

# Limnologia Aquicultura II

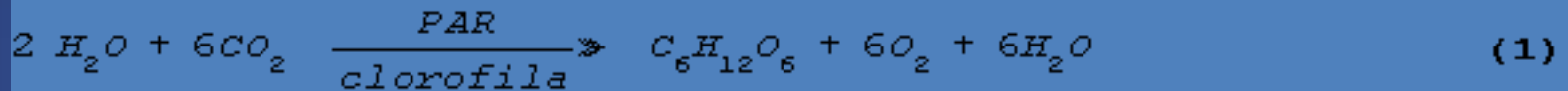


## Aula 3- Produção Primária

Prof. Ricardo Motta Pinto-Coelho  
Departamento de Biologia Geral  
ICB - UFMG



Dois processos são fundamentais para o entendimento do metabolismo geral dos ecossistemas: (a) produção e consumo de matéria orgânica e (b) ciclagem de nutrientes. Enquanto que a produção biológica se relaciona com a magnitude do metabolismo geral do sistema, o estudo da ciclagem dos nutrientes nos informa o modo como ocorrem as trocas de materiais entre as porções biótica e abiótica do sistema. Cerca de 99% de toda a biomassa terrestre é constituída pelas plantas. A fotossíntese é o processo de transformação de energia solar em energia química:



Em Ecologia, é interessante a determinação do ponto de compensação que é definido como o ponto onde a energia produzida pela fotossíntese iguala-se àquela consumida pela respiração:

$$P_b = P_l + R \quad (3)$$



O estudo da produção biológica nos informa a magnitude e a direção do fluxo de energia no ecossistema sendo um reflexo direto da disponibilidade de energia em um dado nível trófico. Como a energia flui direcionalmente para níveis tróficos superiores (não recircula), a mensuração deste fluxo reflete as interações tróficas dentro do ecossistema.

O fluxo de energia nos animais é resultado direto de sua atividade metabólica.



Em termos de produção ecológica, os organismos podem ser classificados da seguinte maneira:

(a) produtores primários e

(b) consumidores.

Os produtores primários ou organismos autotróficos são capazes de obter a energia necessária para a redução do carbono inorgânico a partir da radiação solar, mais especificamente da radiação solar fotossinteticamente ativa (PAR). Nessa categoria, incluem-se todos os tipos de plantas vasculares superiores, os musgos (briófitas) e as samambaias (pteridófitas) e, ainda, as algas macro e microscópicas além de algumas bactérias que possuem pigmentos fotossintetizantes. Existem ainda muitas outras bactérias que são capazes de fixar o  $\text{CO}_2$  com energia obtida a partir da oxidação de substâncias inorgânicas reduzidas tais como a amônia ( $\text{NH}_3$ ), metano ( $\text{CH}_4$ ), gás sulfídrico ( $\text{H}_2\text{S}$ ), as chamadas bactérias quimiolitotróficas.



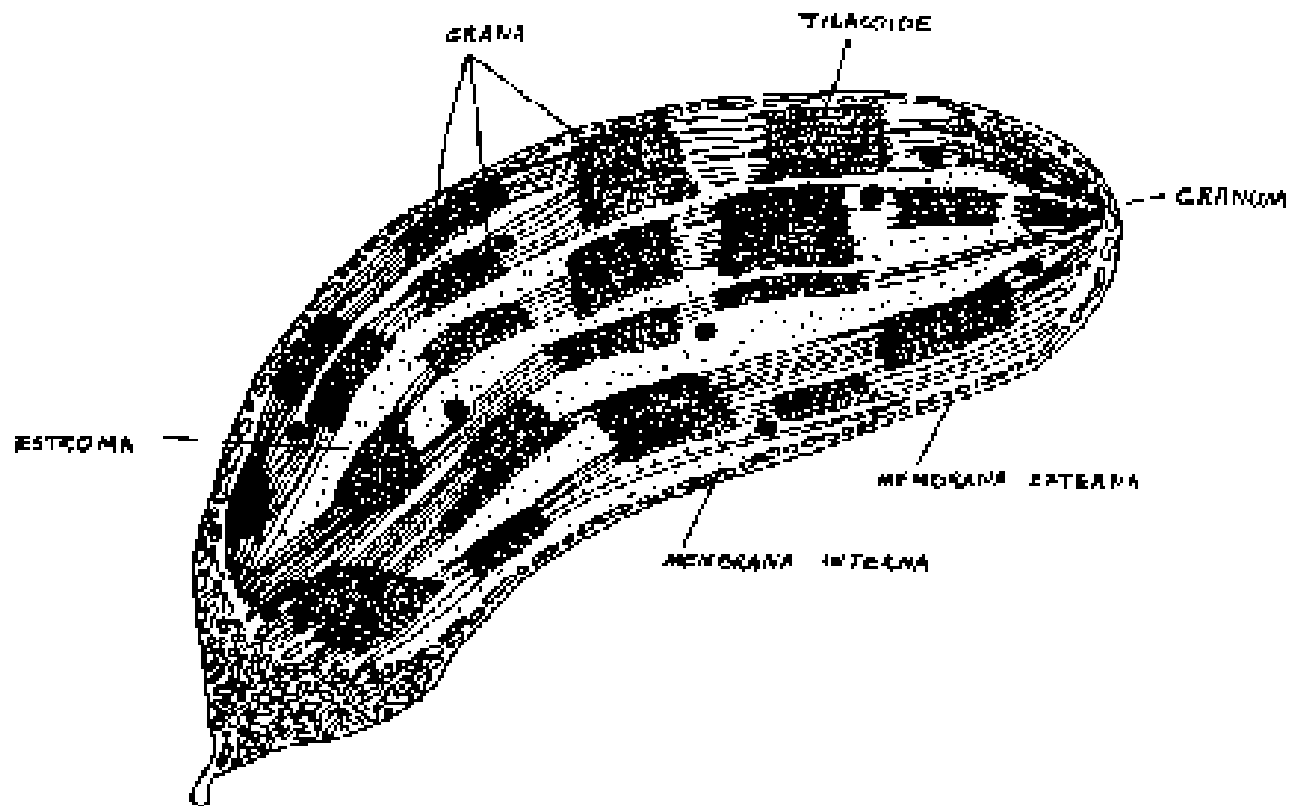


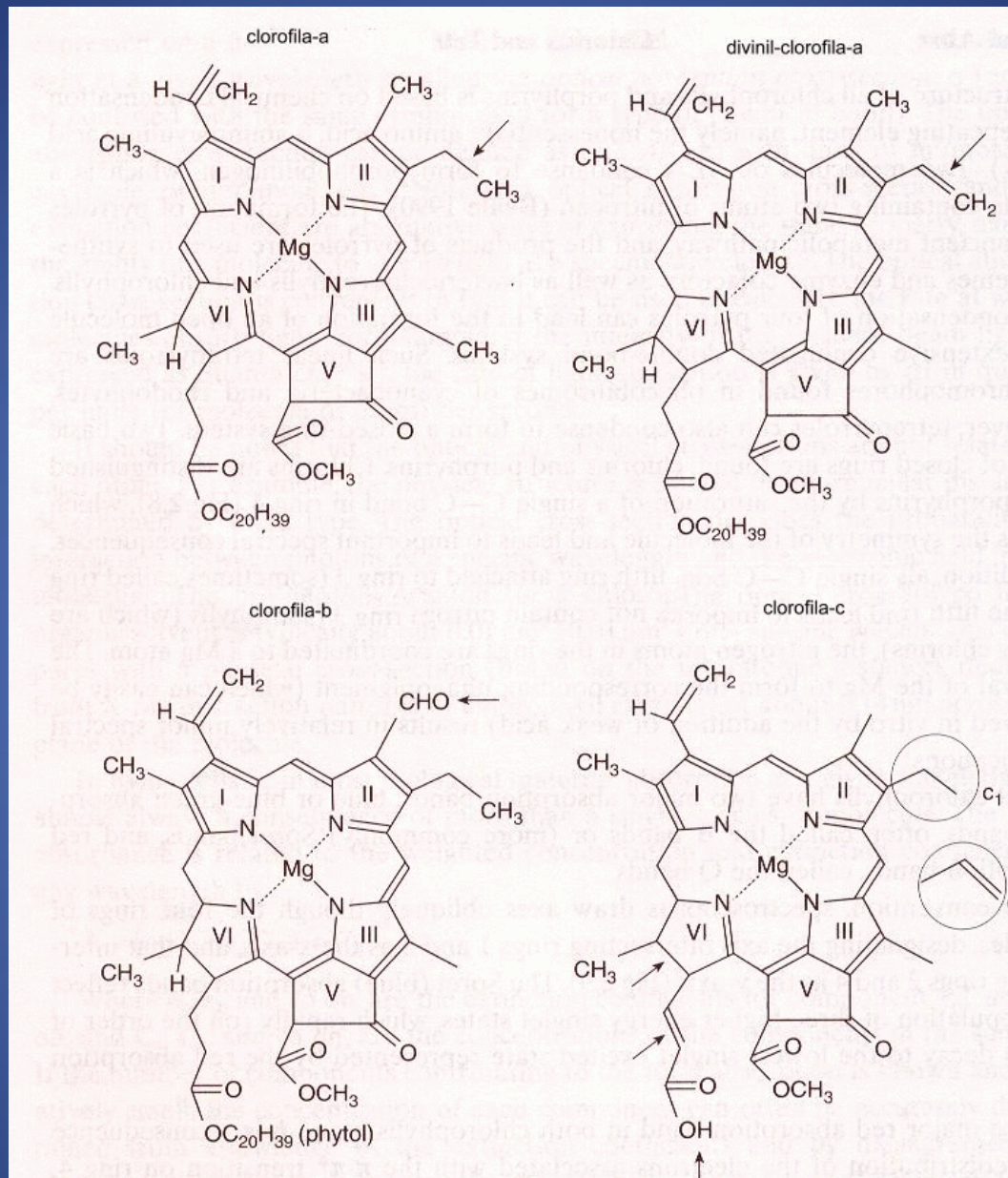
Figure 2 Microestrutura de um cloroplasto de planta superior

**Table I**

Tab 1 Máximos de absorção, ocorrência das clorofilas e alguns pigmentos acessórios (segundo Ferri, 1985).

pigmento	picos de absorção (nm)	ocorrência
clorofila-a	420, 660	plantas superiores algas
clorofila-b	435, 643	idem
clorofila-c	445, 643	diatomáceas, algas pardas
clorofila-d	450, 690	algas vermelhas
beta-caroteno	425, 450, 480	plantas superiores, algas
alfa-caroteno	420, 440, 470	idem
fucoxantol	425, 450, 475	diatomáceas, algas pardas
ficoeritrina	490, 546, 576	algas vermelhas e





Absorbancia

Espectro absorção clorofilas

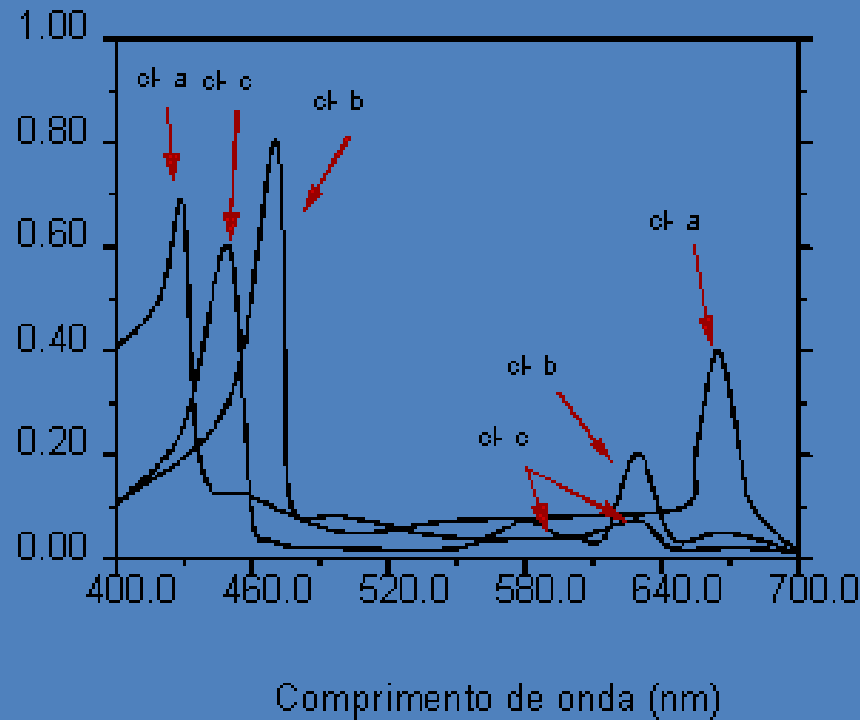


Figure 1 Espectros de absorção das clorofilas a e b.



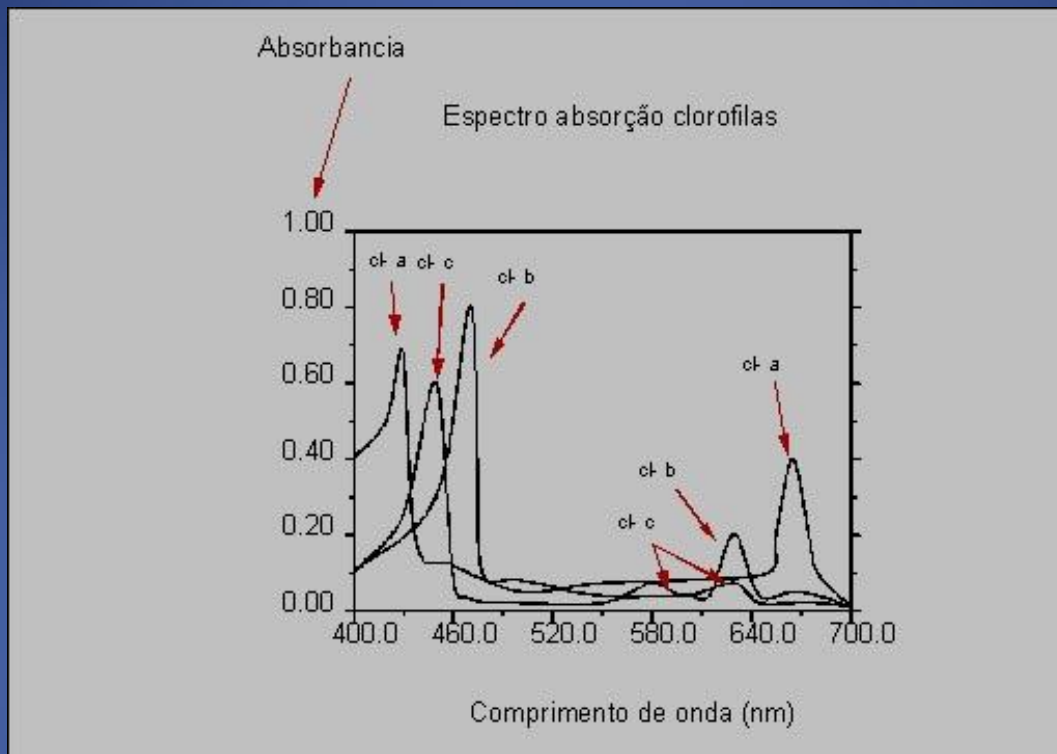


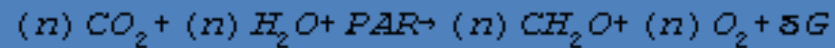
Figure 1 Espectros de absorção das clorofilas a e b.

$$\Phi = \frac{\text{moles assimilados de carbono}}{\text{moles PAR absorvidos}}$$

## Bioquímica da fotossíntese

O objetivo da fotossíntese é a redução do carbono encontrado no  $\text{CO}_2$ . A reação geral da fotossíntese pode ser descrita da seguinte maneira:

onde:

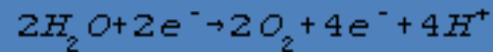


delta G: energia ganha no processo.

PAR: photosynthetic active radiation ou radiação ativa em termos de fotossíntese.

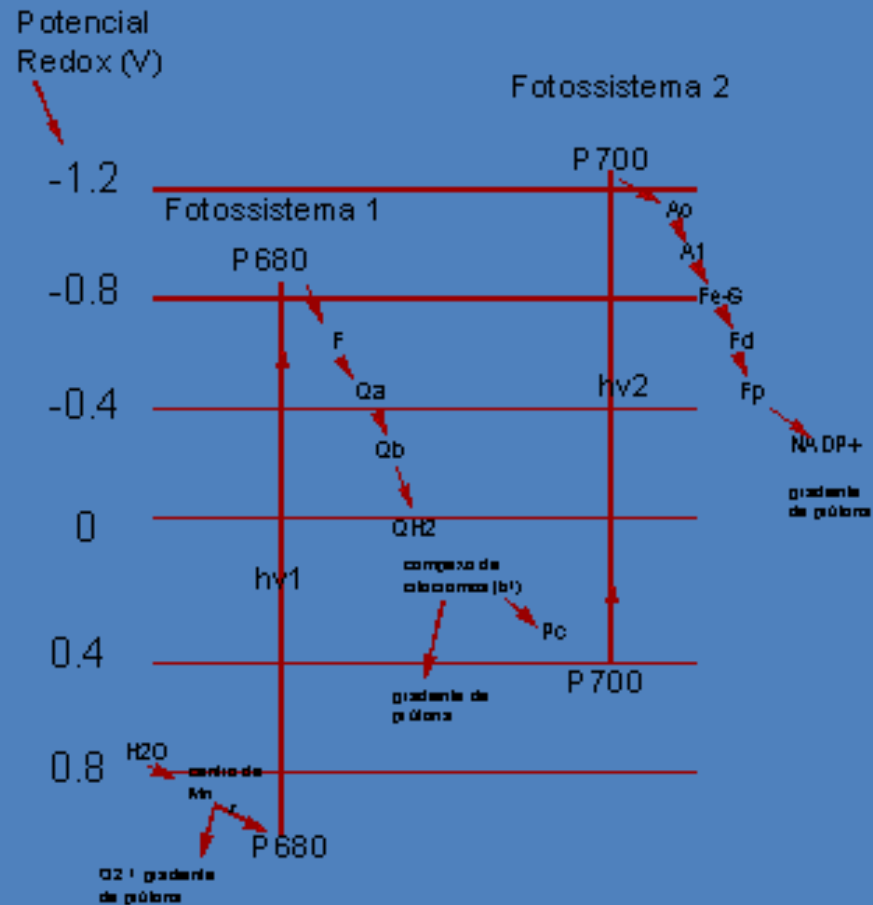
## Fase clara (hidrólise da água ou reação de Hill)

Nesta fase a energia luminosa absorvida pelos pigmentos é transferida para outros compostos através de um complexo sistema de transporte de elétrons, onde o doador de elétrons torna-se oxidado e o receptor reduzido. Tudo começa quando a energia transferida dos pigmentos à cadeia de transporte de elétrons chega até a uma molécula de água, causando a sua hidrólise:



A hidrólise da água confere o poder redutor ao processo da fotossíntese. Nesta reação, há produção de oxigênio molecular livre e 4 elétrons são transferidos para o NADP, formando assim NADPH<sup>+</sup>. O receptor final destes prótons (agente oxidante principal da fotossíntese) será, como veremos a seguir, o CO<sub>2</sub>.

Nas folhas das plantas existem dois tipos de sistemas de pigmentos conhecidos como o sistema I e II. Ambos contêm clorofila e diferentes proporções de pigmentos carotenóides. A energia luminosa penetra inicialmente excitando elétrons a partir de uma molécula reativa, P680 e a água é fragmentada em prótons, elétrons e oxigênio. A medida que os elétrons são removidos passam para níveis mais altos de energia, sendo transferidos para um acceptor primário, o citocromo.

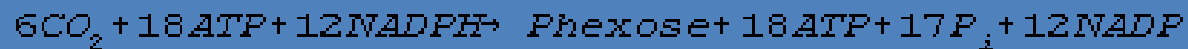


**Figure 3** Transporte eletrônico acoplado com as reações fotoquímicas e a hidrólise da água (reação de Hill)

Os elétrons são transferidos ao outro fotossistema, num processo descendente em escala energética, onde ocorre a formação de ATP a partir do ADP. Este processo é conhecido como fosforilação. A energia luminosa transfere os elétrons a um acceptor P700 que por sua vez os transfere para moléculas acceptoras situadas em níveis menores de energia. A plastoquinona reduzida (PC), formada pelo fotossistema II, entrega elétrons para o fotossistema I, que gera ferredoxina (Fd) reduzida. Qa e Qb são proteínas ligadas à plastoquinona. Ao e A1 são os acceptores de elétrons do P700 e Fp é uma flavoproteína (ferredoxina NADP redutase). Esse redutor poderoso transfere seus elétrons para o  $\text{NADP}^+$  para formar NADPH. Um gradiente de prótons através da membrana tilacóide é formado quando os elétrons fluem pelo complexo de citocromos (bf). A hidrólise da água e a redução do  $\text{NADP}^+$ , em lados opostos da membrana tilacóide, também contribuem para a formação de um gradiente de prótons. O ganho energético nestas duas etapas da fotossíntese é representado por duas moléculas de ATP e pelo NADPH que é o poder redutor a ser utilizado na redução do  $\text{CO}_2$ .

## Fase escura (carboxilização ou ciclo das pentoses)

O mecanismo de fixação do carbono foi descoberto por Calvin e seus colaboradores (Raven et al. 1978). Nesta fase não é necessária a presença de luz e por isto ela é também chamada de fase escura da fotossíntese. No ciclo de Calvin, uma molécula de CO<sub>2</sub> é incorporada a uma pentose com dois átomos de fósforo (açúcar de 5 átomos de carbono), a ribulose 1,5 difosfato, ou simplesmente RuDP. Uma enzima é fundamental neste processo, a RuDP carboxilase. Esta pentose se fragmenta ao ligar-se com o CO<sub>2</sub> formando duas moléculas de 3-fosfoglicerato, ou simplesmente PGA (3 átomos de carbono). Por isto esta via é também conhecida como a via C3. A reação geral deste processo pode ser descrita da seguinte maneira:

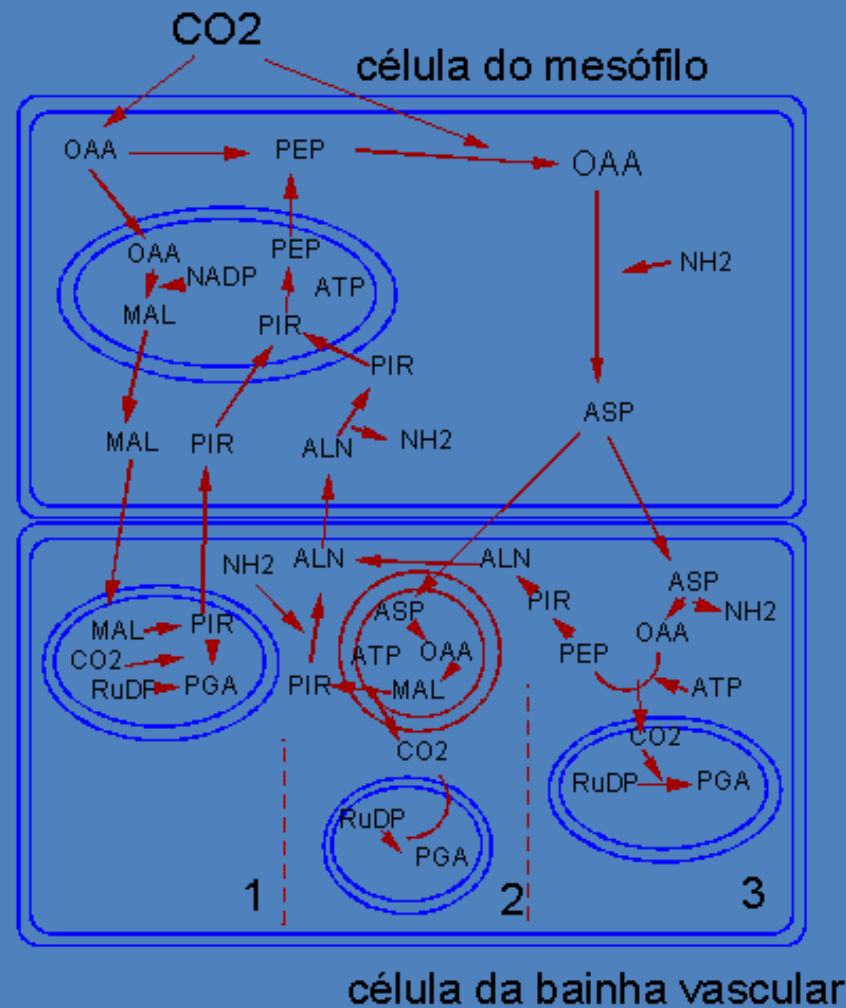


A fim de que se produza uma molécula de hexose (6 átomos de carbono) são necessários 6 moléculas de CO<sub>2</sub>



M.D. Hatch e C.R. Slack (Hatch, 1976) descobriram que existe uma outra via pela qual o gás carbônico pode ser incorporado. Neste mecanismo, que foi denominado via C4, o ácido oxalacético, de quatro átomos de carbono, forma-se quando o CO<sub>2</sub> reage com o fosfofenolpiruvato (PEP) que possui três átomos de carbono. Esta reação é medida por uma enzima, a PEP carboxilase. Um dos parâmetros mais importantes na diferenciação das plantas C3 e C4 refere-se à capacidade dos tecidos das plantas C4 de concentrarem CO<sub>2</sub> atmosférico nos sítios de produção de carboidratos, ou seja, nas células da bainha vascular. Nas plantas C4 as nervuras são circundadas por grandes células da bainha do feixe, que contém cloroplastos com numerosos grãos de amilo e grana pouco desenvolvidos. A PEP carboxilase das plantas C4 mostra uma grande afinidade pelo CO<sub>2</sub>. Assim, devido as suas peculiaridades histológicas e bioquímicas, estas plantas são capazes de utilizar o CO<sub>2</sub> atmosférico em concentrações muito mais baixas do que as plantas C3.

De um modo geral as plantas C4 apresentam elevada resistência estomática ao fluxo atmosfera-planta para o CO<sub>2</sub> e o vapor de água. Entretanto, devido à elevada afinidade da PEP-carboxilase pelo CO<sub>2</sub>, as células têm a capacidade de fixar o CO<sub>2</sub> com alta eficiência e, ao mesmo tempo, com pequena perda de água via transpiração. Assim, as plantas C4 apresentam maiores eficiências na utilização da água por unidade de carbono fixado e por isto mesmo são muito bem adaptadas aos climas mais quentes.



1,2 e 3: esquemas possíveis para a redução do CO<sub>2</sub>

**Figure 4** Fluxos de ácidos e aminoácidos que ocorrem entre a célula do mesófilo e a bainha vascular de uma folha de planta C<sub>4</sub>. Nesta última célula ocorre o ciclo de Calvin.

Planta	Local	Irradiação (j.cm <sup>-2</sup> .dia <sup>-1</sup> )	Produção (g.m <sup>-2</sup> .dia <sup>-1</sup> )	conversão (%)
<b>Metabolismo C3</b>				
1 <i>Solanum tuberosa</i> (batata)	Holanda	1670	23	5.4
2 <i>Solanum tuberosa</i> (batata)	EUA	2850	37	5.1
3 <i>Oryza sativa</i> (arroz)	Austrália	2720	23	3.0
5 <i>Gossypium hirsutum</i> (algod.)	EUA	2300	27	4.6
<b>Metabolismo C4</b>				
1 <i>Zea mays</i> (milho)	Inglaterra	1250	24	7.6
2 <i>Zea mays</i> (milho)	EUA	3079	52	6.4
3 <i>Pennisetum purpureum</i> (forrag.)	El Salvador	1674	39	9.3
4 <i>Saccharinum</i> sp. (cana de açúcar)	Hawaií	1678	37	8.4



## Fatores limitantes da produção primária

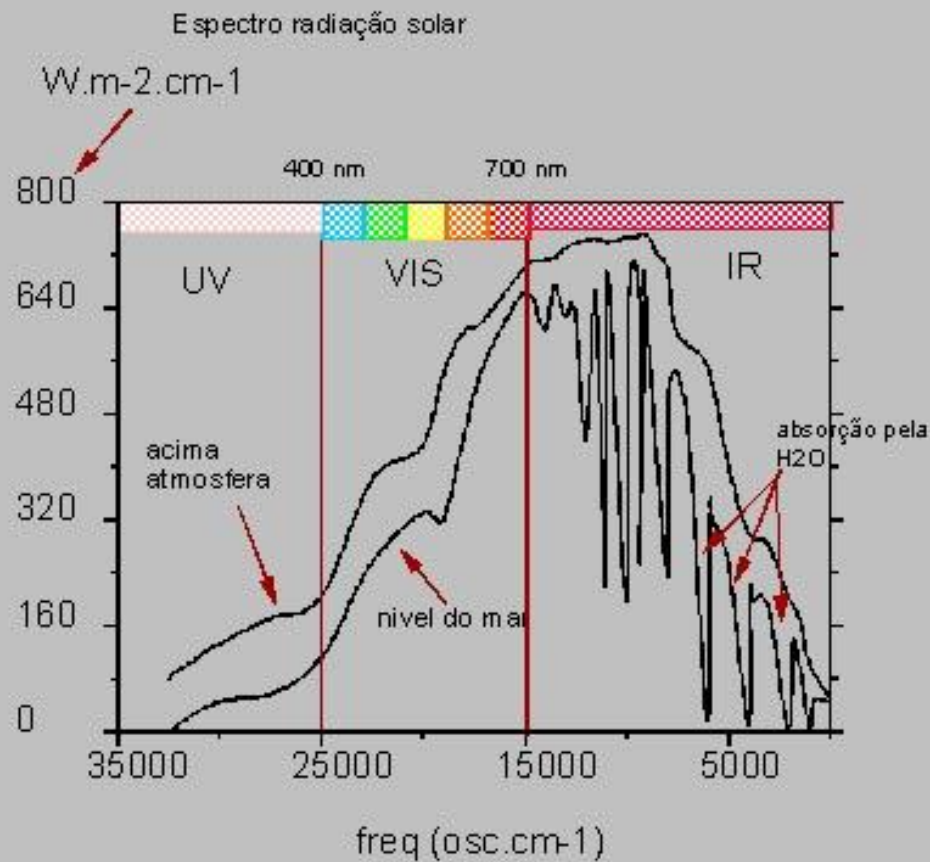
Em termos fisiológicos, apenas três tipos de fatores limitam a produção primária:

- luz;
- nutrientes;
- temperatura.

Obviamente existem outros fatores ecológicos que afetam os valores da produção primária. Estes fatores, contudo, não afetam diretamente a fisiologia da fotossíntese e, muitas vezes, causam confusões ao ecólogo. Muitos fatores biológicos tais como a taxa de herbivoria ( grazing ), o parasitismo ou a competição alteram apenas as taxas de perdas de uma população de plantas sem necessariamente afetarem a sua performance fisiológica. Eles podem ter ainda efeitos indiretos tais como a reciclagem de nutrientes pelo zooplâncton, o sombreamento ou ainda a competição por recursos.

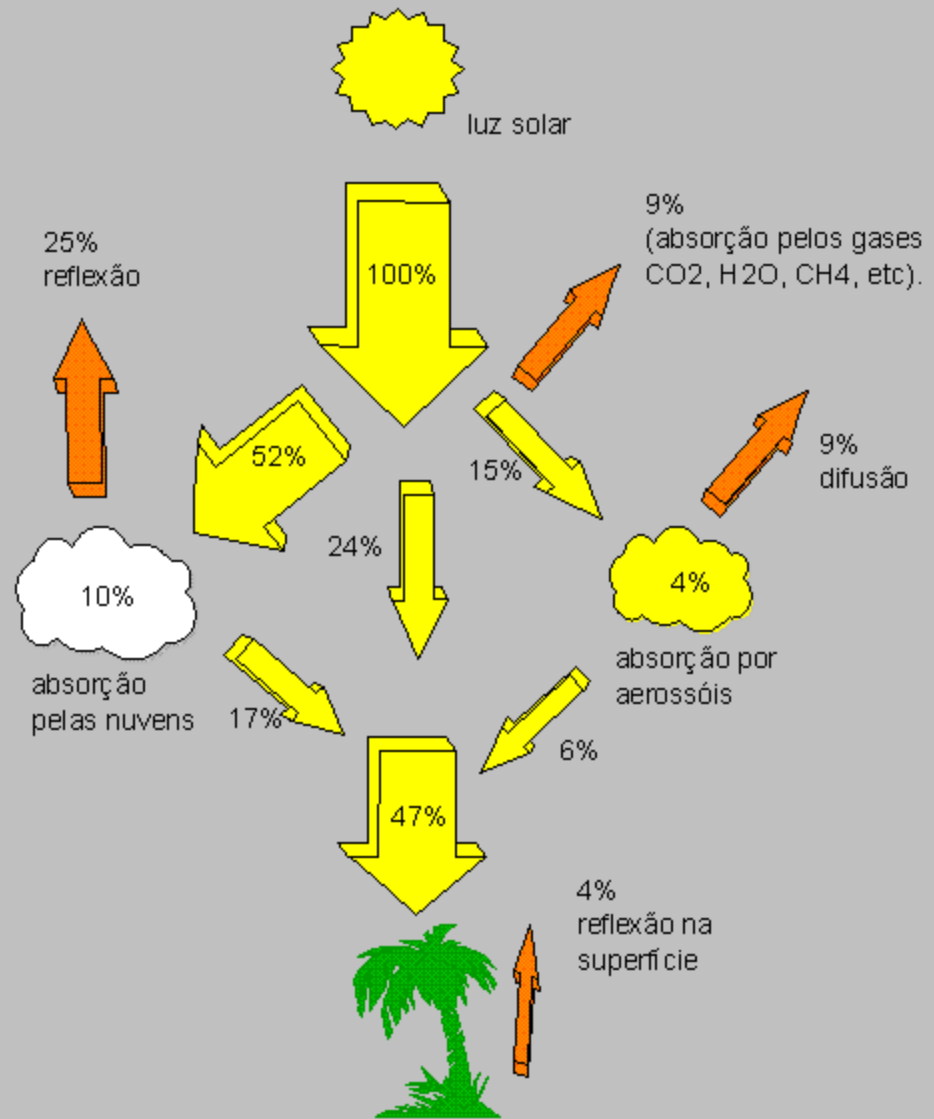
# Fator Limitante - 1

## Radiação

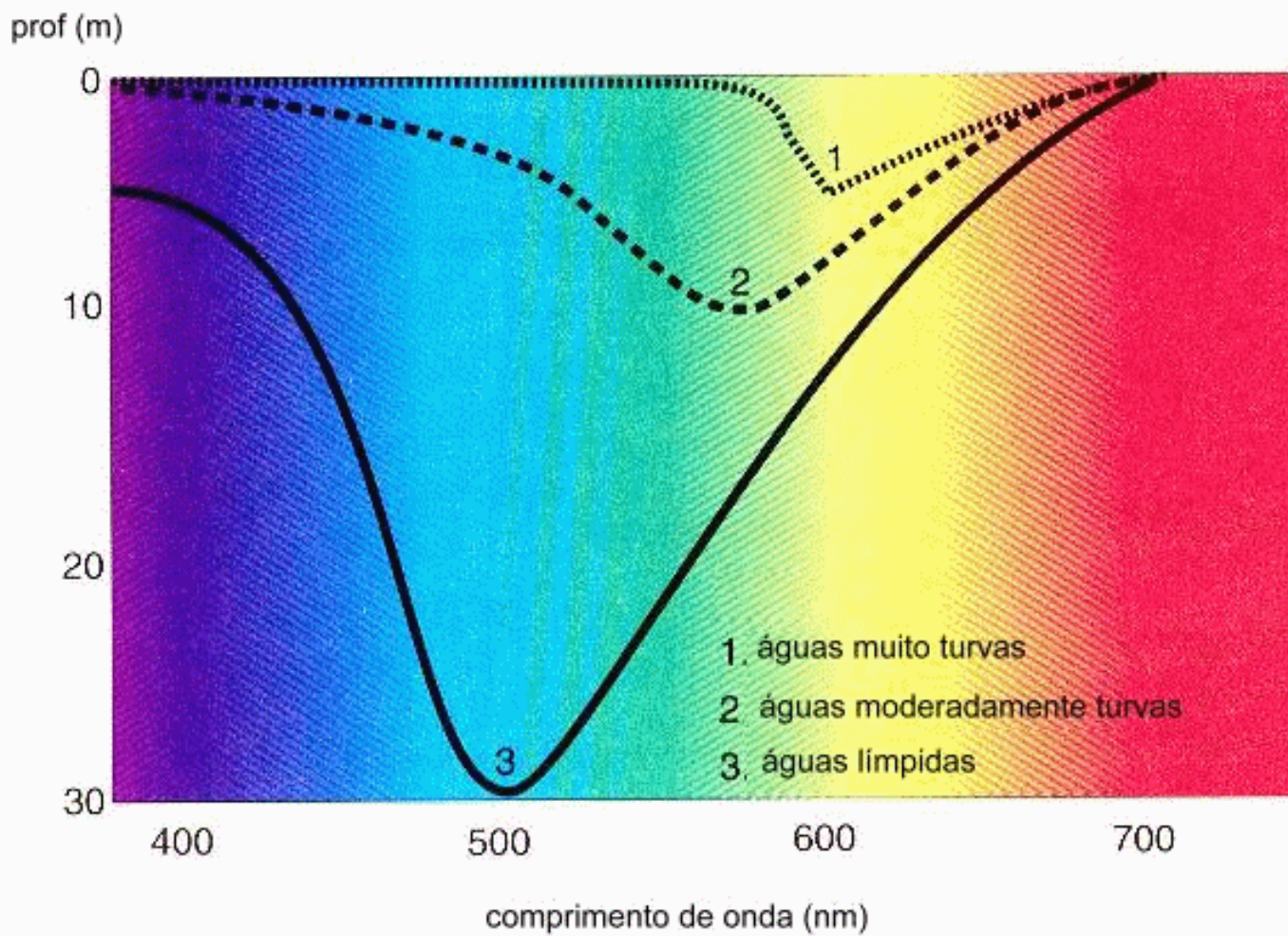


**Figure 1** Espectro da radiação solar ao chegar no topo da atmosfera terrestre e ao nível do mar.

As diferentes rotas da radiação solar ao atravessar a atmosfera terrestre.







## Fotossíntese

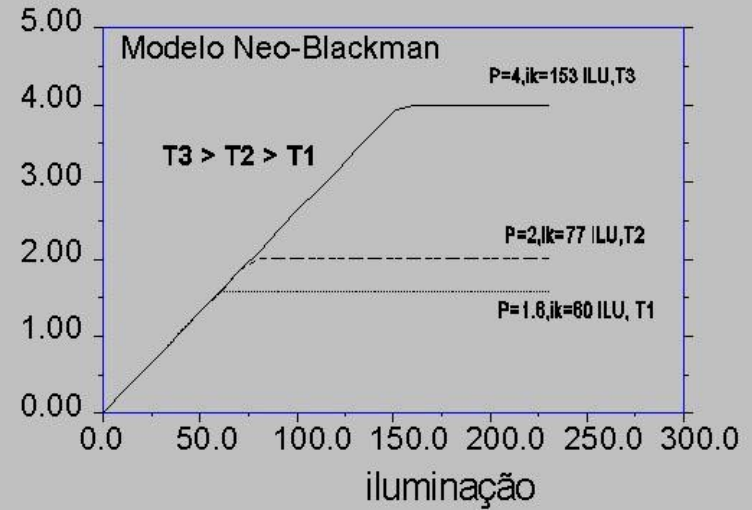


Figure 4 Modelo de Neo-Blackman. Dependência da fotossíntese em relação à radiação e temperatura.

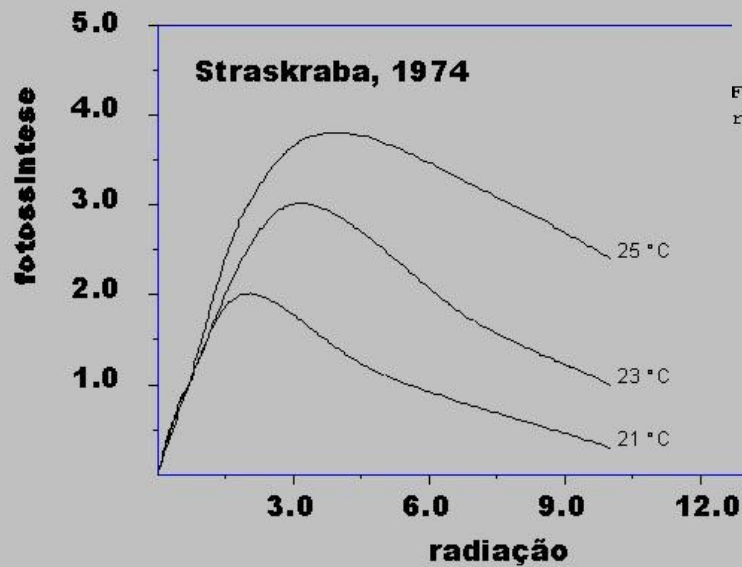


Figure 5 Modelo não-linear para os efeitos combinados da radiação e temperatura sobre as taxas de fotossíntese.

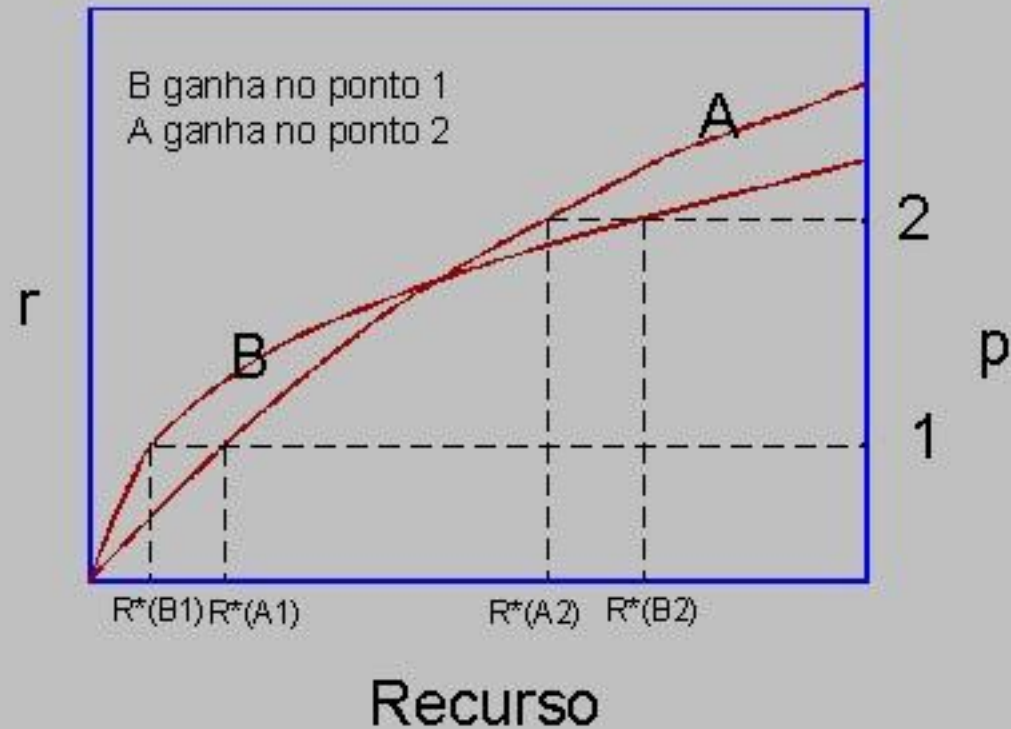
# Fator Limitante - 2

- Nutrientes

H 1																	He 2
Li 3	Be 4											B 5	C 6	N 7	O 8	F 9	Ne 10
Na 11	Mg 12											Al 13	Si 14	P 15	S 16	Cl 17	Ar 18
K 19	Ca 20	Sc 21	Ti 22	V 23	Cr 24	Mn 25	Fe 26	Co 27	Ni 28	Cu 29	Zn 30	Ga 31	Ge 32	As 33	Se 34	Br 35	Kr 36
Rb 37	Sr 38	Y 39	Zr 40	Nb 41	Mo 42	Tc 43	Ru 44	Rh 45	Pd 46	Ag 47	Cd 48	In 49	Sn 50	Sb 51	Te 52	I 53	Xe 54
Cs 55	Ba 56	La 57	Hf 72	Ta 73	W 74	Re 75	Os 76	Ir 77	Pt 78	Au 79	Hg 80	Tl 81	Pb 82	Bi 83	Po 84	At 85	Rn 86
Fr 87	Ra 88																
Lantanídeos	Ce 58	Pr 59	Nd 60	Pm 61	Sm 62	Eu 63	Gd 64	Tb 65	Dy 66	Ho 67	Er 68	Tm 69	Yb 70	Lu 71			
Actinídeos	Th 90	Pa 91	U 92	Np 93	Pu 94	Am 95	Cm 96	Bk 97	Cf 98	Es 99	Fm 100	Md 101	No 102	Lr 103			

- Elemento essencial a todos os organismos
- Elemento essencial aos animais
- Elemento essencial a alguns organismos
- Elemento potencialmente tóxico na biosfera

r: taxa de crescimento  
p: taxa de perda (grazing)



**Figure 4** Interações competitivas segundo o modelo de Tilman (1982). Isóclinas de crescimento nulo e a noção de  $R^*$ .



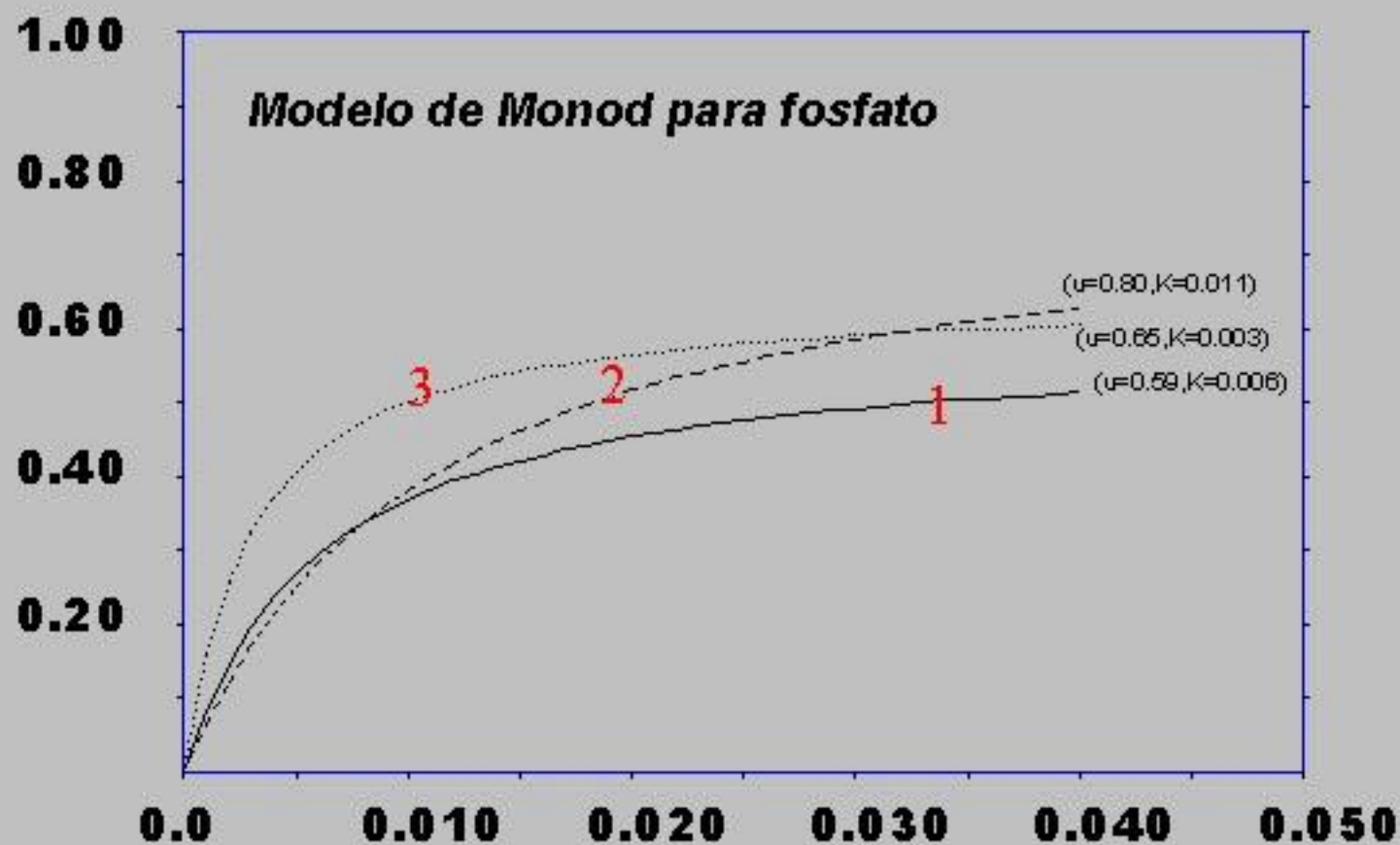
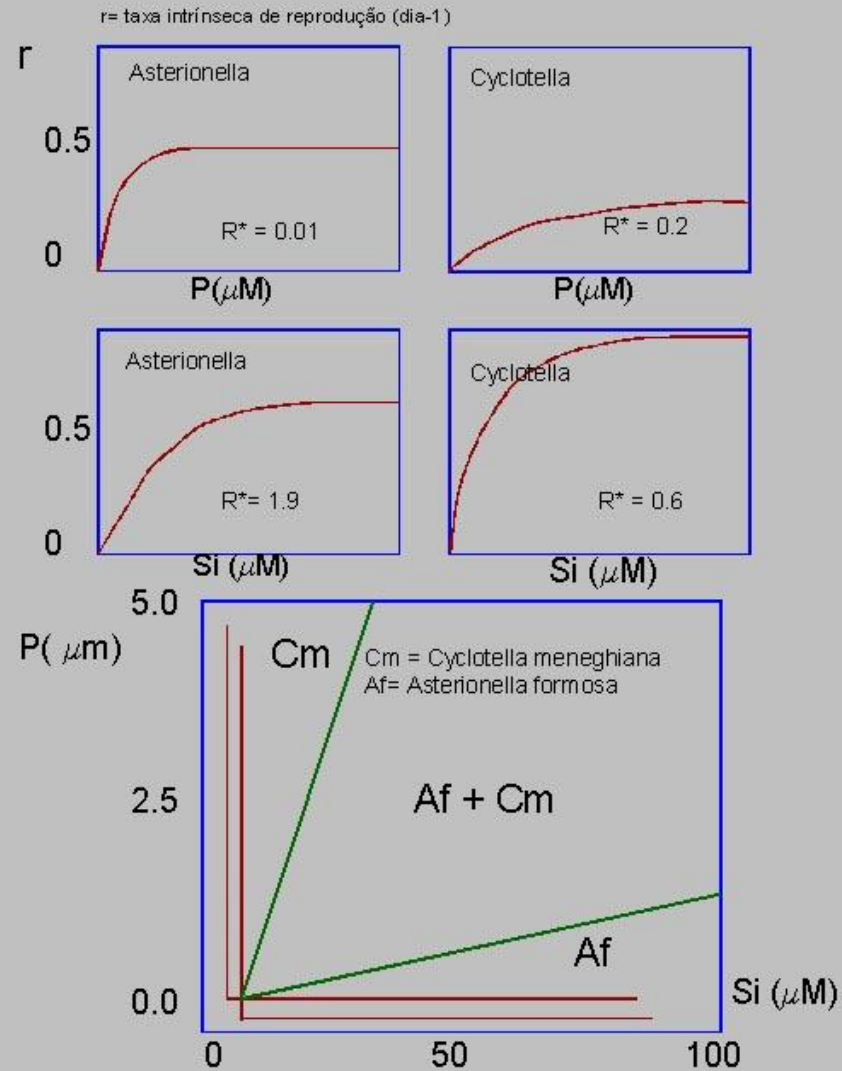


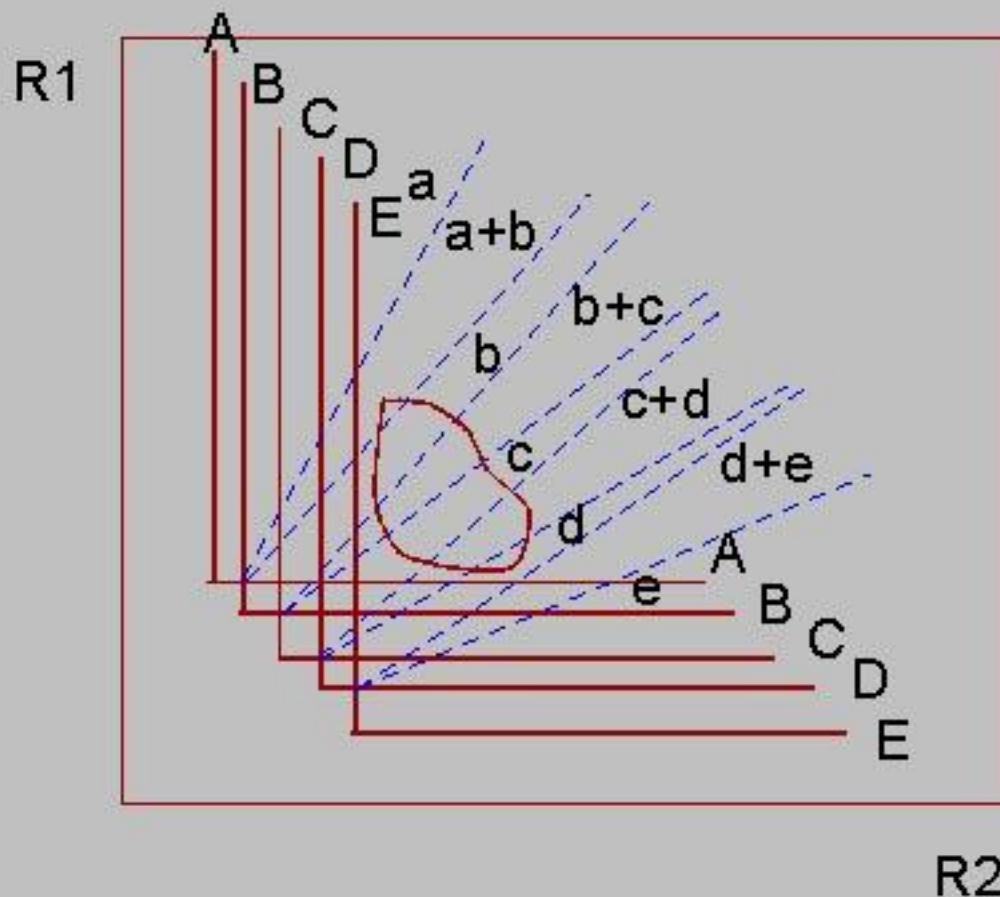
Figure 3 Modelo de Monod para o crescimento de três algas fitoplanctônicas segundo a sua capacidade em absorver fosfato

As relações competitivas  
Entre as algas diatomáceas  
*Asterionella* e *Cyclotella*  
podem ser descritas  
em função da  
disponibilidade  
de sílica e fósforo.



**Figure 6** Modelo de competição de Tilman aplicado à duas algas diatomáceas em relação a dois nutrientes: fósforo e sílica. Modificado de Lampert e Sommer (1993).



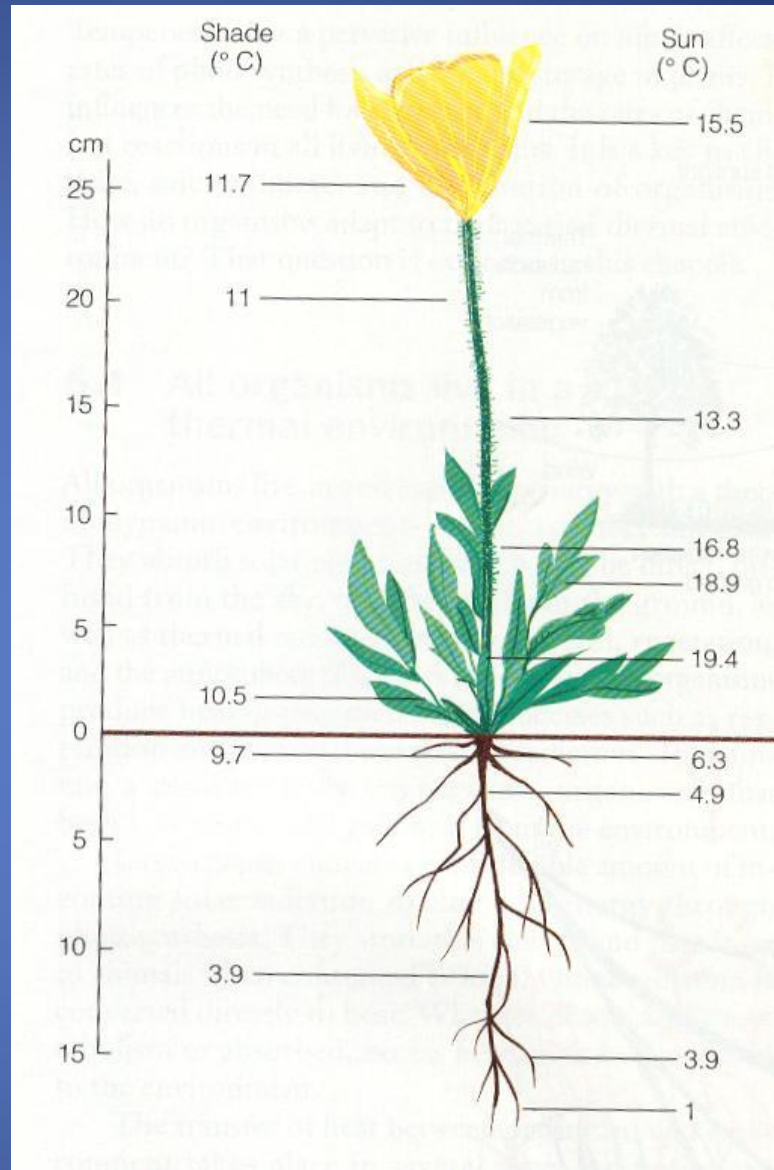


**Figure 5** Resultados das interações competitivas entre cinco espécies e dois recursos segundo o modelo de Tilman. A área assinalada prevê a coexistência de quatro delas. Modific. de Begon et al. (1986).

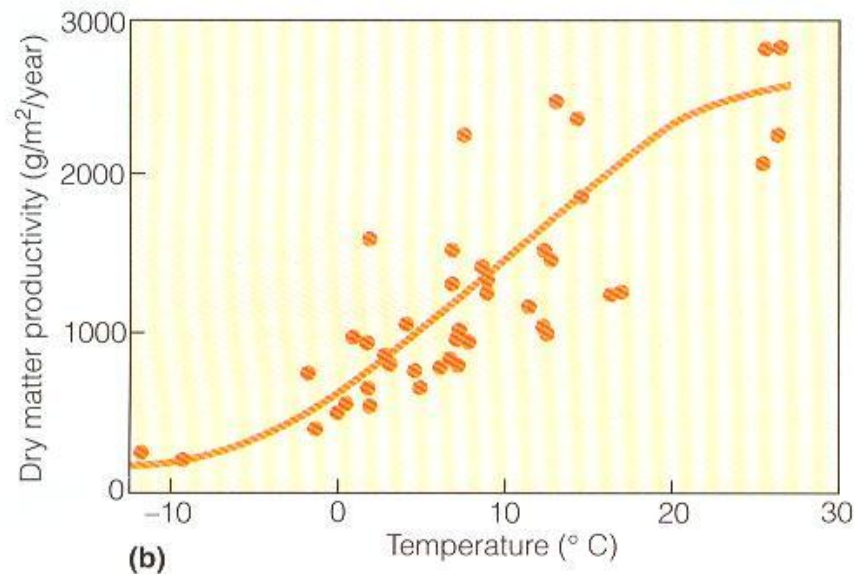
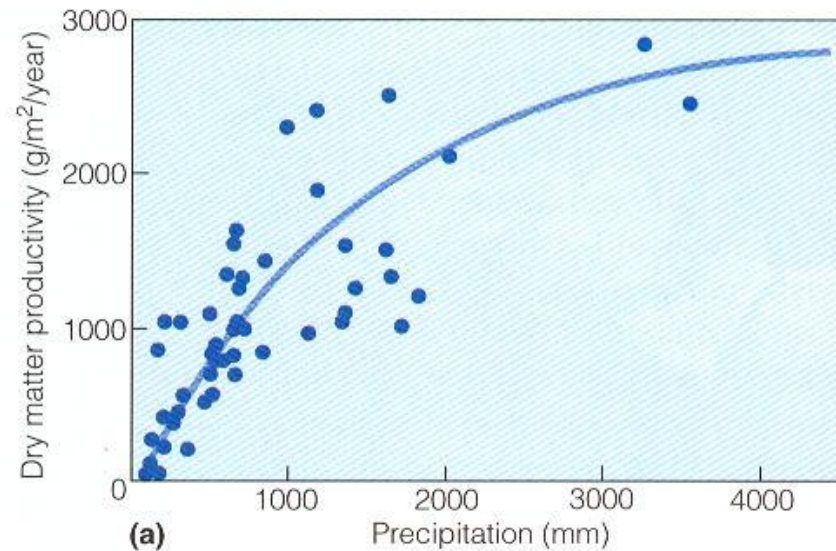
# Fator Limitante - 3

- Temperatura

A temperatura exibe uma elevada variabilidade mesmo em escalas ao nível do microhabitat...

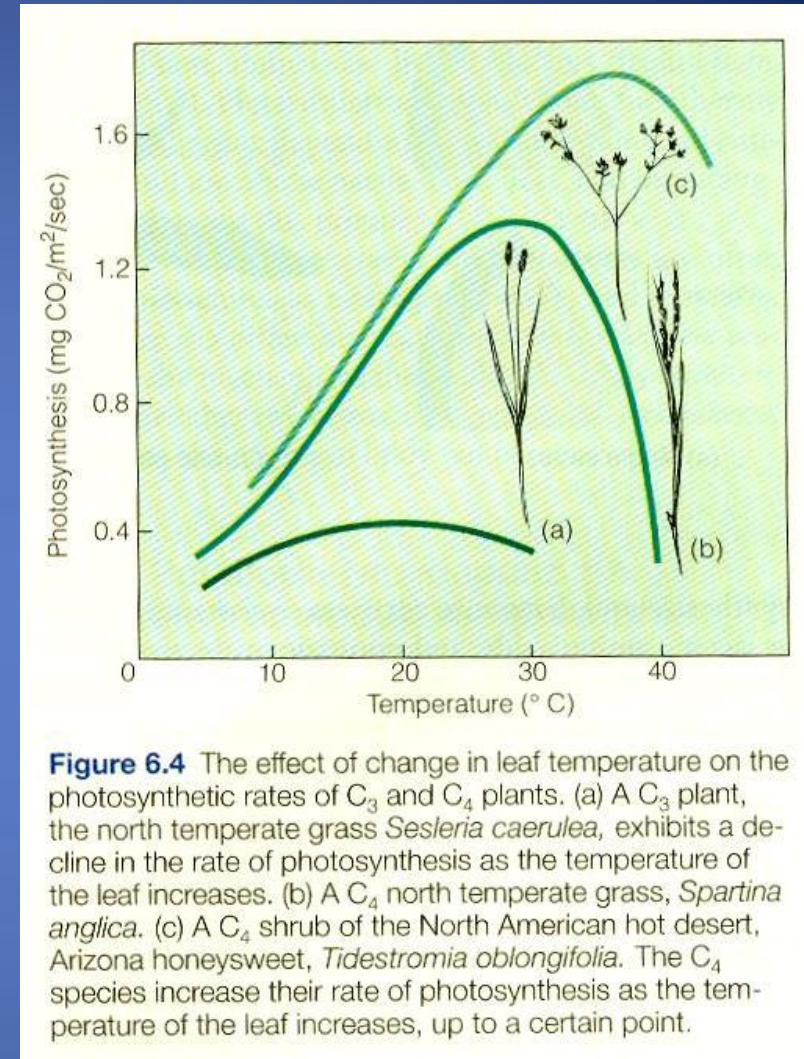
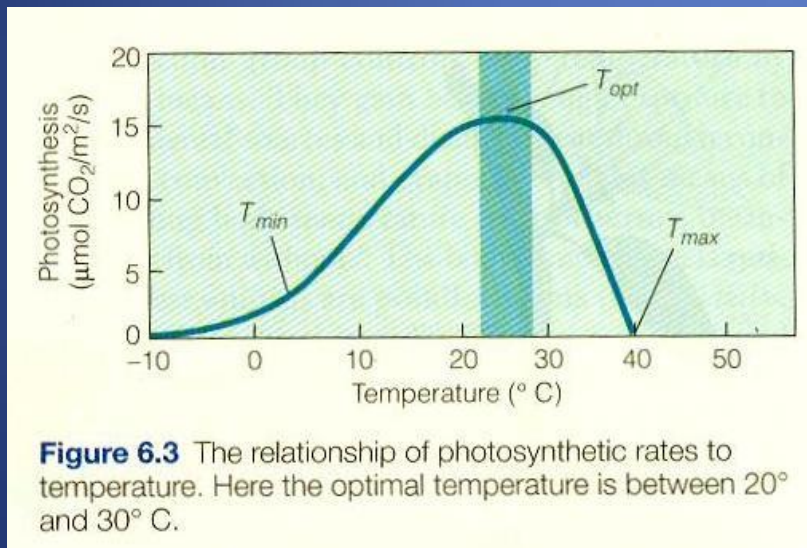


As respostas da produção primária aos fatores limitantes São, em geral, não-lineares.





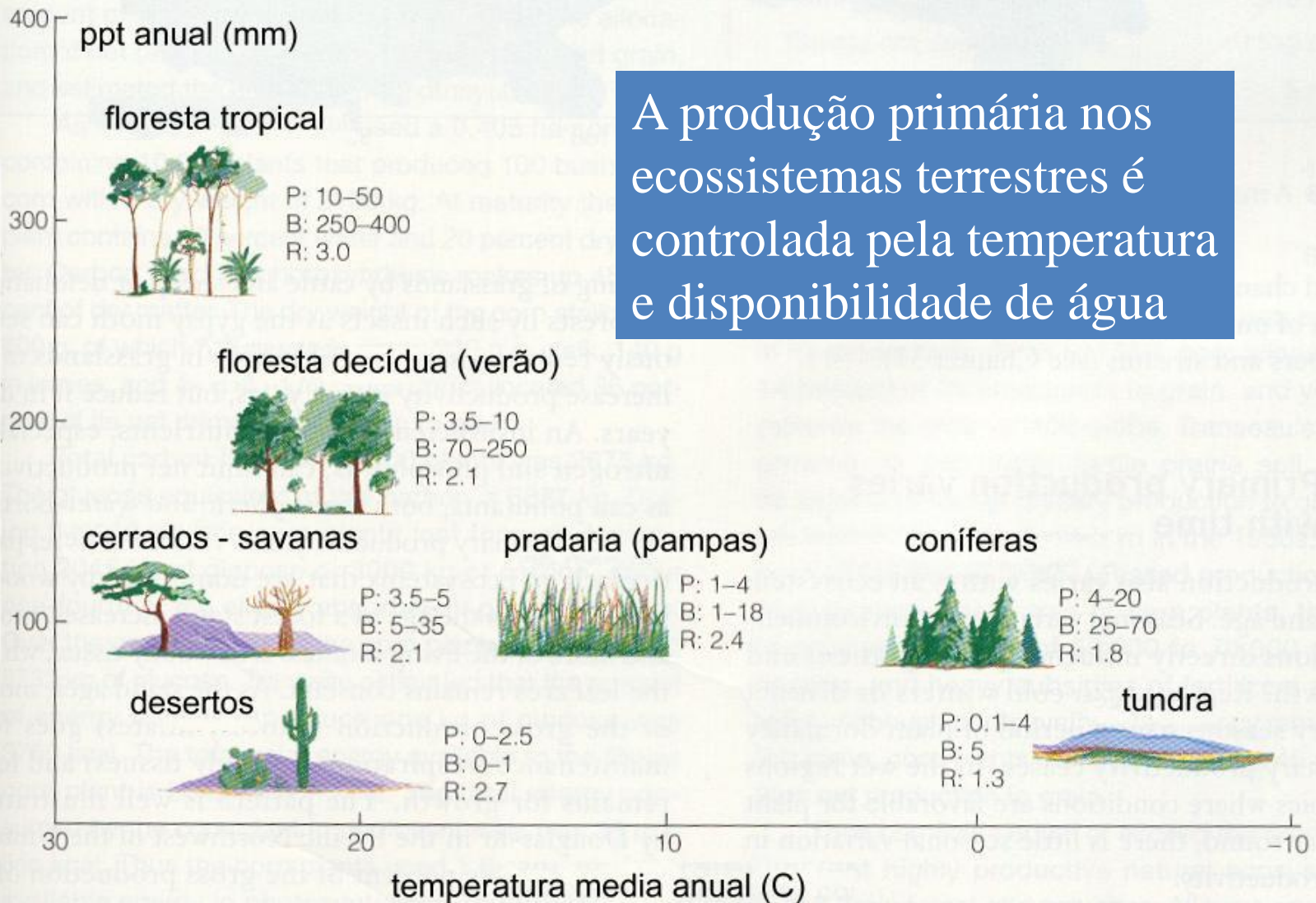
A resposta da fotossíntese à temperatura exibe uma relação não-linear onde a taxa atinge um valor máximo (ótimo) em uma pequena faixa de variação da temperatura.



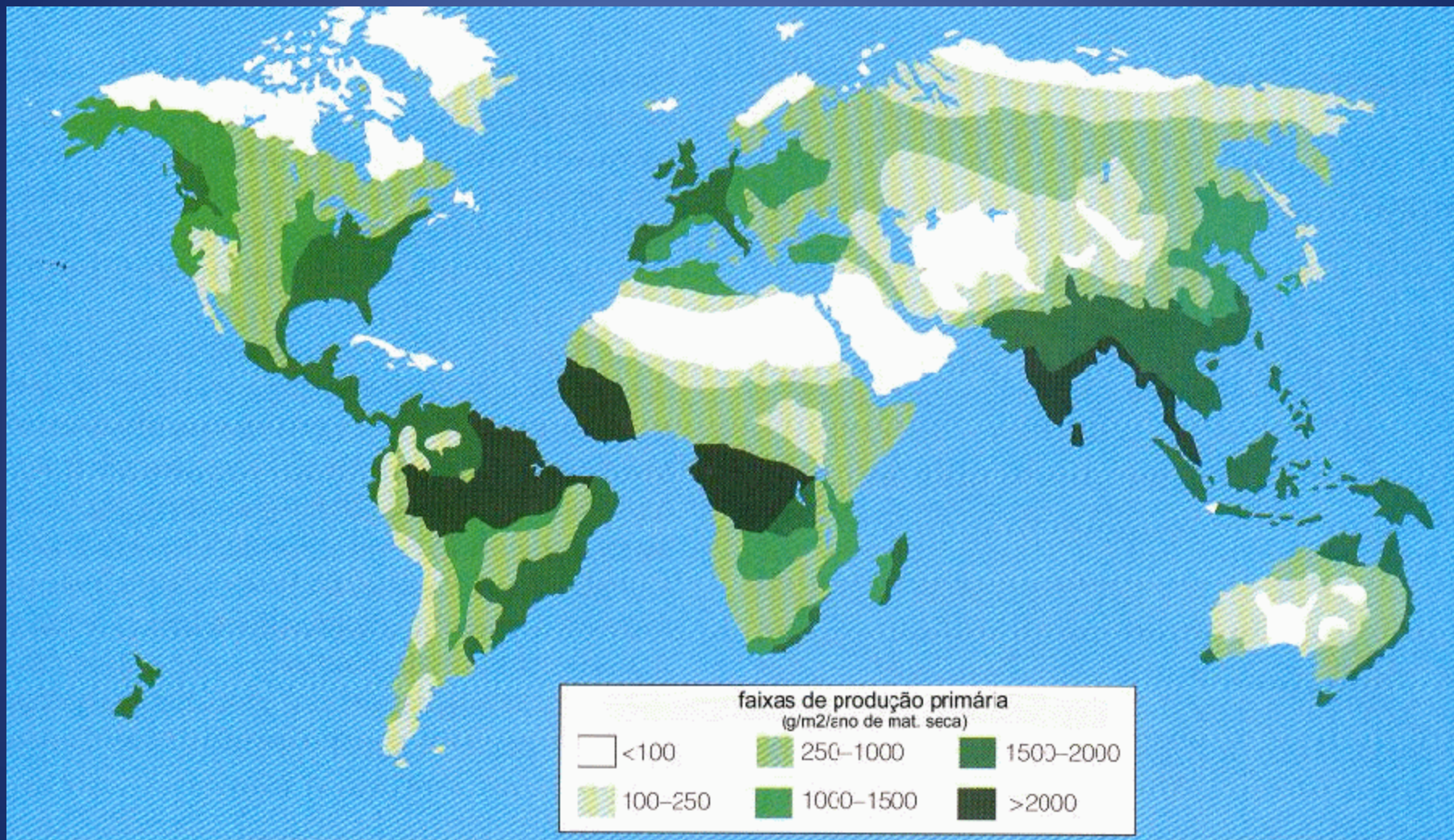
# Produção Primária na Biosfera

## Padrões Globais

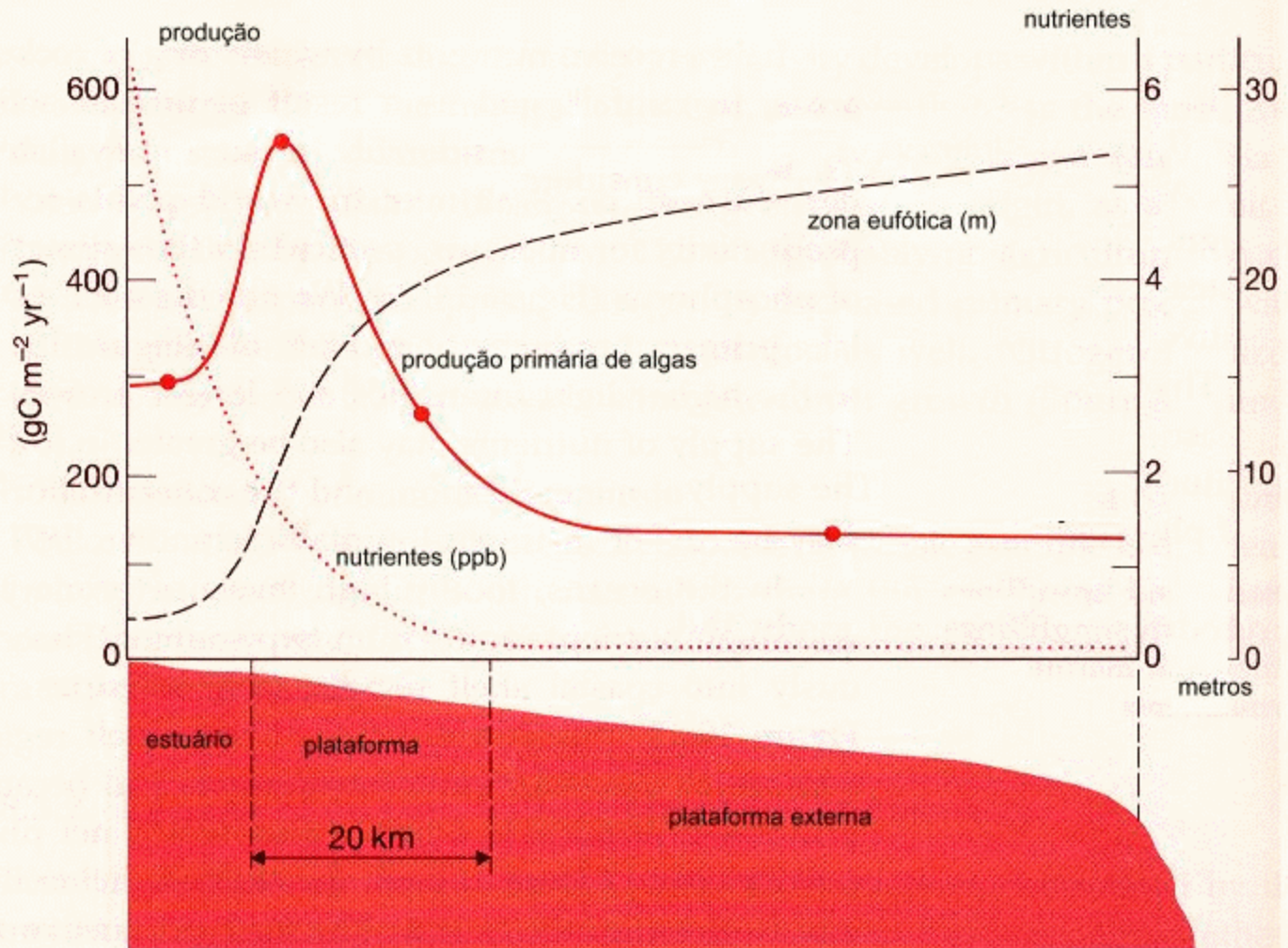
A produção primária nos ecossistemas terrestres é controlada pela temperatura e disponibilidade de água











A produção nos ecossistemas marinhos e de água doce é controlada basicamente pela oferta de nutrientes.

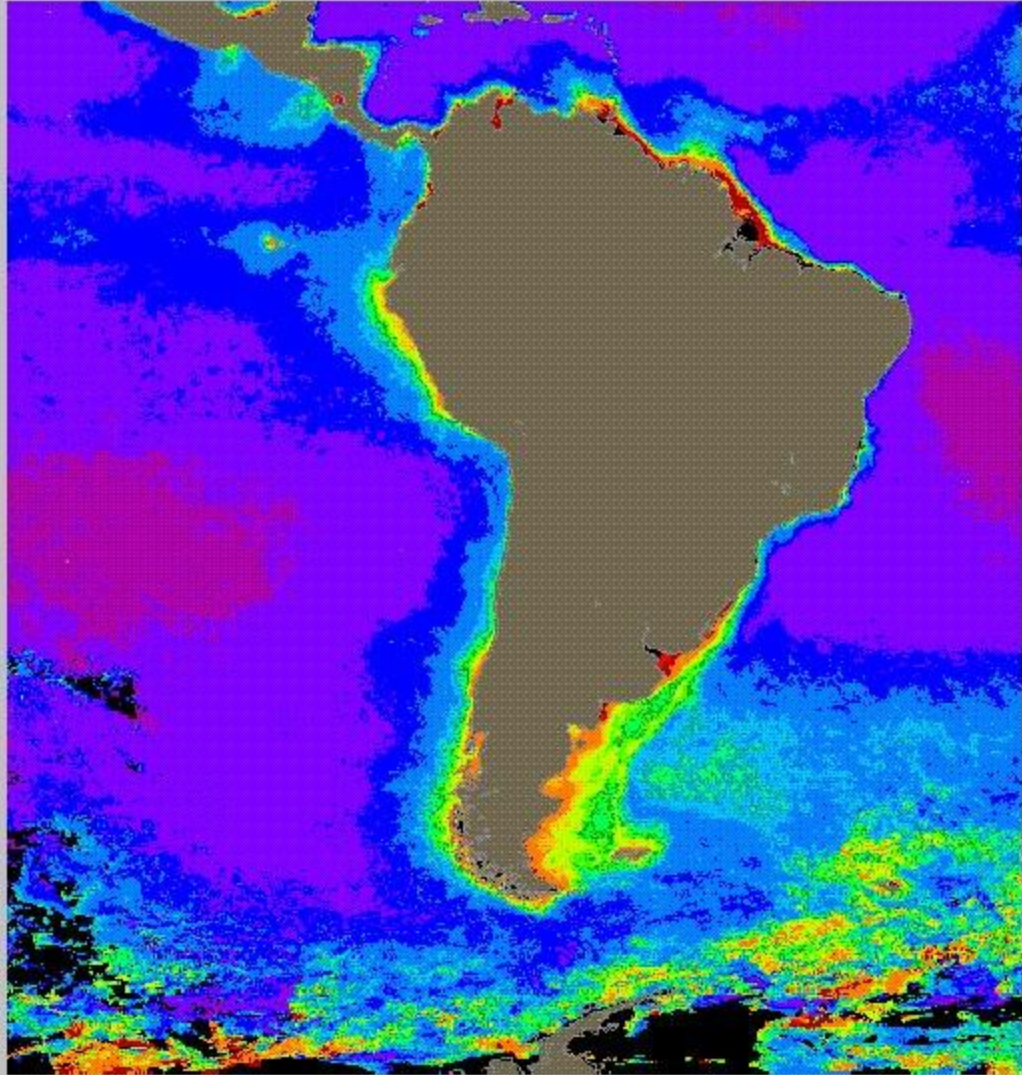


Figure 4 Estimativas de produção primária de áreas oceânicas da America do Sul (estimativas do NOAA- USA).

Table I Valores de biomassa e produção em diferentes ecossistemas da biosfera.

Tabela 1

Produção na Biosfera

	valores médios	
	prod. prim. liq. (g.m <sup>-2</sup> .ano)	Biomassa (Kg.m <sup>-2</sup> )
Floresta tropical	2200	45
Floresta temperada decídua	1200	30
Floresta temperada de coníferas	800	9.6
Tundra	140	1.1
Desertos extremos	3	0.02
Terras cultivadas	650	1.0
oceano aberto	125	0.003
plataforma continental	360	0.01
estuários	1500	1.0

Tabela modificada de Whittaker (1975).

# Métodos para a determinação da produção primária (Sistemas Aquáticos)

## 1) Produção de oxigênio

Este método foi proposto por Gaarder e Gran (1927). Ele também é conhecido como o método dos frascos claros e escuros. O método se baseia na mensuração do oxigênio liberado durante o processo da fotossíntese. Para isto é feito um bioensaio com frascos transparentes e opacos onde a diferença de oxigênio é medida após um determinado tempo de incubação.

$$P_b = c + e$$

$$P_l = c - i$$

$$R = i - e$$

(4)



## 2) Incorporação de $^{14}\text{CO}_2$

Trata-se de um dos métodos mais largamente usados ainda hoje e foi proposto por Stemann\_Nielsen (1952). Certa quantidade de carbonato radioativo inorgânico ( $\text{H}^{14}\text{CO}_3$ ) é adicionada em frascos claros e escuros. Após uma exposição que varia de uma a quatro horas, o conteúdo de ambos os frascos é filtrado em filtros de membrana (0.2-0.4  $\mu\text{m}$ ). Estes filtros, após um tratamento para eliminação do carbono inorgânico, são levados a um cintilador para que a radioatividade neles presente seja mensurada. Paralelamente, é feita a determinação do conteúdo em carbono inorgânico da água. A taxa de incorporação de carbono inorgânico (I) pode ser estimada da seguinte forma:

$$I = \frac{F \cdot RI \cdot C \cdot VU \cdot 1000}{RA \cdot VF \cdot T} \quad (5)$$

onde

I: carbono ( $^{12}\text{C}$ ) incorporado na biomassa ( $\text{mgC}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{m}^{-3}$ );

C: carbono inorgânico ( $^{12}\text{C}$ ) presente na água; este carbono normalmente é estimado a partir dos dados de alcalinidade, pH, temperatura e salinidade;

RI: carbono radioativo ( $^{14}\text{C}$ ) incorporado na biomassa;

( $RI = RI_{[c]} - RI_{[e]}$  em dpm);

RA: carbono radioativo ( $^{14}\text{C}$ ) adicionado (em dpm/ml); dpm: radiação medida em desintegrações por minuto. Ela é obtida a partir dos dados de contagens por minuto (cpm) devidamente corrigidos;

F: fator discriminante ( $F= 1.05$ ) que compensa as diferenças de absorção de carbono 12 e carbono 14 pelas plantas. O carbono 14 é mais pesado e portanto é absorvido mais lentamente;

VU: volume do frasco (l);

VF: volume filtrado (l);

T: tempo de incubação (h).

### 3) Curva Diurna

Este método baseia-se na variação de oxigênio dissolvido (O.D.) nas águas durante um ciclo diurno (24 horas). Sabe-se que, durante o dia, a taxa de fotossíntese possibilita um saldo líquido de oxigênio e à noite a taxa de respiração sozinha causa uma depressão nos níveis de oxigênio. A produção líquida

$$\begin{aligned} \text{saldo diurno de } O_2 &= P_1 \\ \text{déficit noturno de } O_2 &= R \end{aligned} \quad (6)$$
$$P_b = P_1 + R$$

# Métodos de mensuração da produção primária (comunidades terrestres)

## 1) Absorção de CO<sub>2</sub>:

Este método se baseia na determinação das taxas de absorção de gás carbono pelas plantas. Ele pode ser empregado tanto em comunidades inteiras quando em plantas isoladas em laboratório. Em ambientes abertos esta taxa é determinada a partir da análise de variações diurnas nos gradientes de CO<sub>2</sub> observados ao longo de diferentes estratos de vegetação arbórea. Normalmente são empregadas grandes torres ao longo da qual são colocados sensores capazes de medir as variações de concentrações de CO<sub>2</sub>, temperatura e umidade relativa do ar e velocidade dos ventos.

O objetivo do método é o de estimar o fluxo de CO<sub>2</sub> entre a cobertura vegetal, o ar livre e o solo por meio de medidas dos gradientes verticais de concentração do gás carbônico. Para esse cálculo é necessário o conhecimento do coeficiente de transferência turbulenta, de acordo com a lei de Fick. O fluxo pode então ser estimado da seguinte forma:



$$F_{CO_2} = \frac{\delta C_a \cdot V}{t \cdot A} \quad (13)$$

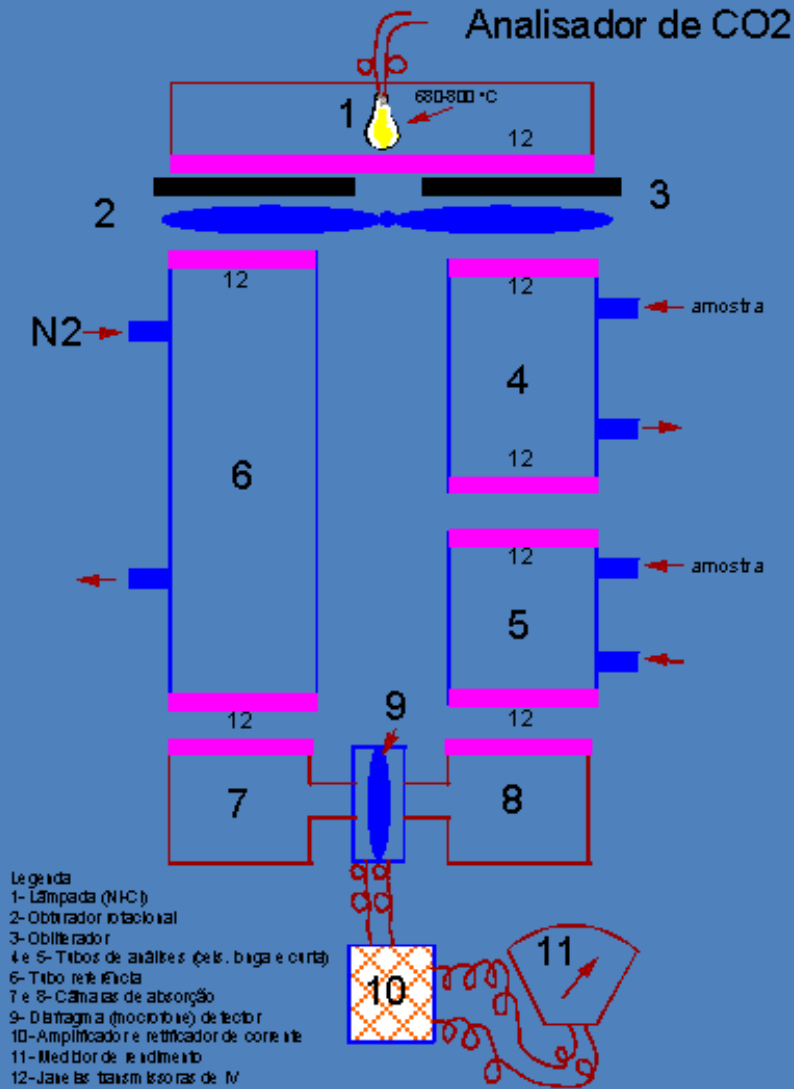
onde:

$Q_c$ : fluxo de  $CO_2$  que atravessa o nível  $z$ ;

$k_c$ : coeficiente de difusão turbulenta;

delta  $c$ / delta  $z$ : gradiente de concentração de  $CO_2$ .

O aparelho capaz de medir as concentrações de gás carbono é o analisador de gases baseado na emissão de radiação infra-vermelho (Infrared Gas Analyzer, IRGA). O aparelho consiste de uma fonte de radiação IR que a emite através de um sistema de câmaras transparentes contendo gases. Em duas dessas câmaras passa a amostra gasosa contendo  $\text{CO}_2$  e, em outra, existe um gás referência (nitrogênio). As diferenças geradas pela absorção diferencial da radiação IR pelos gases nessas câmaras é detectada e amplificada eletronicamente (Figura 1).



**Figure 1** Esquema do analisador de gases infra-vermelho (IRGA).

A absorção de carbono pelas plantas também pode ser feita ao nível dos indivíduos em um sistema fechado. Neste caso, uma parte do tecido fotossintético da planta é colocada em uma câmara transparente especial, onde existem sensores capazes de medir a temperatura e a umidade relativa. Nessa câmara, existem também orifícios dotados de válvulas onde pode ser extraída uma amostra de ar para ser injetada no aparelho analisador de carbono. Há, ainda, um pequeno ventilador dentro da câmara que impede a formação de microgradientes gasosos. Amostras do ar no interior desta câmara são tomadas em intervalos regulares, normalmente de algumas dezenas de segundos, dependendo da planta considerada. A taxa de assimilação fotossintética (F) pode ser estimada a partir das diferenças nas concentrações de CO<sub>2</sub> ocorridas num intervalo de tempo determinado.

$$F_{CO_2} = \frac{\delta C_a \cdot V}{t \cdot A} \quad (13)$$

onde:

Ca: abaixamento da concentração de CO<sub>2</sub> no intervalo de tempo considerado (mg C/m<sup>3</sup>.s);

V: volume da câmara (em m<sup>3</sup>);

t: tempo (s);

A: área foliar (m<sup>2</sup>).



# Muito Obrigado !

Contatos

Prof. Ricardo Motta Pinto Coelho

Laboratório de Gestão de Reservatórios – LGAR

Sala I3 254 Tel 3409 2574

Departamento de Biologia Geral – ICB

Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG

<http://ecologia.icb.ufmg.br/lgar/>

E-mail: [rmpec@icb.ufmg.br](mailto:rmpec@icb.ufmg.br)