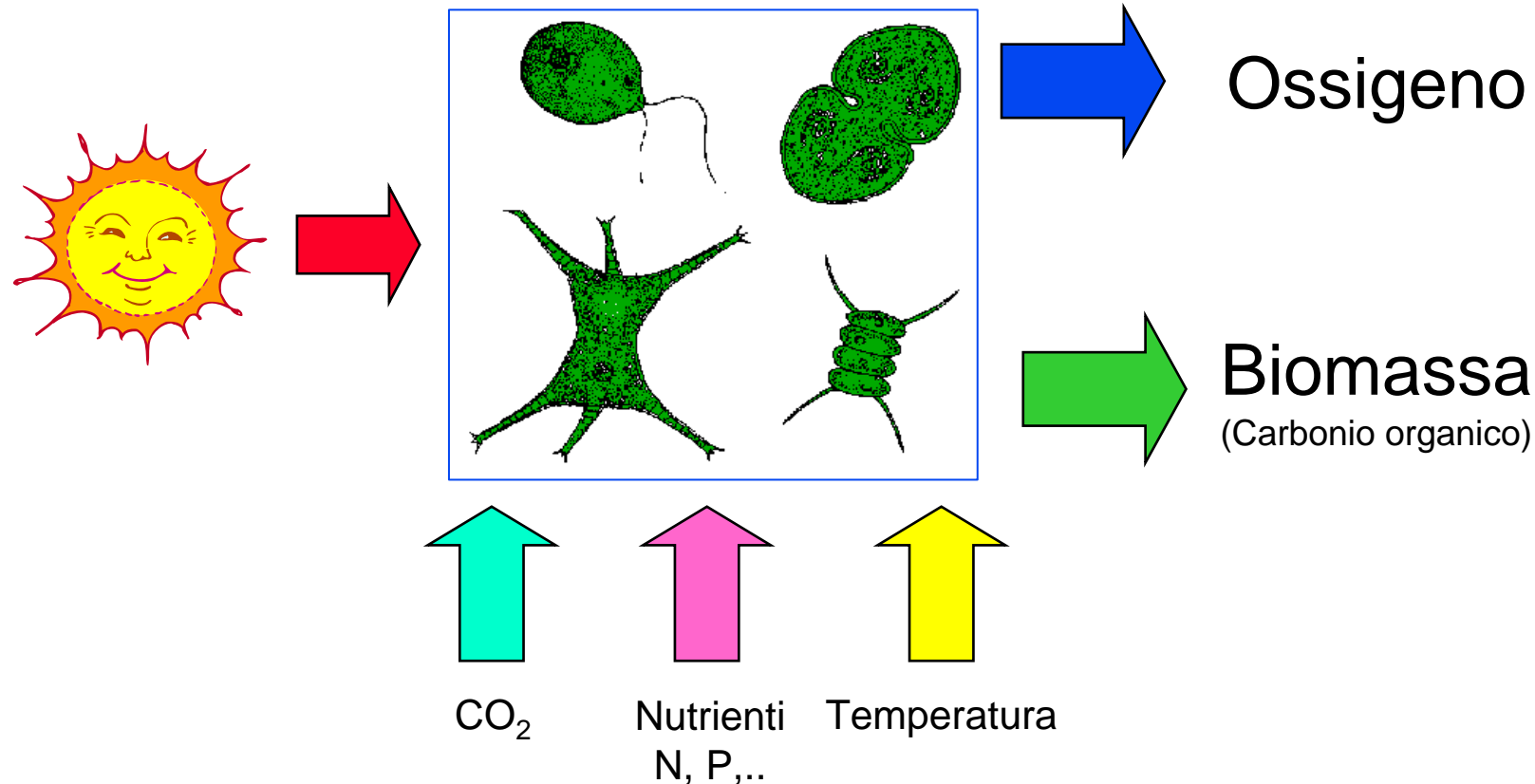
- ➡ Attraverso la fotosintesi si creano **composti organici** (a base di carbonio) che vengono sfruttati dai consumatori
- ➡ Questi attraverso la respirazione restituiscono carbonio in forma **inorganica (CO_2)**



- ➡ **Fotosintesi:** Produzione di Ossigeno e Carbonio organico da parte di alghe e piante verdi a spese dell'Energia Solare
- ➡ **Respirazione:** Estrazione di energia da molecole organiche con consumo di O_2 e produzione di CO_2

Fotosintesi e produzione primaria

- ☞ La produzione di ossigeno è solo un aspetto della fotosintesi, che rappresenta la *dinamica di crescita* dei produttori primari
- ☞ La dinamica dei produttori primari deve anche tener conto della produzione di biomassa e dell'assorbimento dei nutrienti



Relazione Carbonio/Ossigeno nella fotosintesi

👉 Nella reazione fotosintetica



Il rapporto stechiometrico C/O e C/Clorofilla è dato da

$$r_{oc} = \frac{6 \times 32}{6 \times 12} = 2.67 \text{ gO gC}^{-1}$$

$$r_{C/Chl} = 25 \mu \text{ gChl mgC}^{-1}$$

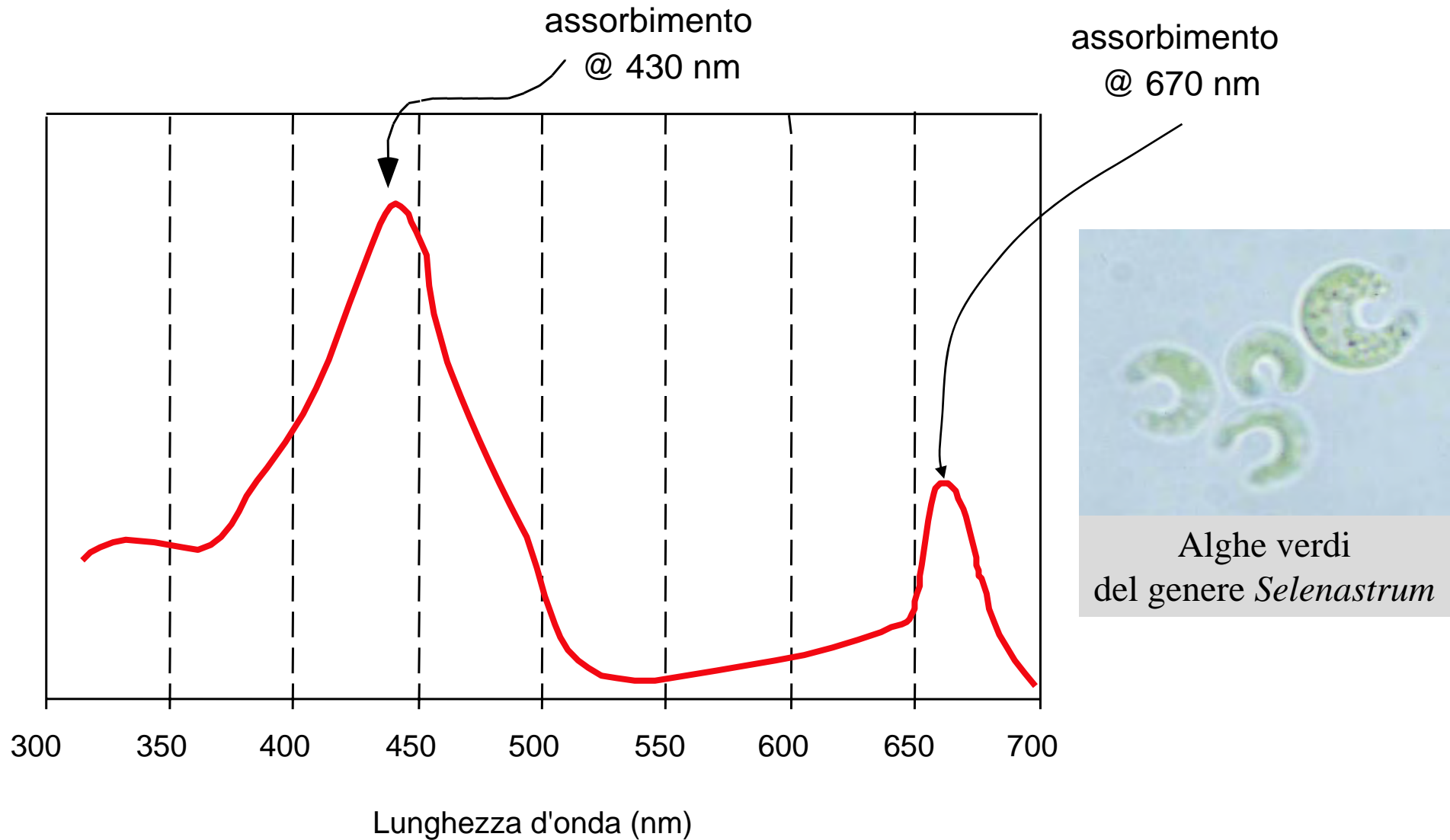
👉 Esso permette di determinare quanto ossigeno viene prodotto per via fotosintetica per ogni unità di carbonio assimilata

👉 Fotosintesi e rateo di respirazione possono venir espressi nelle medesime unità, sia Ossigeno che Carbonio

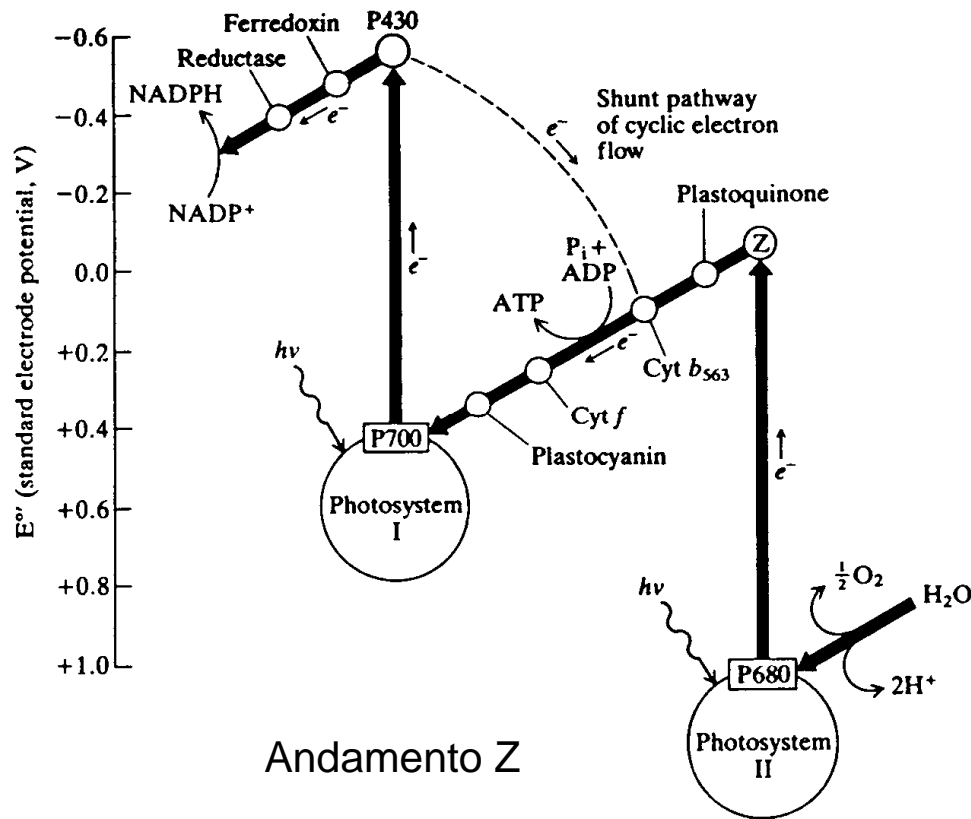
👉 Espressione del rateo

- Piante o macroalghe radicate → crescita per unità di superficie $(ML^{-2}T^{-1})$
- Piante o alghe flottanti → crescita per unità di volume $(ML^{-3}T^{-1})$

Spettro di assorbimento della Clorofilla



Livelli energetici nella Fotosintesi



Il sistema energetico alla base della fotosintesi è composto da 2 stadi:

2 fotoni ($h\nu$) sono necessari per trasferire un singolo elettrone attraverso i 2 sistemi

4 elettroni devono essere trasferiti per generare una molecola di ossigeno

$$4 e^- = 8 h\nu$$

la formazione di 6 O_2 richiede l'assorbimento di $6 \times 8 = 48$ fotoni

Efficienza energetica della fotosintesi (es @ 650 nm):

Energia assorbita $48 \text{ moli } e^- \times 43.5 \text{ kcal/mole} = 2088 \text{ kcal}$

Energia libera finale 686 Kcal

$$\text{Rendimento} \frac{686}{2088} = 32.8\%$$

Fasi della Fotosintesi

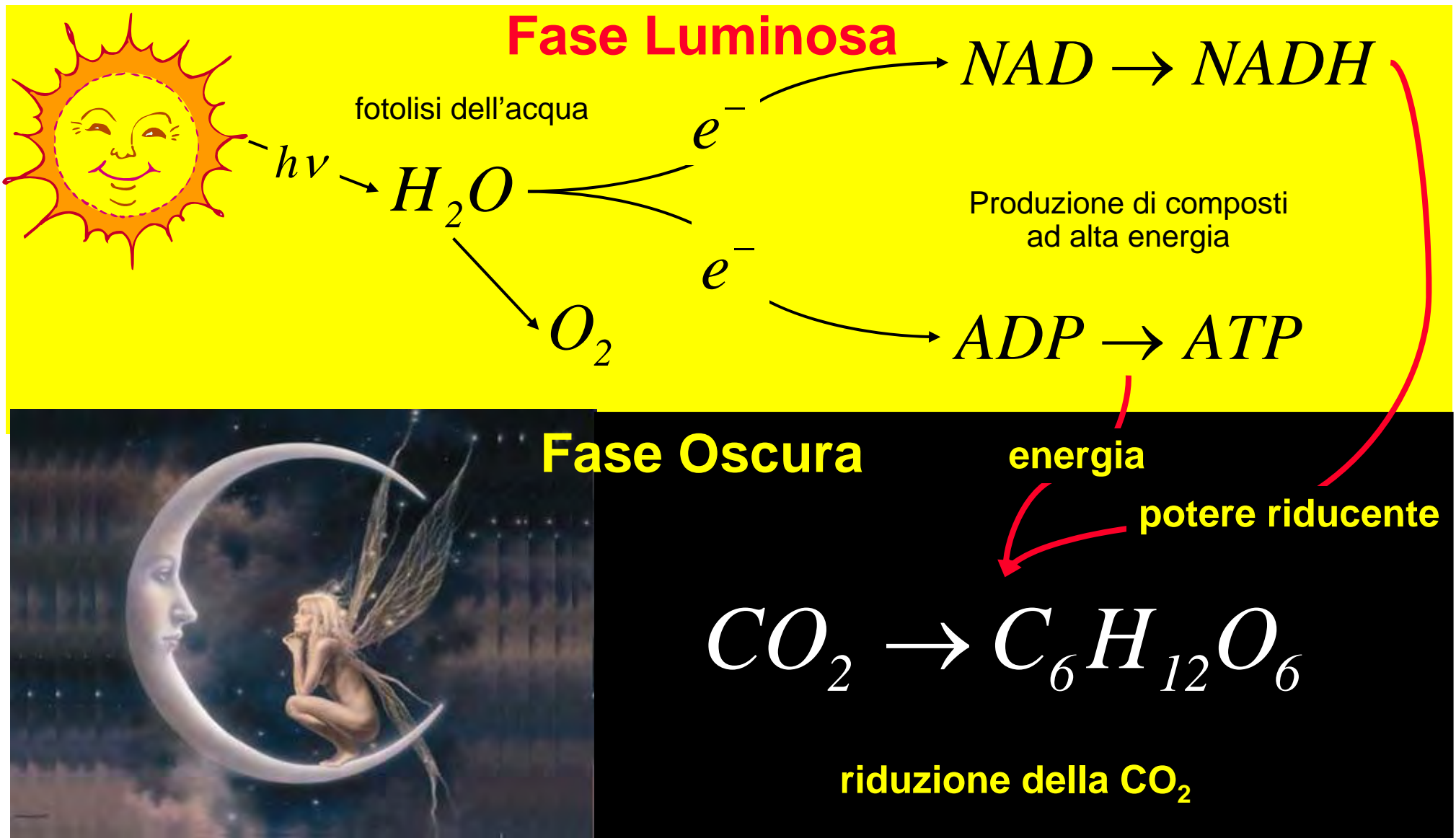
Fase Luminosa

- ☞ Nei cloroplasti, i pigmenti del fotosistema II captano la radiazione luminosa.
- ☞ L'energia assorbita serve per la fotolisi dell'acqua che si scinde in ossigeno e idrogeno a opera della luce
- ☞ L'energia luminosa produce un flusso di elettroni che, passando sul fotosistema I, forniscono l'energia necessaria alla sintesi di ATP (fotofosforilazione) e alla formazione di una molecola di NADH, che verrà usata, con l'ATP, nella fase oscura.
- ☞ L'ossigeno, sottoprodotto della reazione di fotolisi, viene rilasciato nell'atmosfera.
- ☞ **La scomposizione delle molecole d'acqua, nella fase luminosa, serve a cedere gli elettroni che, di fatto, trasferiscono l'energia necessaria a formare l'ATP e il NADH.**

Fase Oscura

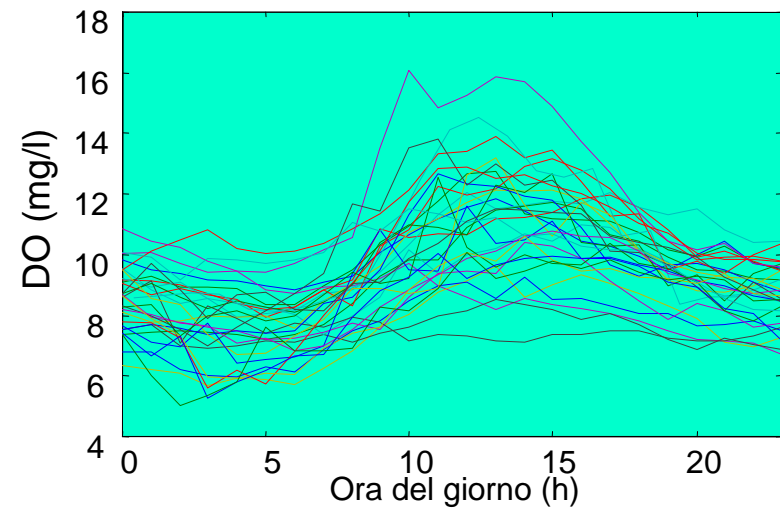
- ☞ La fase oscura si svolge nello stroma dei cloroplasti, dove l'energia immagazzinata in ATP e NADH viene impiegata per ridurre l'anidride carbonica in carbonio organico.
- ☞ Ciò avviene tramite una serie di reazioni, conosciute come *ciclo di Calvin*.
- ☞ A ogni ciclo una molecola di anidride carbonica si combina con dei composti intermedi (zuccheri) fino a formare una molecola di glucosio. Gli intermedi vengono rigenerati.
- ☞ **L'anidride carbonica viene ridotta nella fase oscura per fornire lo scheletro della molecola di zucchero.**

Le due fasi della fotosintesi

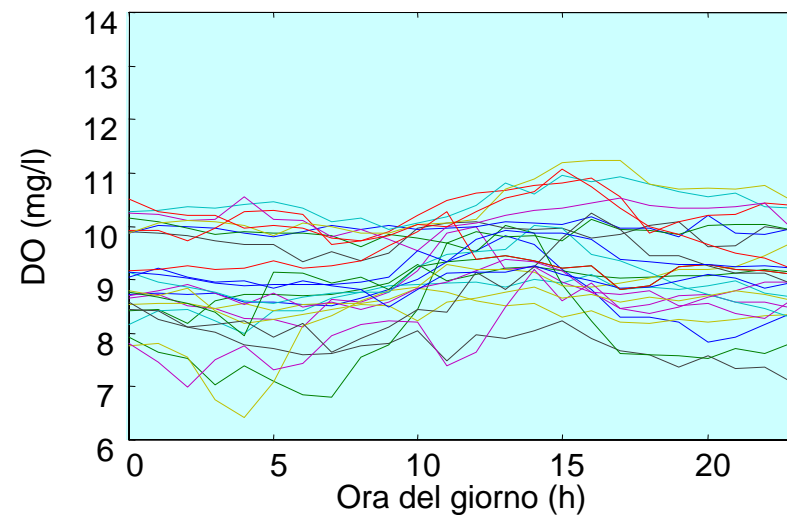


Cicli giornalieri

- ☞ Nei periodi di maggiore crescita, il ciclo giornaliero dell'Ossigeno disciolto è generalmente molto pronunciato, con un picco nel primo pomeriggio ed un minimo nella prima mattina
- ☞ Al contrario, durante l'inverno il ciclo è appena visibile
- ☞ Alla fine dell'estate il ciclo raggiunge il minimo a causa del aumentato carico organico dovuto alla decomposizione delle biomasse (alghe morte)



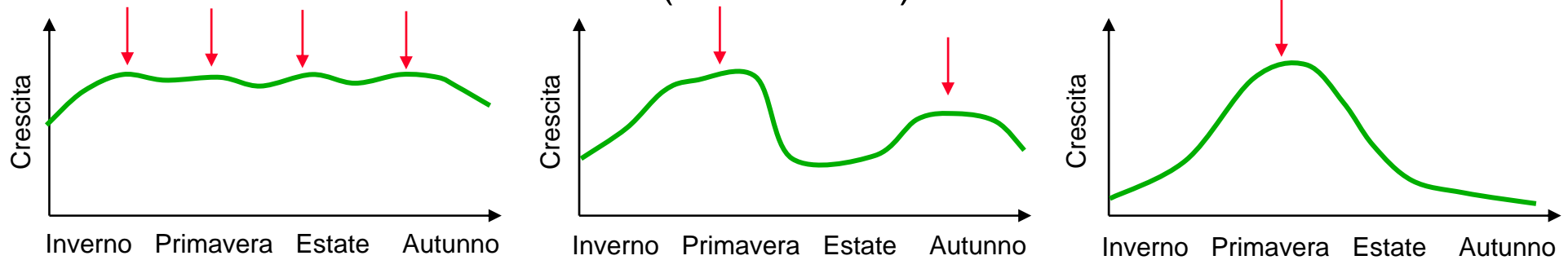
Ciclo giornaliero in Aprile 2001



Ciclo giornaliero in Gennaio 2001

Diversità fenologica e cicli giornalieri

Fenologia (cicli annuali)

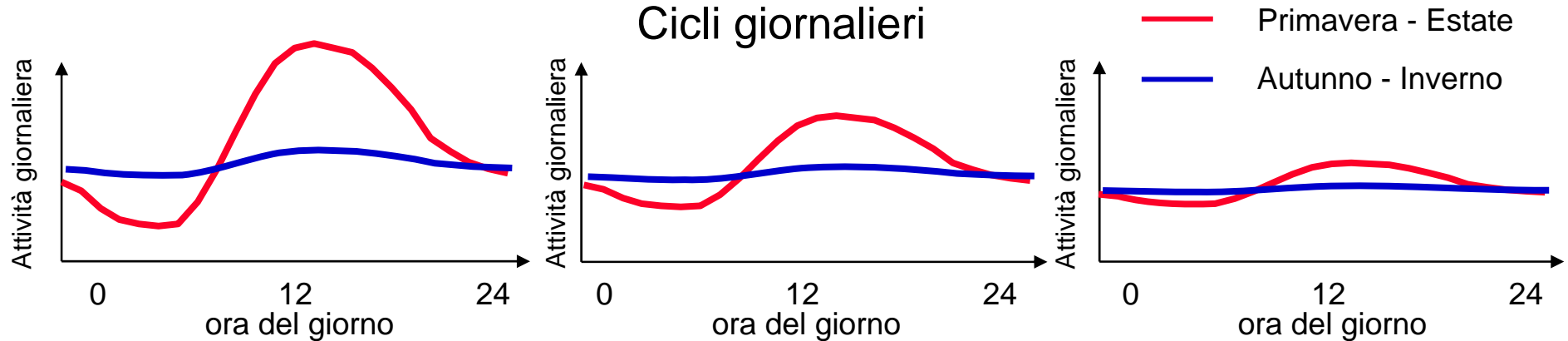


Phytoplankton

Macroalghe

Fanerogame

Cicli giornalieri

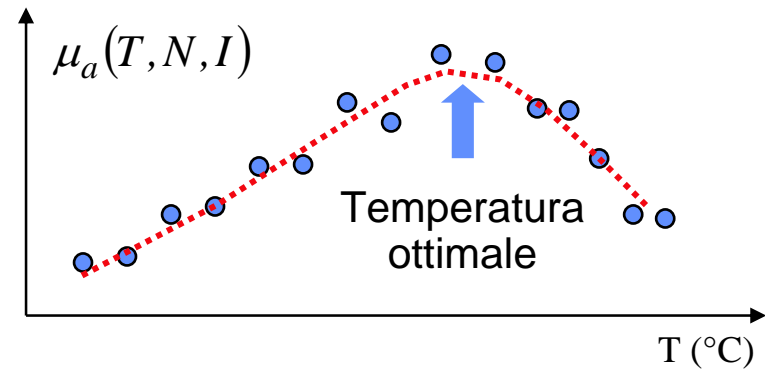


Fattori principali della dinamica algale



Temperatura

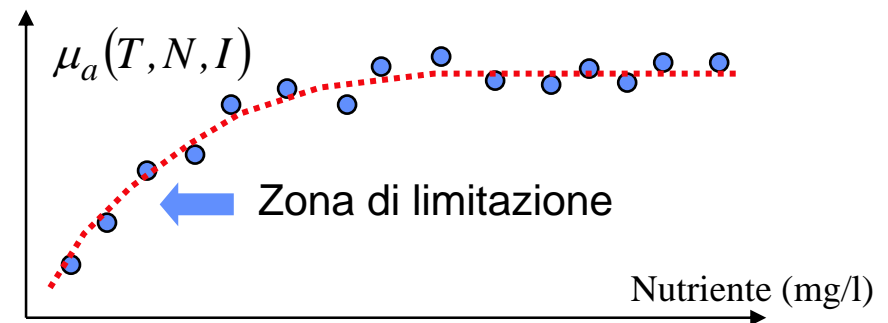
Esiste una temperatura “ottimale” per la crescita di ciascuna organismo.



Nutrienti

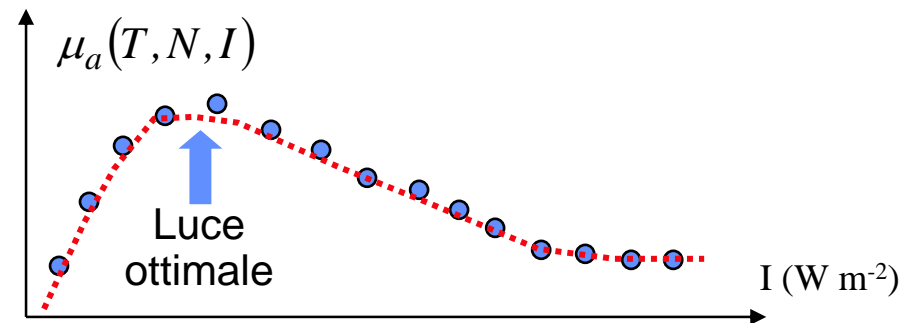
Generalmente il metabolismo algale si basa su più di un nutriente (N e P). In generale esiste una limitazione **primaria** a N o P.

Nota: come vedremo più avanti vanno considerati i processi di accumulo interno (*cell quota*).



Luce solare

Esiste un valore “ottimale” di radiazione per la crescita di ciascuna specie di alghe sia come intensità che come fotoperiodo.



Radiazione solare

- ☞ La Radiazione Solare è composta da due termini
 - Componente *astronomica*: prevedibile su base annuale e giornaliera, date le coordinate geografiche
 - Componente *meteorologica*: prevedibile solo su base statistica, in funzione della copertura delle nubi e della trasparenza dell'atmosfera
- ☞ Si può calcolare la radiazione incidente, data la latitudine ed il giorno dell'anno
- ☞ Questo calcolo è “teorico”, perché non tiene conto della copertura delle nubi e della trasparenza dell'atmosfera
- ☞ Non tutta la radiazione solare è utile per la fotosintesi (*PAR* = *Photosynthetically Active Radiation*), ma solo quella a determinate lunghezze d'onda ($\lambda = 430$ e 660 nm)
- ☞ Si deve tener conto dell'attenuazione dovuta all'opacità dell'acqua, che può dipendere anche dalla densità delle alghe

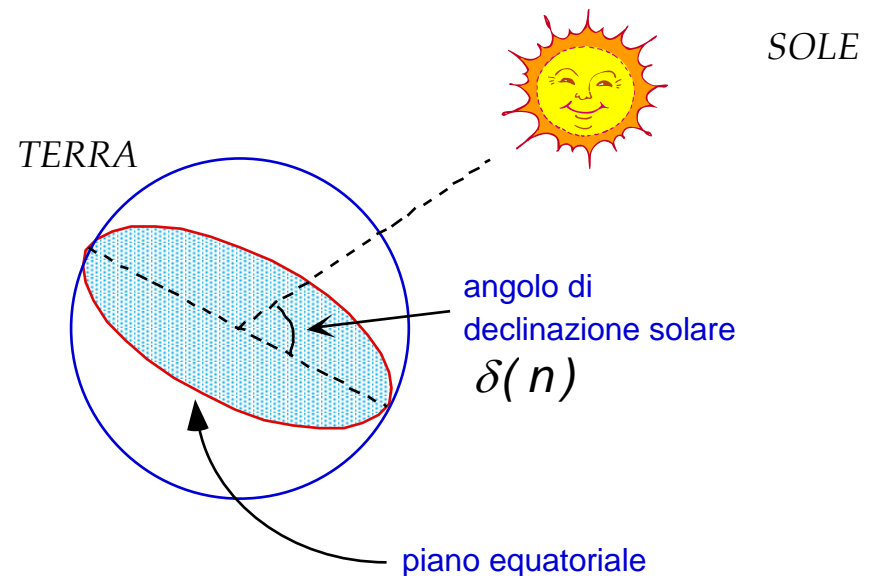
Componente astronomica

- ☞ *Coordinate geografiche (Latitudine) ϕ*
- ☞ *Giorno dell'anno (n = giorno giuliano: inizio dal 1° Marzo)*
- ☞ *Declinazione solare $\delta(n)$*
- ☞ *Fotoperiodo: percentuale delle ore di luce sulle 24 h*

$$d(n, \phi) = \frac{2}{360} \cos^{-1}(-\text{tg}(\phi) \cdot \text{tg}(\delta(n)))$$

Nota: quando la latitudine supera quella dei circoli polari, questa espressione non ha più significato ($\cos > 1$).

In questi casi infatti il fotoperiodo è pari a 1 (sempre giorno) o 0 (sempre notte).



Andamento della radiazione nel tempo

☞ *Variazione nell'arco dell'anno:*

La radiazione complessiva giornaliera varia secondo una legge sinusoidale in funzione dell'angolo annuale

$$J_n = A_1 + A_2 \sin(y(n)) \quad \text{con} \quad y = 360^\circ \left(\frac{n - 80}{365} \right) = \text{angolo annuale}$$

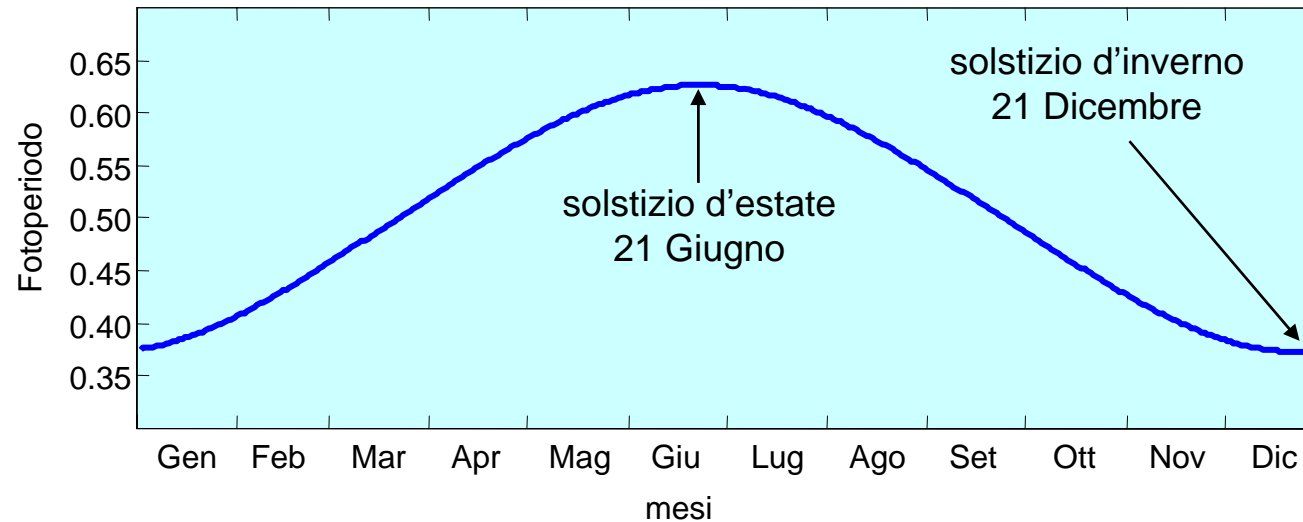
☞ *Variazione nell'arco del giorno:*

Questo valore viene ripartito nei seguenti valori istantanei durante l'arco della giornata in funzione del fotoperiodo f

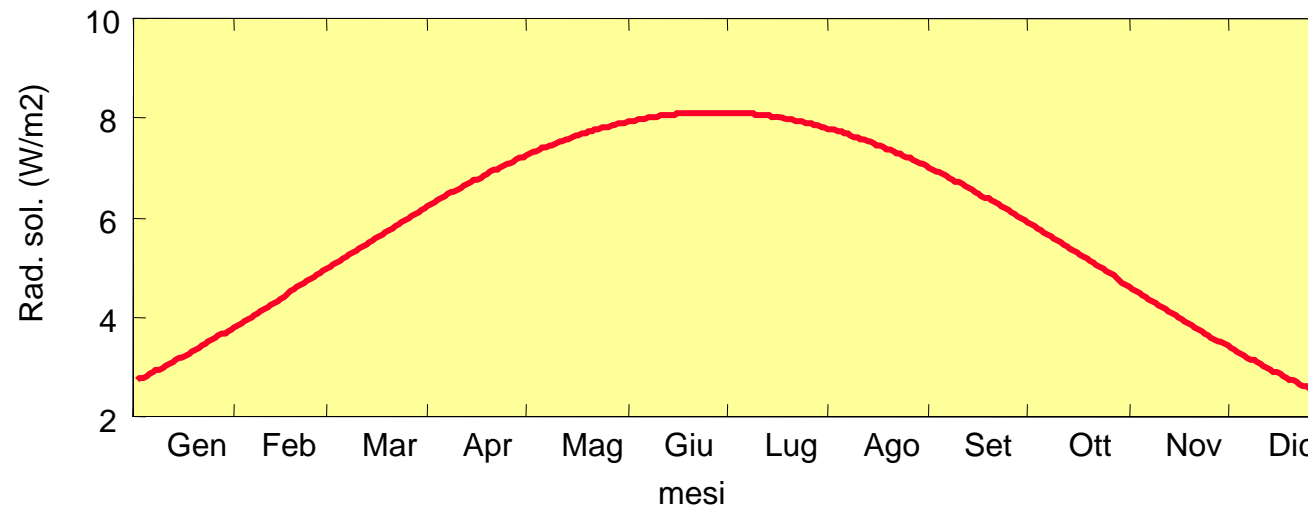
$$\begin{cases} I_n(t) = \frac{J_n}{f} \left\{ 1 + \cos \left[(t - 0.5) \frac{360^\circ}{f} \right] \right\} & \text{per } t \in \left(0.5 \pm \frac{f}{2} \right) \\ I_n(t) = 0 & \text{per } t \notin \left(0.5 \pm \frac{f}{2} \right) \end{cases}$$

Variazione della radiazione

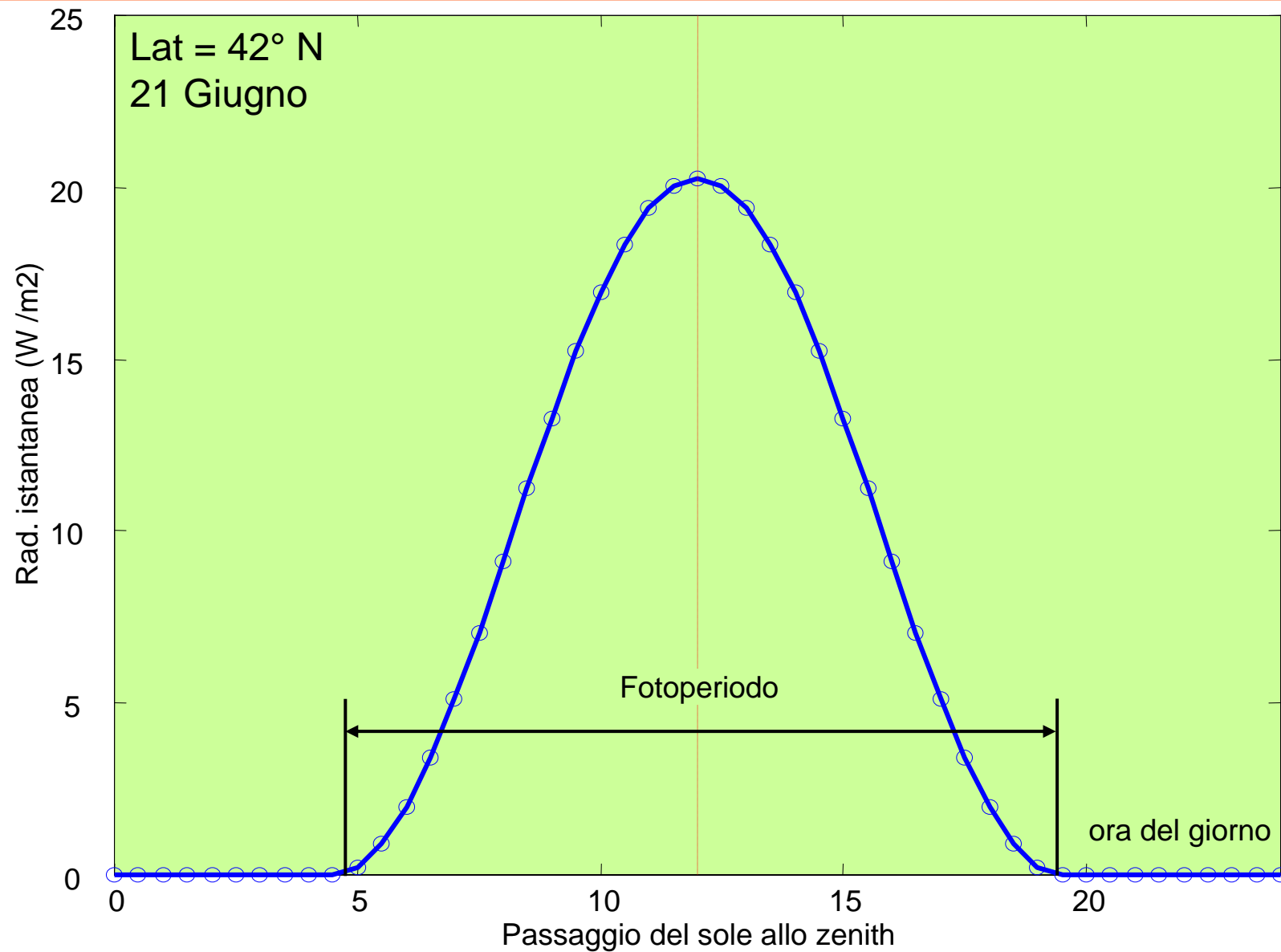
☞ Variazione del fotoperiodo f a 42° N di latitudine



☞ Variazione dell'intensità globale giornaliera J_n



Andamento circadiano della radiazione solare



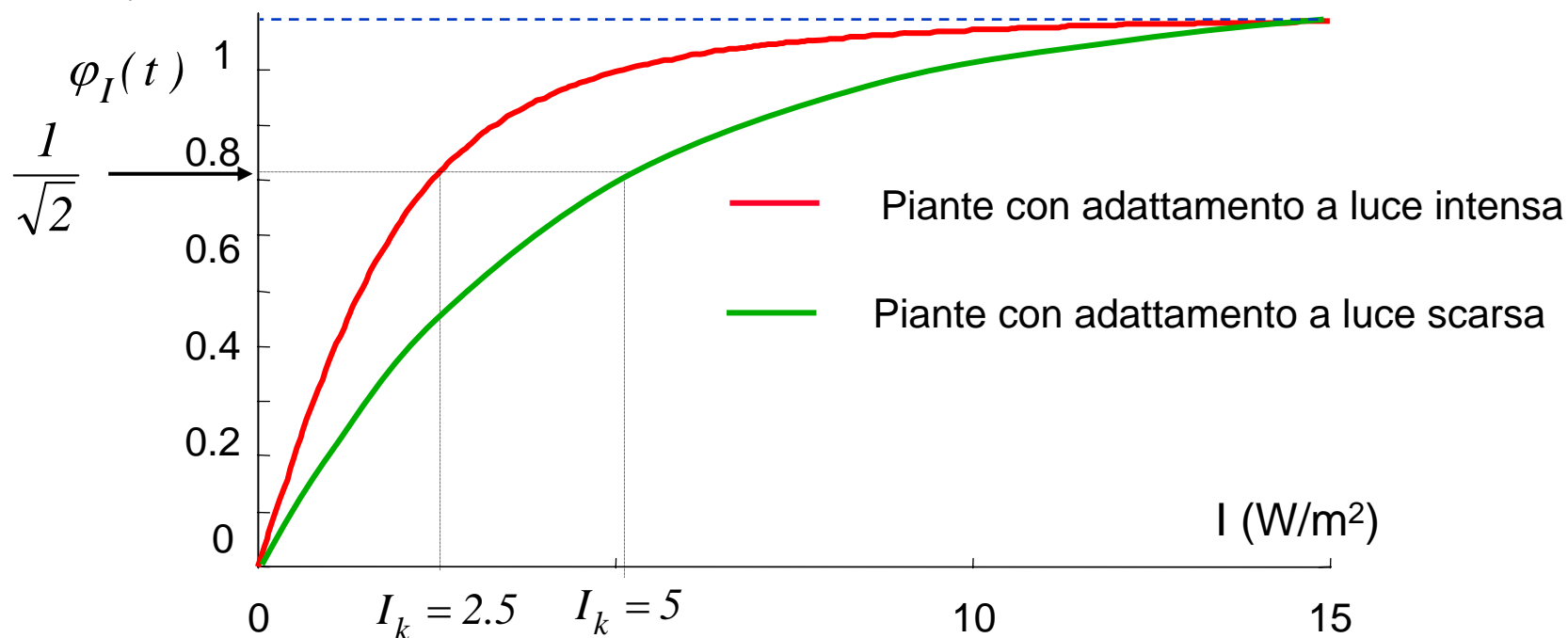
Risposta fotosintetica di piante terrestri

Il rateo fotosintetico $\varphi_I(t)$ istantaneo è funzione monotona della radiazione solare $I(t)$

$$\varphi_I(t) = \frac{I(t)/I_k}{\sqrt{1 + (I(t)/I_k)^2}}$$

Con i seguenti parametri

- $I(t)$ Valore istantaneo di radiazione incidente (W/m^2)
- I_k Radiazione di semisaturazione (“*rad. di ginocchio*”)



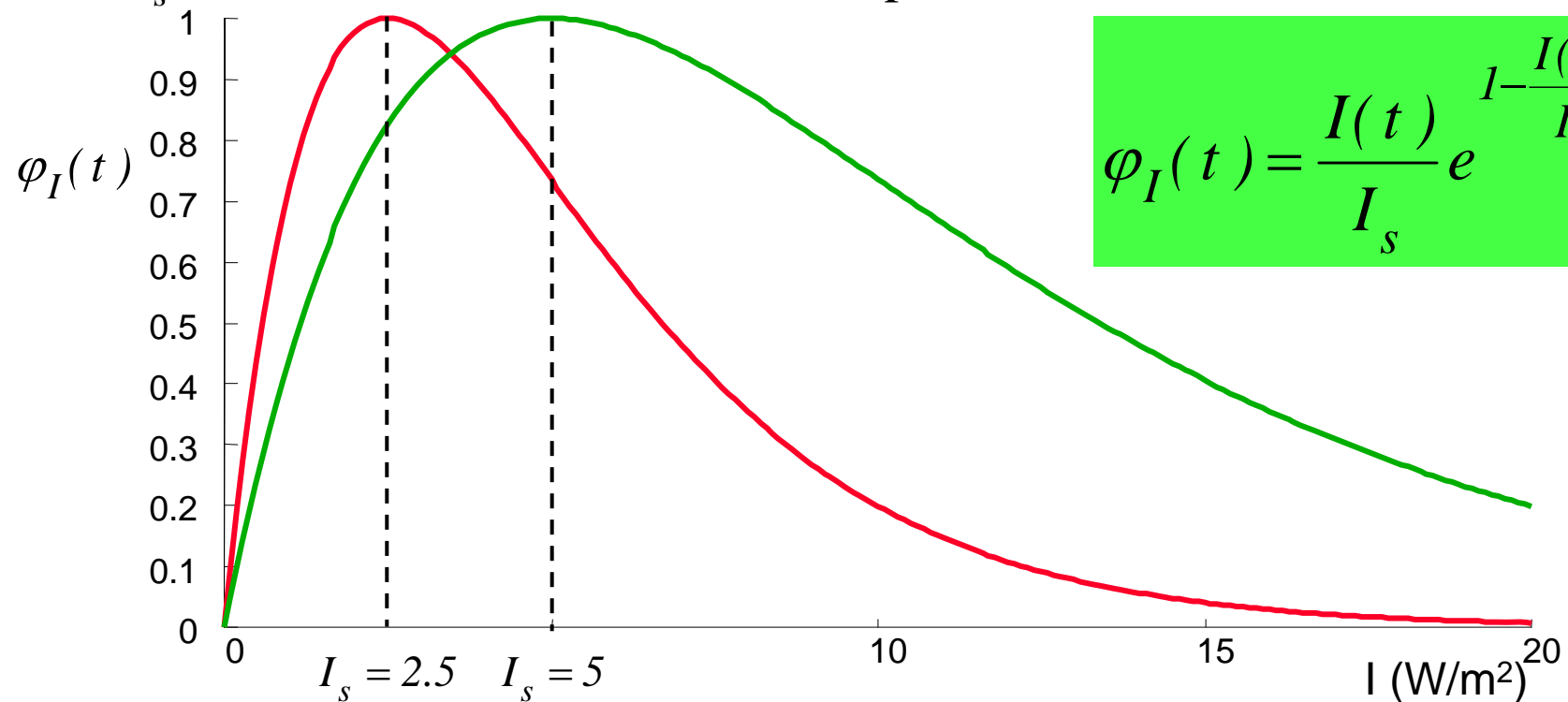
Risposta fotosintetica di piante acquatiche e alghe

Il rateo fotosintetico $\varphi_I(t)$ istantaneo ha un massimo in funzione della radiazione solare $I(t)$, oltre il quale la fotosintesi decresce

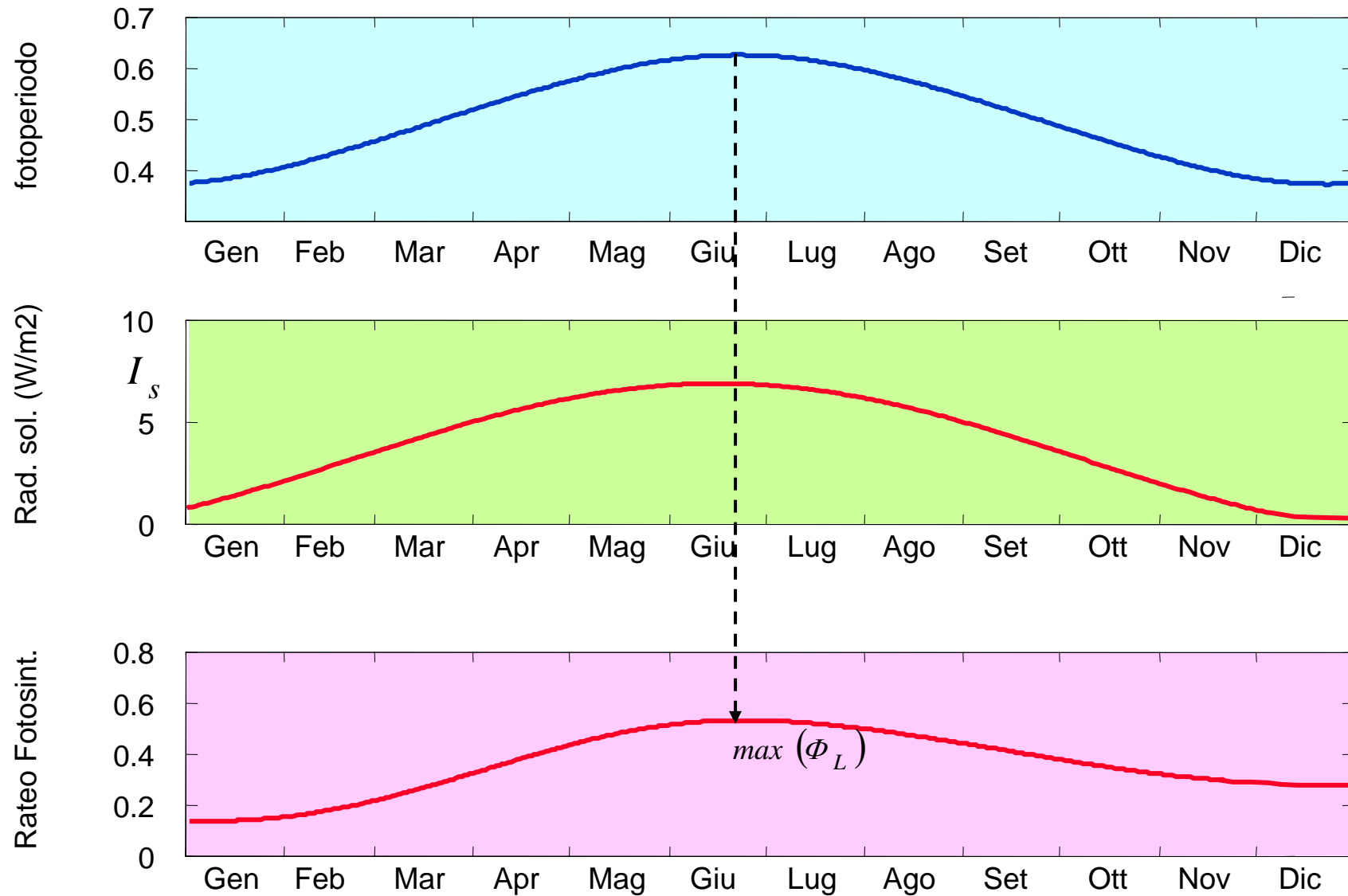
Con i seguenti parametri

$I(t)$ Valore istantaneo di radiazione incidente (W/m^2)

I_s Radiazione di massima risposta



Andamento stagionale della fotosintesi media



Fattori che influenzano la fotosintesi massima

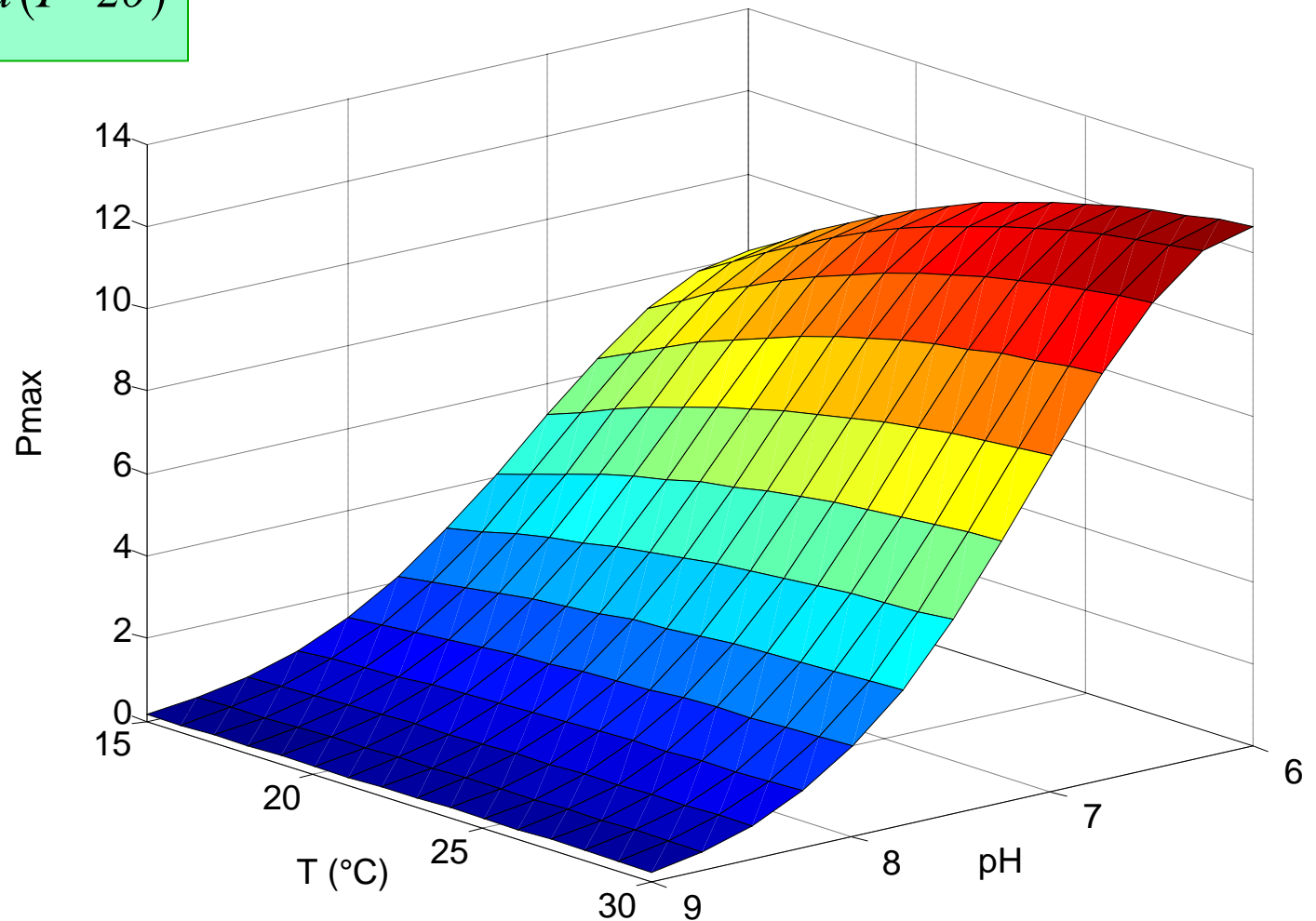
$$P_{max} = a \frac{e^{-b(\text{pH}-6)^2}}{1+c \cdot e^{-d(T-20)}}$$

$$a = 13.267$$

$$b = 0.438$$

$$c = 0.273$$

$$d = 0.169$$



Unità di misura della fotosintesi

☞ La radiazione solare si misura in energia per unità di superficie e di tempo ($E.L^{-2}.T^{-1}$). Ad esempio

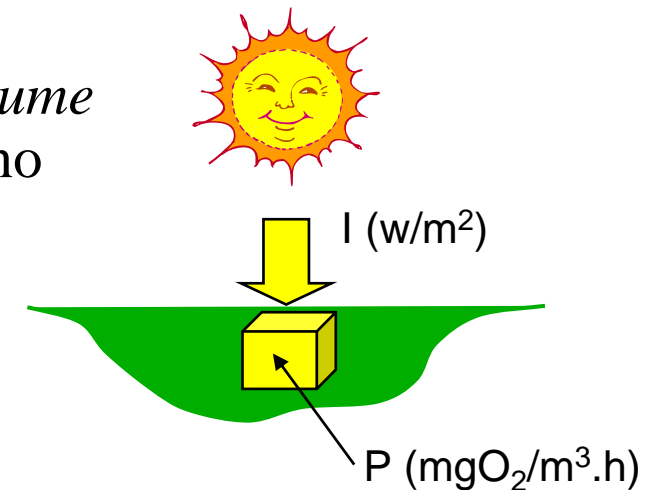
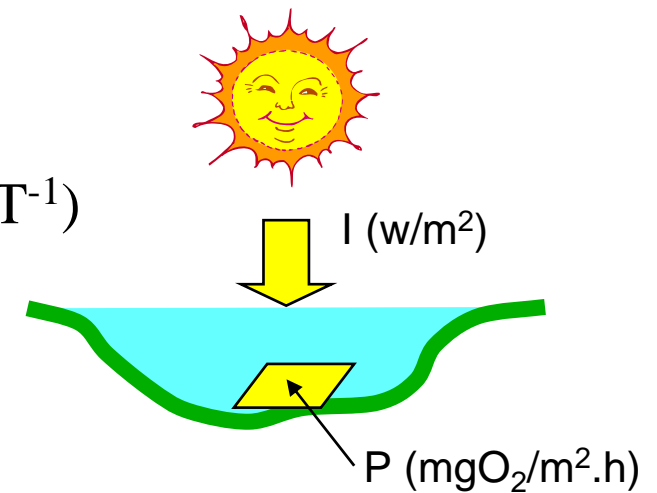
- ⇒ $W.m^{-2}$
- ⇒ $Kcal.m^{-2}.h^{-1} = 1.16 W.m^{-2}$
- ⇒ $cal.m^{-2}.s^{-1} = 4.18 W.m^{-2}$
- ⇒ $Langley.d^{-1} = 0.483 W.m^{-2}$

☞ La produzione di ossigeno si misura in $(mgO_2.L^{-2}.T^{-1})$ se si considera la biomassa primaria distribuita sul *fondo*. Ad esempio

- ⇒ $mgO_2.m^{-2}.h^{-1}$
- ⇒ $mgO_2.m^{-2}.d^{-1}$

☞ Se al contrario si considera la biomassa dispersa su tutta la colonna d'acqua, si considera *l'intero volume* della massa d'acqua. Allora le dimensioni diventano $(mgO_2.L^{-3}.T^{-1})$. Ad esempio

- ⇒ $mgO_2.m^{-3}.h^{-1}$
- ⇒ $mgO_2.m^{-3}.d^{-1}$
- ⇒ $mgO_2.l^{-1}.h^{-1}$
- ⇒ $mgO_2.m^{-3}.d^{-1}$

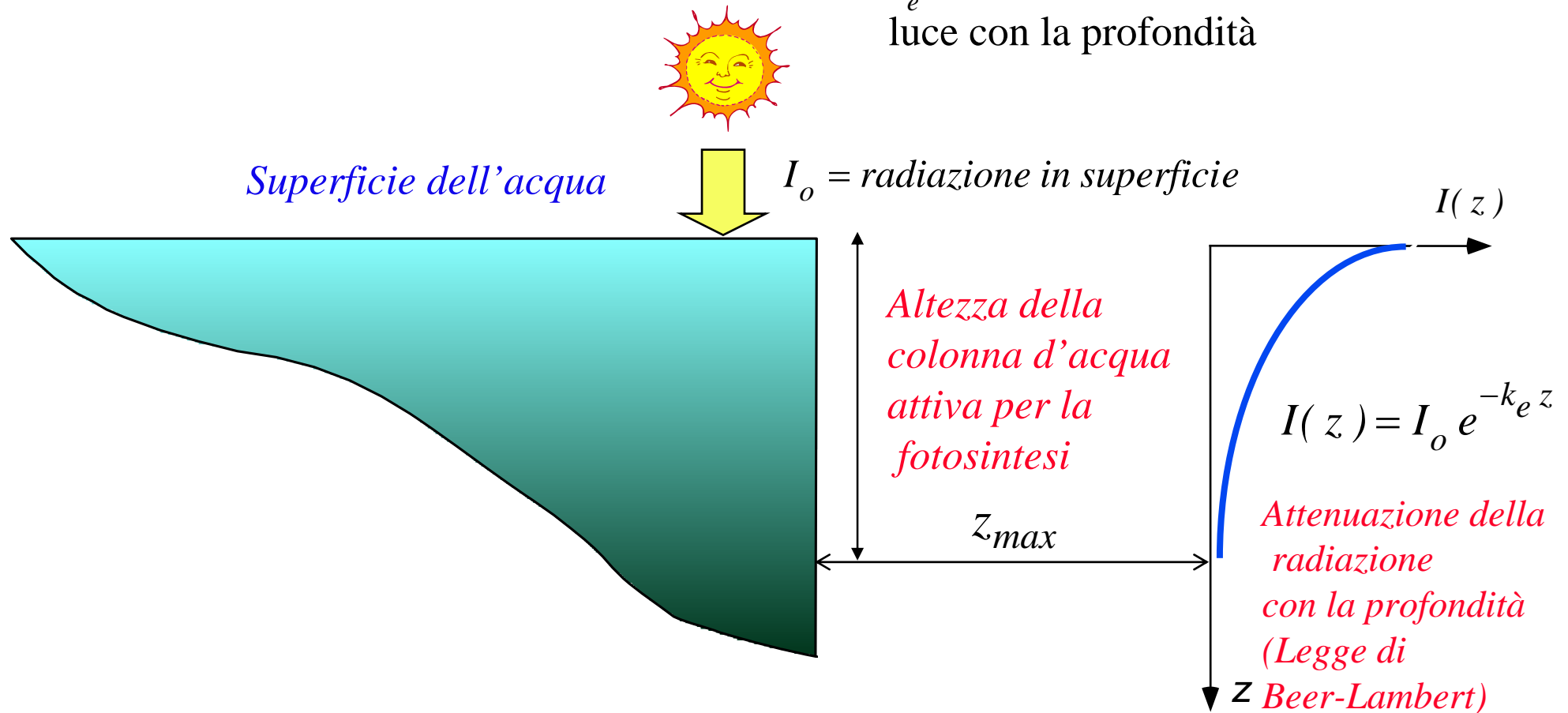


Profondità ottica

☞ z_{max} è la massima profondità a cui la luce solare riesce a penetrare per attivare la fotosintesi

☞ Se la profondità del fiume è minore di z_{max} , ciò significa che tutta la colonna d'acqua è fotosinteticamente attiva

☞ k_e è il coefficiente di estinzione della luce con la profondità



Rateo globale di fotosintesi sul volume d'acqua

- ☞ Nel caso di biomassa dispersa su tutta la colonna d'acqua, si tiene conto dell'attenuazione della colonna d'acqua (*Legge di Beer-Lambert*)

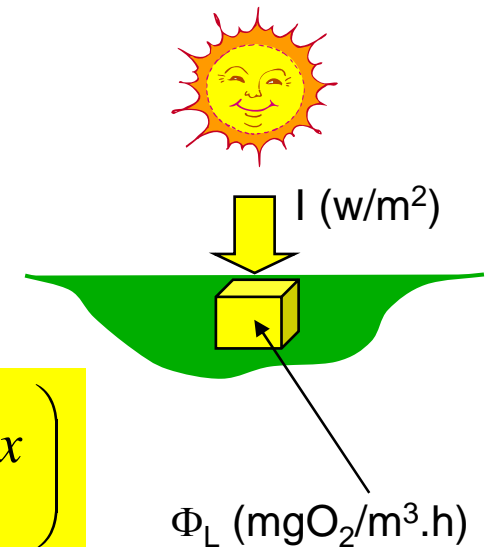
$$I(z) = I_o(t) e^{-k_e z} \quad k_e = \text{coeff. di estinzione}$$

- ☞ per ottenere il rateo di fotosintesi totale si integra su tutta la colonna d'acqua fino alla profondità ottica z_{\max}

$$\Phi_L(t) = \int_0^{z_{\max}} \frac{I_o(t) e^{-k_e z}}{I_s} e^{1 - \frac{I_o(t) e^{-k_e z}}{I_s}} dz$$

- ☞ ottenendo

$$\Phi_L(t) = \frac{e^{\left(1 - \frac{I_o(t)}{I_s}\right)} - e^{\left(1 - \frac{I_o(t)}{I_s} e^{-k_e z_{\max}}\right)}}{k_e}$$



Produzione media

☞ La precedente si può semplificare in

$$\Phi_L = 2.718 \frac{e^{-\frac{I_o(t)}{I_s}} - e^{-\frac{I_o(t)}{I_s} k_e z_{max}}}{k_e}$$

☞ Se è sufficiente ottenere la produzione fotosintetica media giornaliera, basterà sostituire a $I_o(t)$ il valore medio giornaliero I_g e moltiplicare per il fotoperiodo f ottenendo

$$f_L = 2.718 \cdot f \cdot \frac{e^{-\frac{I_g}{I_s}} - e^{-\frac{I_g}{I_s} k_e z_{max}}}{k_e}$$

Dinamica totale di crescita

- ☞ La velocità di crescita della vegetazione sommersa è data dal prodotto delle varie funzioni di crescita meno il rateo di decadimento

$$\frac{da}{dt} = k_g(T, N, I)a - k_d a = k_g \cdot f_T(t) \cdot f_N(t) \cdot f_L(t) \cdot a - k_d \cdot a$$

k_g = rateo totale di crescita; k_d = rateo di decadimento

- ⇒ **Funzione di Temperatura:** legge esponenziale o polinomiale

$$f_T(t) = 1.066^{T(t)-T_o}$$

$$f_T(t) = \frac{1}{1 + \left(\frac{T(t) - T_o}{a} \right)^d}$$

o eventuale “maschera” di preferenza per un campo di temperatura ottimale combinata col fotoperiodo f

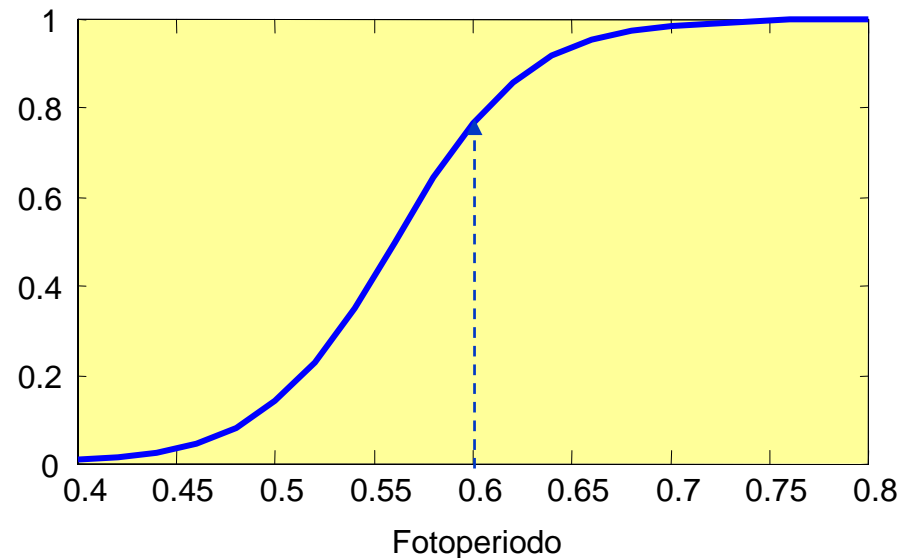
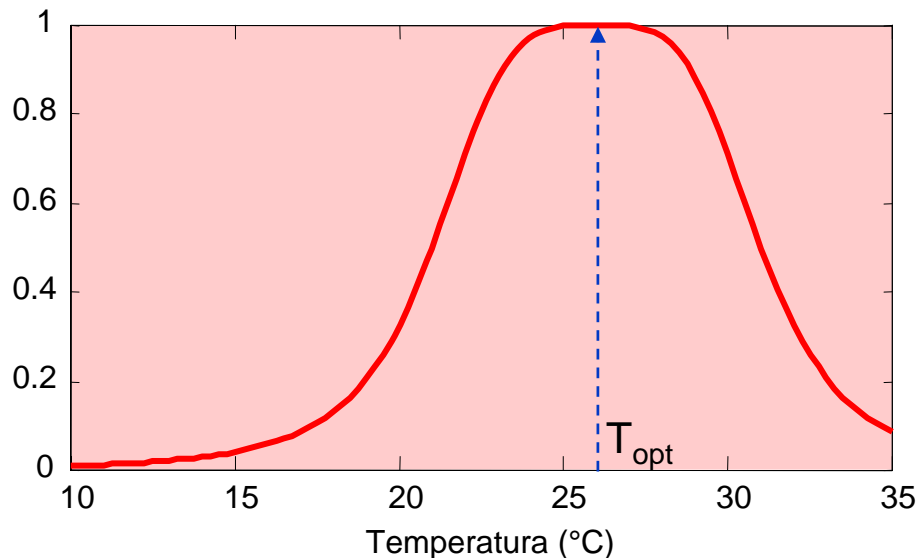
- ⇒ **Funzione di Luce:** si usa la funzione f_L già trovata
- ⇒ **Funzione dei nutrienti:** si possono usare diverse funzioni di limitazione ad 1 o 2 nutrienti (N o P o ambedue)

Funzioni di soglia Luce - Fotoperiodo - Temperatura

- ☞ Dato che spesso (alle nostre latitudini) la radiazione solare è saturante, il fattore determinante diviene il **fotoperiodo** (frazione di ore di luce): la pianta ha il massimo accrescimento solo se il fotoperiodo supera una certa soglia
- ☞ Molte specie vegetali, specialmente le più evolute, hanno una “finestra” di valori ottimali combinati di temperatura e di fotoperiodo

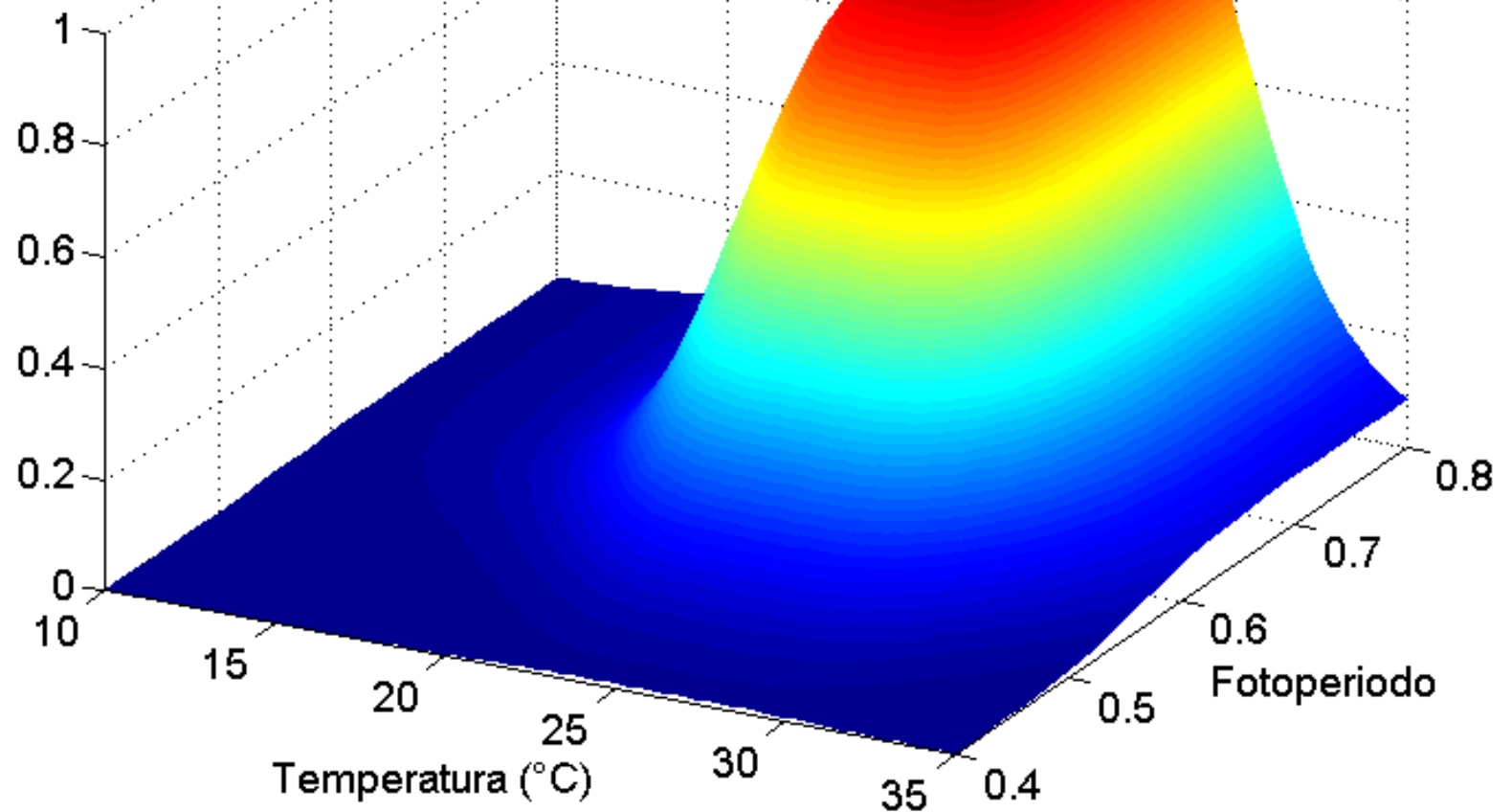
$$f_T = \frac{1}{1 + \left(\frac{T - T_o}{a} \right)^d}$$

$$f_p = 1 - \frac{1}{1 + b \cdot e^{(g(f - f_o))}}$$

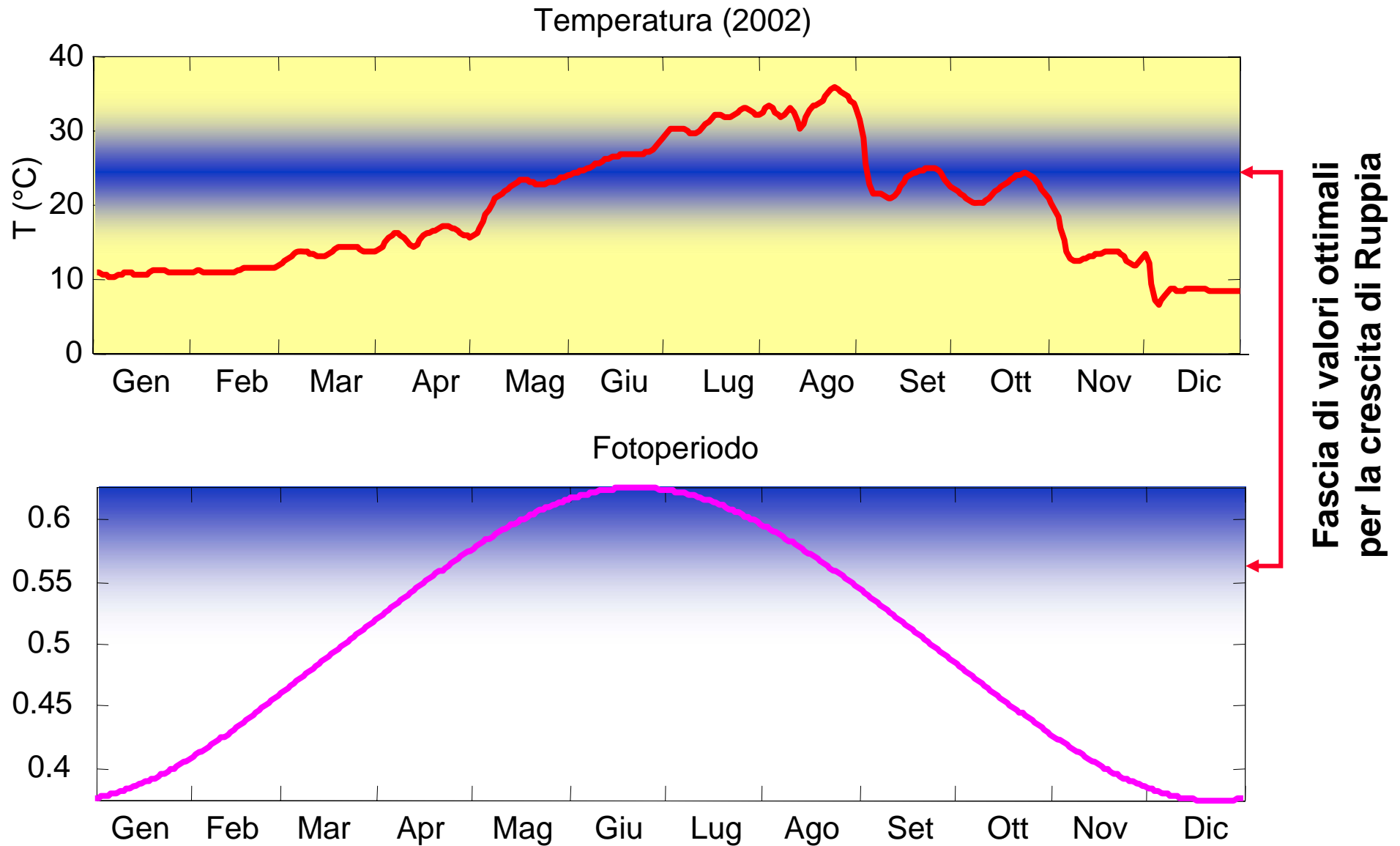


Effetto combinato Fotoperiodo - Temperatura

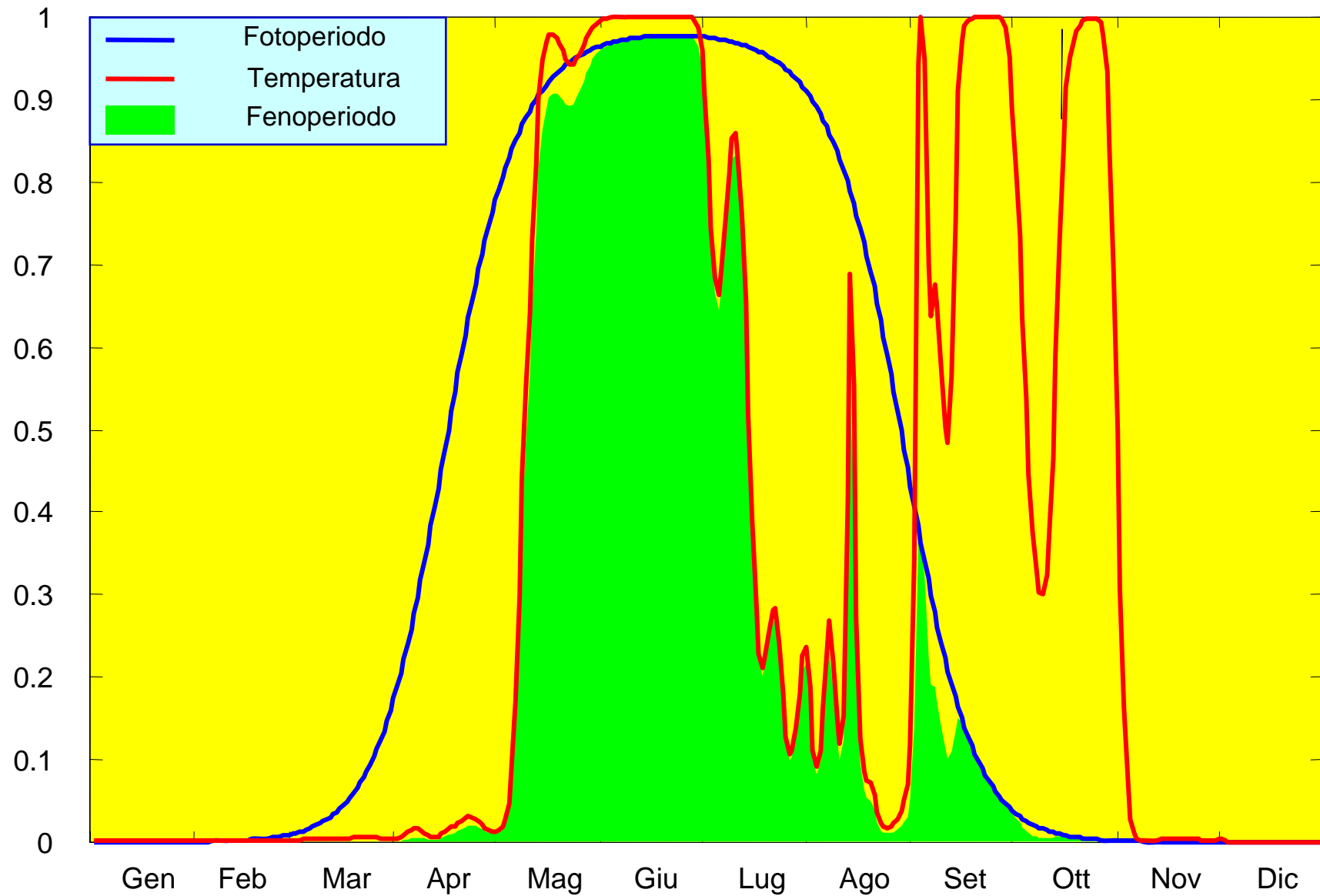
$$f_{tot} = \frac{1}{1 + \left(\frac{T - T_o}{a}\right)^d} \times 1 - \frac{1}{1 + b \cdot e^{(g(f - f_o))}}$$



Valori di temperatura e fotoperiodo 2002



Valori ottimali per la crescita di Ruppia (2002)



Effetto dei nutrienti

- ☞ Ogni nutriente presenta una limitazione di tipo Michaelis-Menten

$$\phi_N = \frac{N}{K_s + N}$$

- ☞ In pratica la crescita algale è limitata da due o più nutrienti, secondo varie leggi, ma con la caratteristica comune della limitazione determinata dal più scarso (Legge di Liebig)

- ⇒ Legge del minimo

$$\phi_N = \min \left(\frac{N_1}{K_{s_1} + N_1}, \frac{N_2}{K_{s_2} + N_2}, \dots, \frac{N_m}{K_{s_m} + N_m} \right)$$

- ⇒ Legge del prodotto

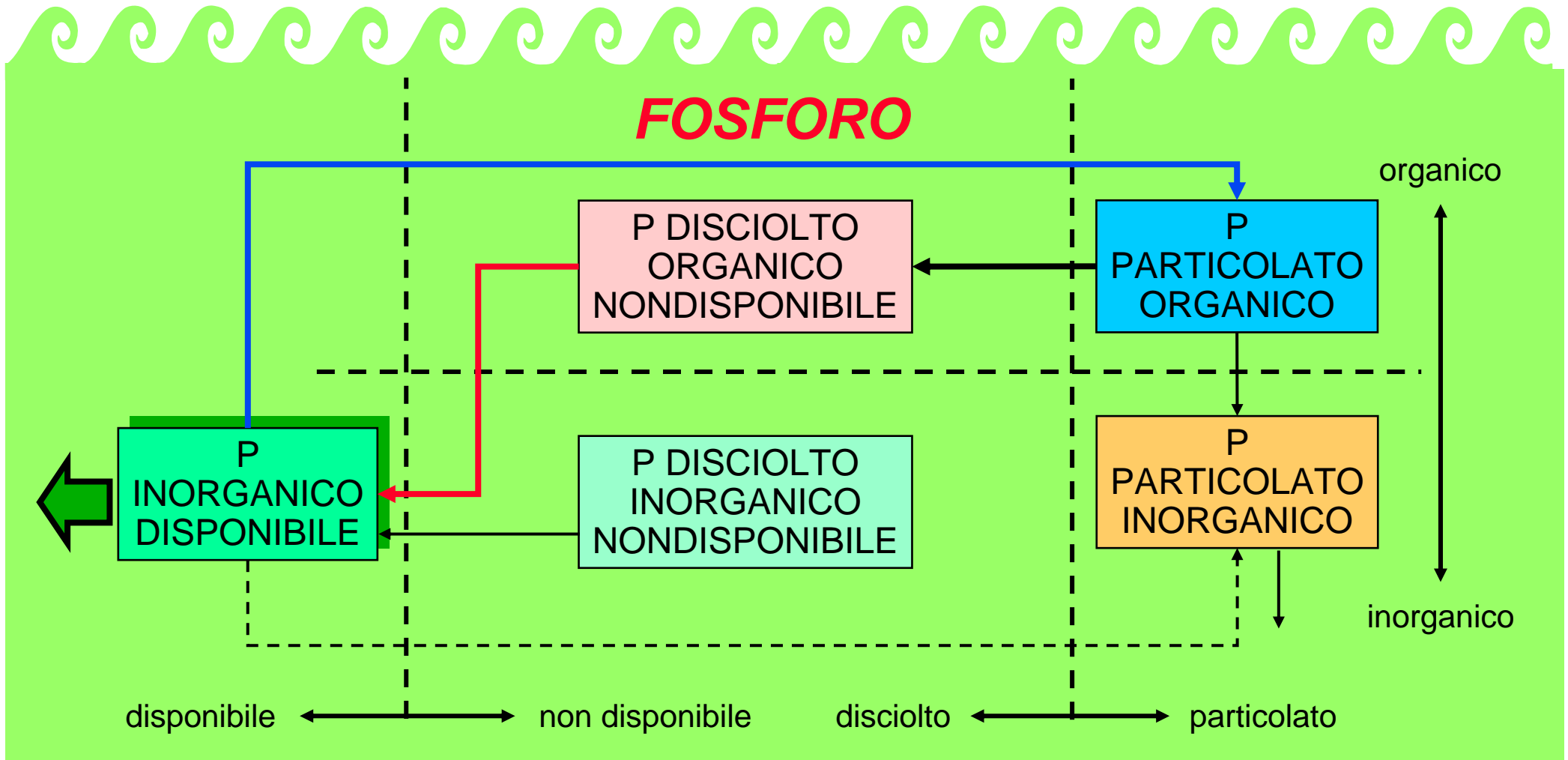
$$\phi_N = \frac{N_1}{K_{s_1} + N_1} \times \frac{N_2}{K_{s_2} + N_2} \times \dots \times \frac{N_m}{K_{s_m} + N_m}$$

- ⇒ Legge del reciproco (media armonica)

$$\phi_N = \frac{1}{\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_m}} \times \frac{1}{\frac{K_{s_1}}{N_1} + \frac{K_{s_2}}{N_2} + \dots + \frac{K_{s_m}}{N_m}}$$

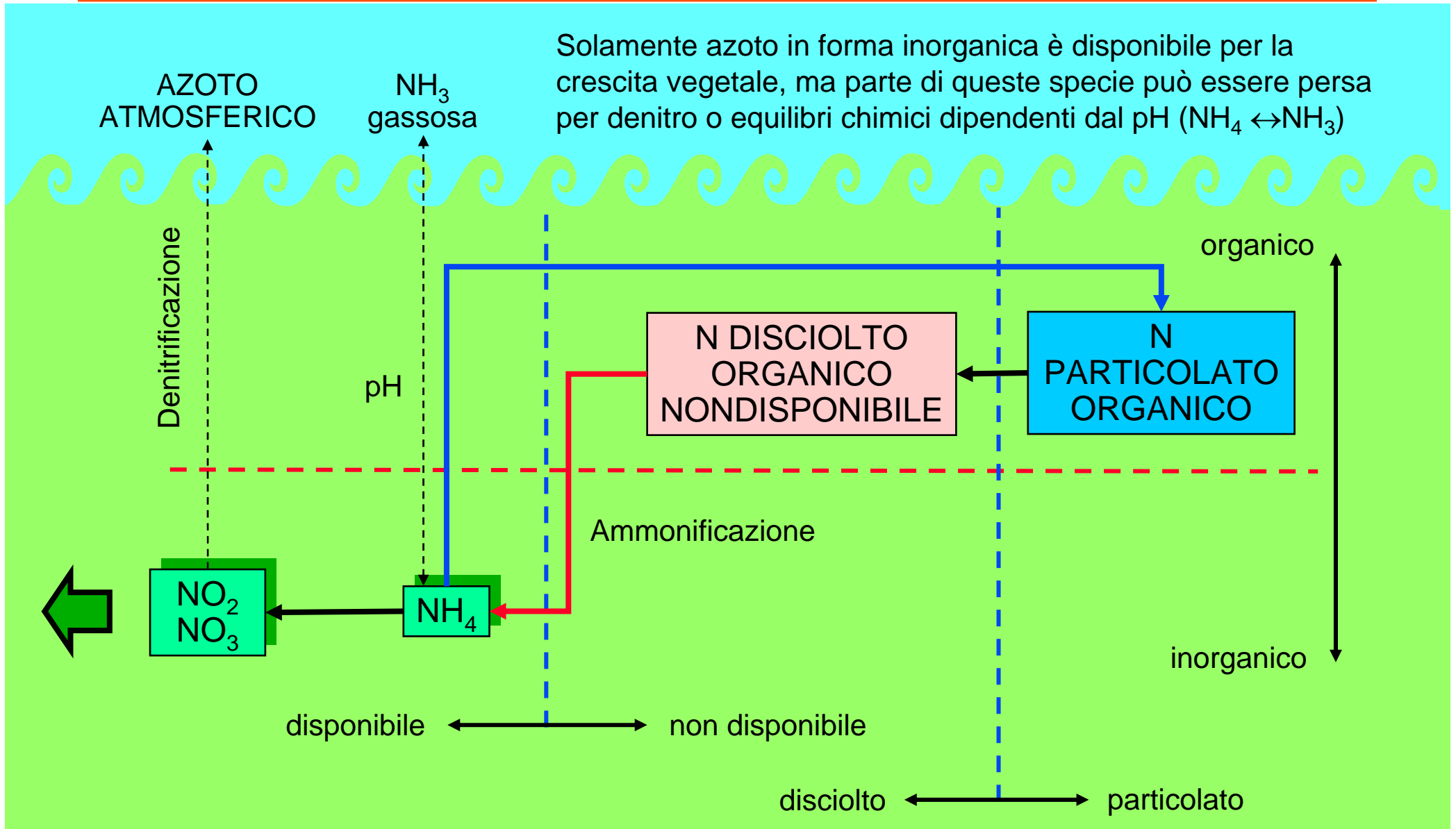
Bio-disponibilità di nutrienti

- Non tutti i nutrienti (composti a base di Azoto, Fosforo e Carbonio) sono disponibili per la crescita (*biodisponibili*)

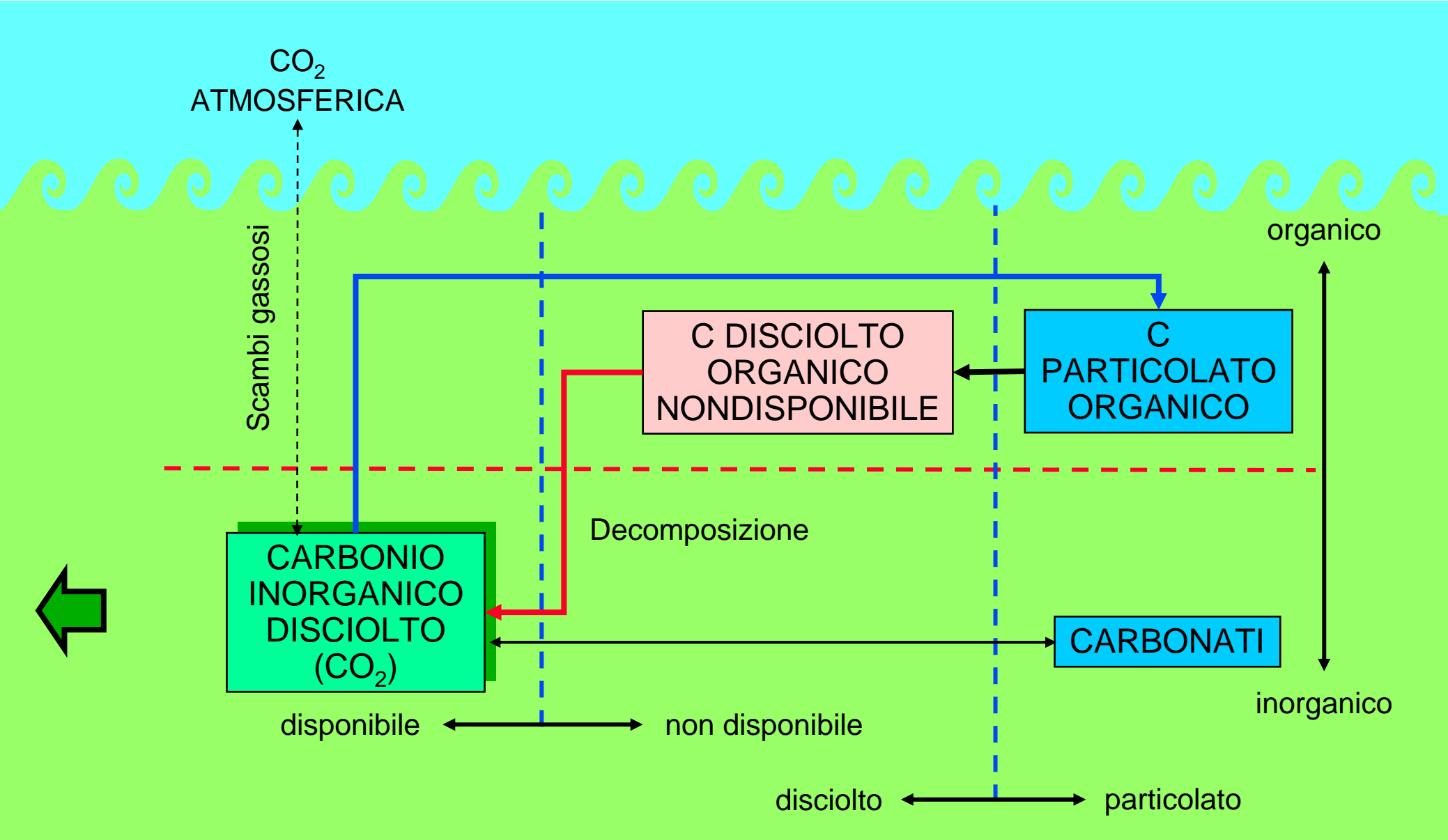


Azoto biodisponibile

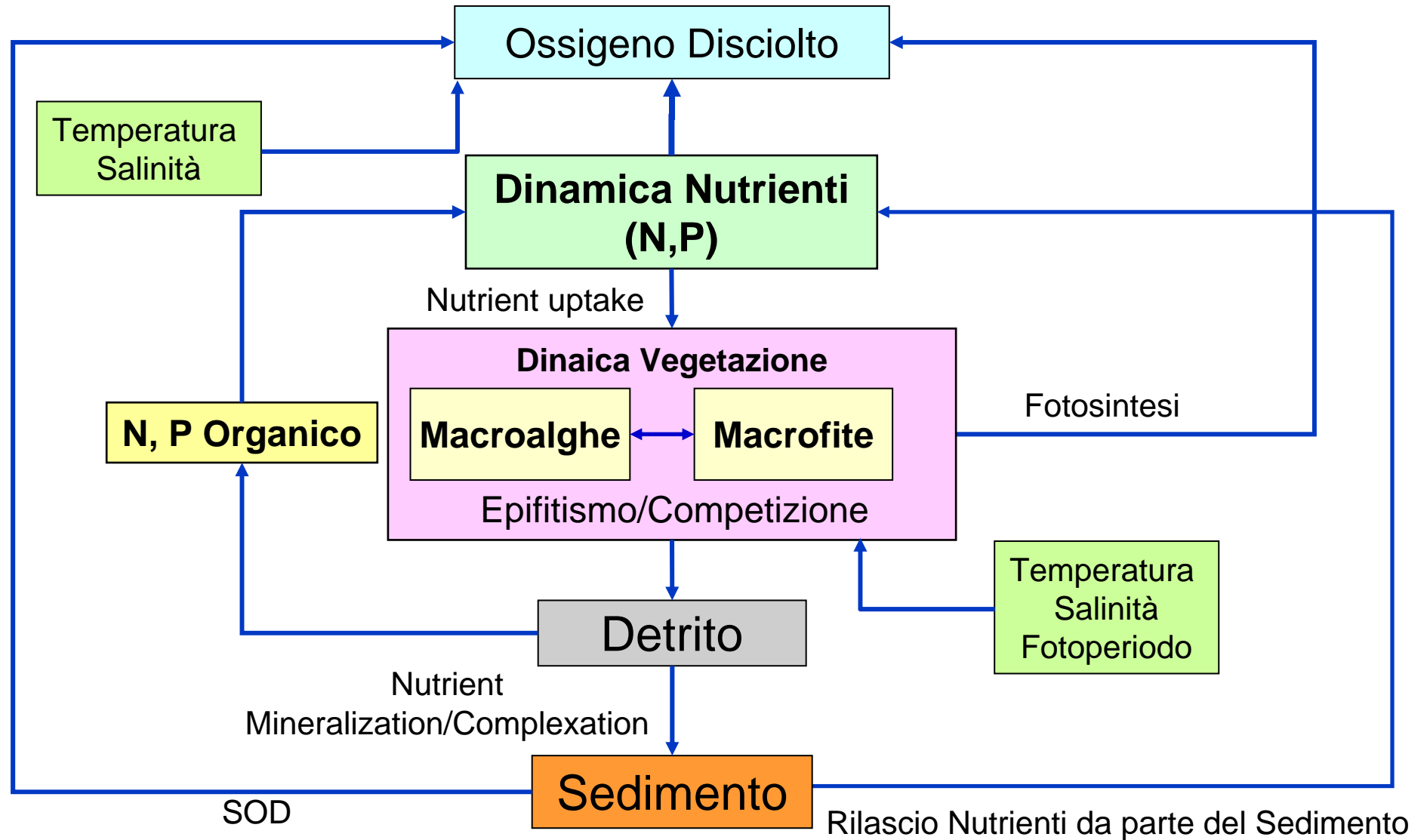
Solamente azoto in forma inorganica è disponibile per la crescita vegetale, ma parte di queste specie può essere persa per denitro o equilibri chimici dipendenti dal pH ($\text{NH}_4 \leftrightarrow \text{NH}_3$)



Carbonio biodisponibile

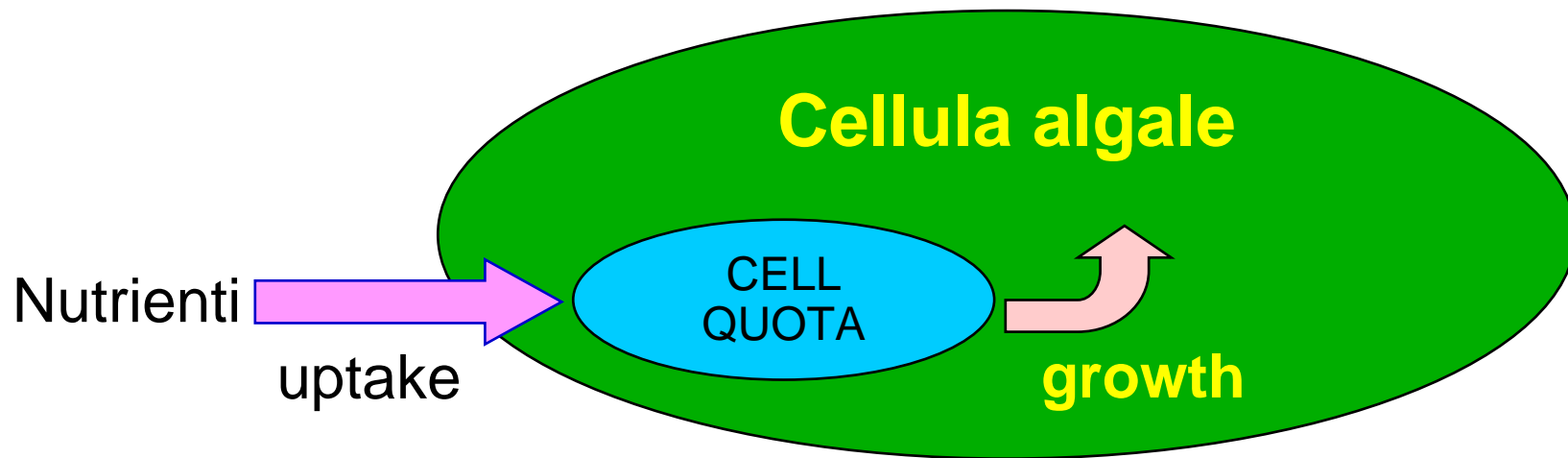


Dinamica Vegetazione - Nutrienti - Sedimento

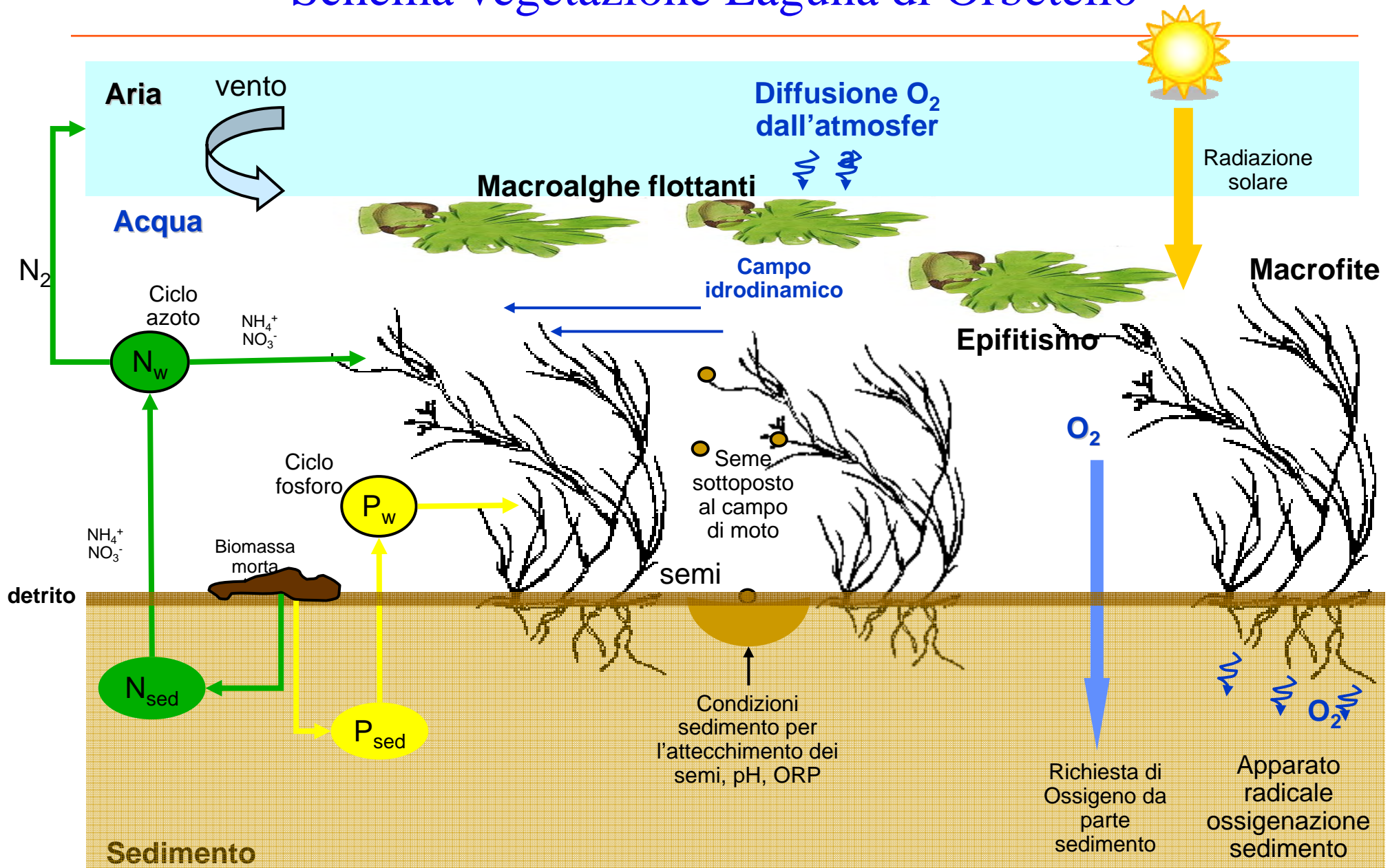


Cell Quota

- ☞ *Sfruttamento differito o “luxury uptake”*: sequestro del nutriente in un pool di riserve e successivo consumo dal pool
- ☞ I processi di prelievo di nutrienti dall'esterno (*uptake*) e di crescita (*growth*) sono separati
- ☞ Non tutto il nutriente sequestrato può essere utilizzato, ma solo quello in eccesso a un valore minimo (di sussistenza)
- ☞ Questo modello spiega il comportamento osservato di crescita *anche in assenza di nutriente esterno*

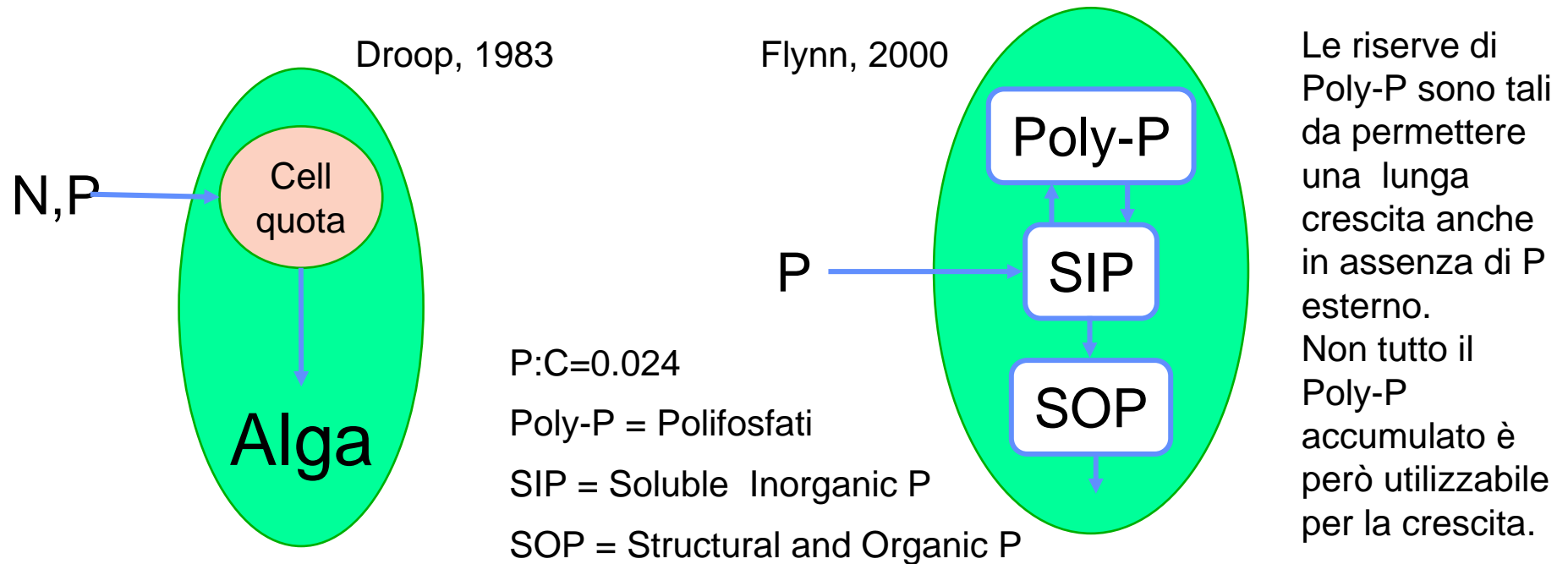


Schema vegetazione Laguna di Orbetello

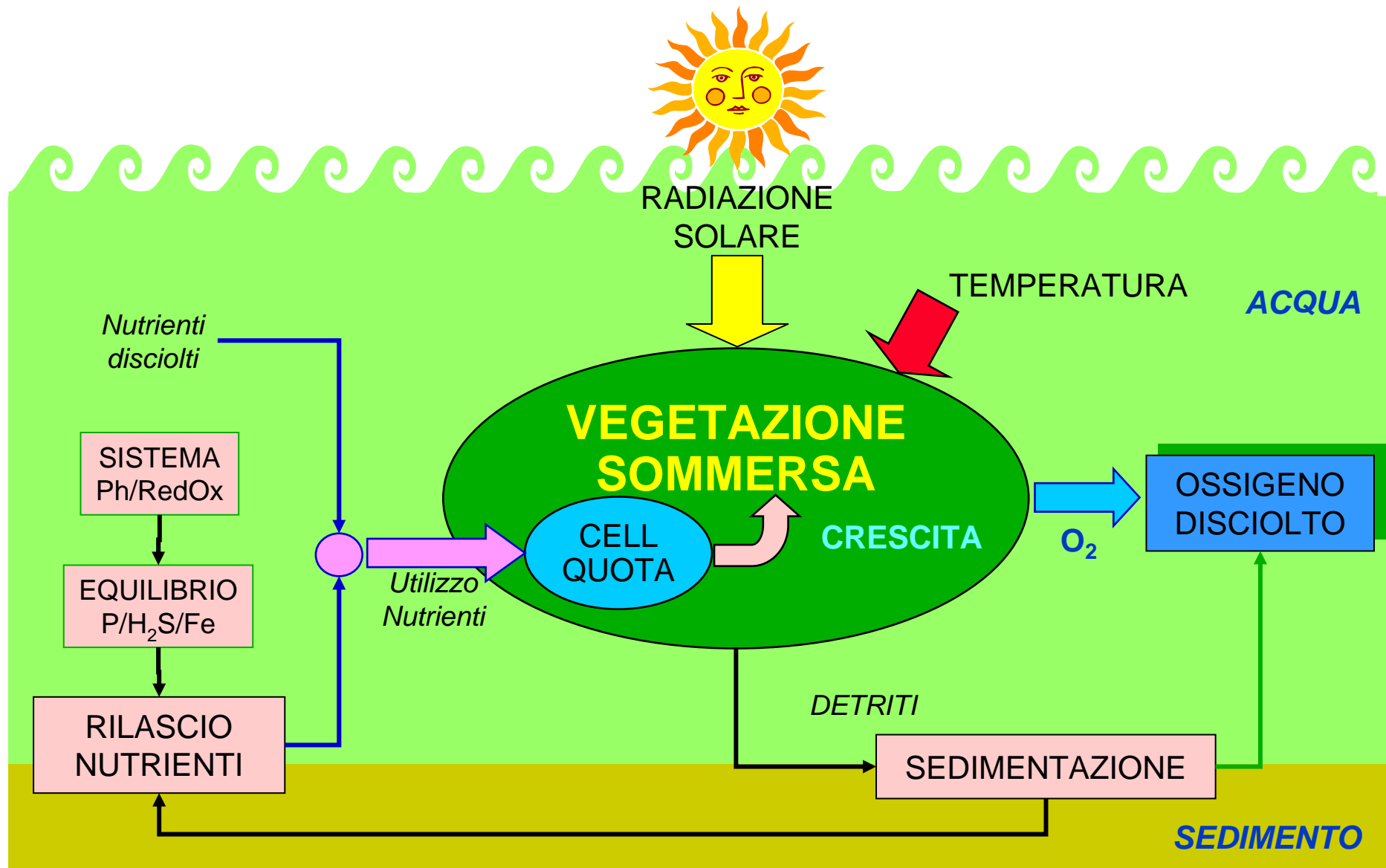


Cell Quota

- La crescita vegetale non dipende *direttamente* dalla quantità di nutriente disponibile nell'acqua
- I nutrienti vengono assorbiti dall'acqua e immagazzinati nella cellula creando una riserva (*Cell Quota*) che non viene subito utilizzata
- Successivamente viene parzialmente utilizzato per la crescita (*crescita sbilanciata*) subendo una serie di conversioni



Il sistema Acqua-Sedimento-Vegetazione



Modello di Cell-Quota

☞ **Uptake di nutriente** dall'ambiente esterno

$$u = \frac{u_m S}{k_s + S} \quad \frac{dS}{dt} = -u + \text{rifornimento}$$

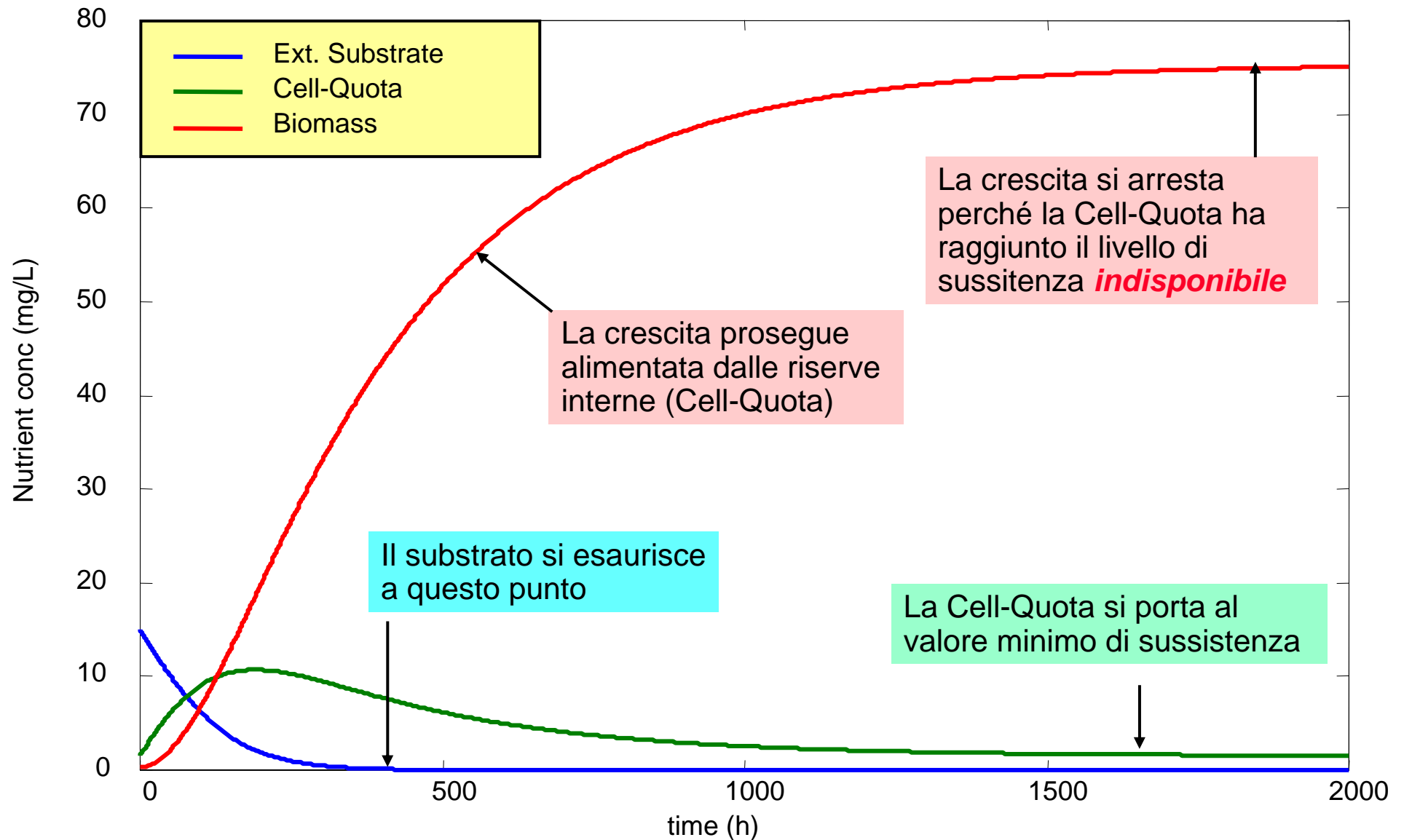
☞ **Formazione della cell-quota:** bilancio fra uptake e consumo per la crescita cellulare

$$\frac{dQ}{dt} = \frac{u_m S}{k_s + S} - \mu_Q \left(1 - \frac{k_q}{Q} \right) Q$$

☞ **Crescita della biomassa**

$$\frac{dX}{dt} = -\frac{1}{Y} \frac{dQ}{dt} = \frac{1}{Y} \mu_Q \left(1 - \frac{k_q}{Q} \right) Q - k_d X$$

Crescita differita mediante la Cell-Quota



Crescita *anche* in assenza di substrato esterno

