

A. Merola e C. Rigano

Cicli luce-buio, metabolismo delle alghe e fluttuazioni giornaliere di fattori ecologici in micro- ambienti acquatici, tra la vegetazione sommersa

PREMESSA

Il presente lavoro si inquadra nello studio dei microambienti acquatici e riguarda, più in particolare, lo studio sperimentale del microclima che si realizza tra la vegetazione sommersa, in acque calme, in seguito all'alternanza notte/giorno.

Da molto tempo è noto che tra le piante terrestri, specialmente se molto vicine tra di loro, si determina un microclima diverso dal clima generale, soprattutto se l'aria è poco mossa. Ricerche più recenti, con tecniche di rilevamento microclimatico più perfezionate, hanno messo in evidenza l'importanza biologica del microclima. In ambiente terrestre, si tende a dimostrare, tra l'altro, l'importanza che assumono per la pianta le fluttuazioni dei vari fattori microclimatici, sia che si tratti di variazioni cicliche (stagionali, giornaliere), sia che si tratti di quelle brevi e piccole variazioni che si succedono continuamente nel corso di un giorno. Alcune di queste fluttuazioni (cicliche o non cicliche) di singoli fattori microambientali sono indotte, direttamente o indirettamente, dalle stesse piante che poi le subiscono.

In ambiente acquatico, al contrario dell'ambiente terrestre, si conosce molto poco sulla esistenza di « microclimi » tra la vegetazione sommersa; invece è meglio nota l'azione esercitata da organismi acquatici sulle caratteristiche chimiche e fisiche di masse di acqua considerate nel loro complesso. Si sa infatti che gli organismi animali e soprattutto vegetali, in seguito all'alternanza notte/giorno, possono determinare ampie escursioni giornaliere di alcuni fattori ecologici dell'acqua, come l'O₂, il pH e la temperatura. Si instaurano in questo modo cicli giornalieri, ossia ritmi nictemerali, di questi fattori ecologici acquatici messi in evidenza, anche se non sempre completamente, in ambienti diversi: in mare aperto (JACOBSEN, 1912); nelle acque costiere (LEGENDRE, 1909 a e 1909 b, ORR & MOORHOUSE 1933, BROEKHUYSEN 1935); in pozze di scogliera (FISCHER 1929, FELDMAN & DAVY DE

VIRVILLE 1933, STEPHENSON, ZOOND & EYRE 1934); in acque salmastre litoranee (NICOL 1935, MEROLA & SACCHI 1960, SACCHI & RENZONI 1962); in acque interne fluviali, lacustri o di stagni (OLSON 1932, HUTCHINSON 1957 pp. 604-605, MORETTI & Al. 1958); in acquari (KUHL 1952 e 1960, BEYERS 1963).

Gli organismi che vivono in acque con ritmi nictemerali molto marcati devono presentare particolari caratteristiche metaboliche (vedi discussione in MEROLA e SACCHI, 1960) che consentono loro di sopportare le condizioni estreme ed opposte che si realizzano durante il giorno e durante la notte, come quantità elevate di O_2 di giorno e quantità minime di questo gas di notte: per esempio OLSON (1932), nel Clearwater Lake (Minnesota), in una densa popolazione di *Hydrodictyon*, trovò 18,7 mg/litro di O_2 (= 248% saturazione) alle 16 e 2,2 mg/litro di O_2 (= 27% saturazione) alle 5 del mattino. In acque salmastre la NICOL (1935) trovò soprassaturazione di O_2 del 200% nel pomeriggio e valori inferiori alla saturazione nelle prime ore del mattino; MEROLA e SACCHI (1960), anche in acque salmastre, trovarono nel pomeriggio valori di O_2 intorno al 200% della saturazione e tracce indosabili nelle prime ore del mattino. Dense popolazioni di alghe, alla fine del periodo di massimo sviluppo, possono determinare forti cadute di O_2 , specialmente notturne, le quali sono spesso causa di una forte mortalità di pesci (TOMLIMSON 1935, SEARS 1936, HUTCHINSON 1936 e 1957 p. 599, MOORE 1942).

Queste ricerche riguardano, in genere, piccole o grandi masse d'acqua considerate « in toto », senza distinzione di singoli microambienti nell'ambito di esse. Nelle acque riparate (acque protette dal rilievo, acque profonde, etc.), possono quasi mancare quei fattori dinamici che permettono il rimescolio dell'acqua: venti, correnti, onde, etc. In tal caso le acque sono calme e le condizioni ambientali che in esse si realizzano non sono uniformi nello spazio; si formano così tanti microambienti acquatici con caratteristiche ecologiche differenti.

In acque calme questi microambienti si formano e si conservano facilmente a causa della lentezza con la quale i gas diffondono nell'acqua. Se, ad esempio, una determinata area sommersa è occupata da una massa di vegetali i quali, in conseguenza del loro metabolismo, modificano continuamente le caratteristi-

che dell'acqua con la quale sono a immediato contatto, mancando il rimescolio, quest'acqua non riuscirà mai a mettersi in equilibrio con l'acqua circostante priva di vegetazione; in tal modo si realizza un microambiente tra la vegetazione sommersa. Questo è il caso studiato da MEROLA e SACCHI e riportato nella figura 1 dalla quale si rileva che, in natura, in una popolazione di *Enteromorpha intestinalis*, si hanno ampie escursioni giornaliere di O₂, di pH e di temperatura, con valori diurni molto elevati e valori notturni bassi; tali escursioni sono meno apprezzabili nell'acqua libera, a breve distanza dalle alghe.

Queste cicliche fluttuazioni giornaliere, oltre che dalla attività delle alghe, potevano essere state influenzate anche da variazioni che si verificarono durante i rilievi di campagna: variazioni della salinità, della temperatura dell'aria, della intensità luminosa. Anche per questo motivo abbiamo ritenuto opportuno studiare in laboratorio, in condizioni controllate, l'influenza che la vegetazione sommersa esercita sul microambiente che si forma tra di essa, sotto la azione della alternanza luce/buio.

Alla fine i dati ottenuti in laboratorio sono stati confrontati con i dati precedentemente trovati in natura, poichè i risultati di una ricerca di ecologia sperimentale fatta in laboratorio assumono significato solo se interpretati con l'aiuto di osservazioni effettuate in natura.

CONDIZIONI DI ESPERIMENTO E TECNICHE

L'esperimento è stato condotto riproducendo in laboratorio un ambiente analogo, per quanto possibile, a quello riscontrato in natura. Per questo scopo, in due grosse vasche parallelepipediche di plastica della capacità di circa 80 litri ciascuna, è stata messa acqua prelevata nella foce del lago Patria; l'acqua non è stata filtrata per non privarla dei popolamenti planctonici. In una prima vasca sono state aggiunte alghe (*Enteromorpha intestinalis* in superficie e *Chaetomorpha aerea* sul fondo), avendo cura di riprodurre la stessa distribuzione e la stessa densità di indi-

vidui che si osservano in natura; le alghe sono state disposte soltanto da un lato della vasca — mediante sottili fili di plastica — in modo da avere vegetazione sommersa in una sola metà della vasca, mentre l'altra metà era lasciata libera da macrobentos. Nella seconda vasca, invece, non sono state aggiunte alghe perchè l'acqua in essa contenuta è stata usata come acqua di confronto, non influenzata dalla presenza di organismi vegetali macroscopici. Le due vasche così preparate (vedi figura 2) sono state messe in cella climatica a temperatura costante ed illuminate dall'alto.

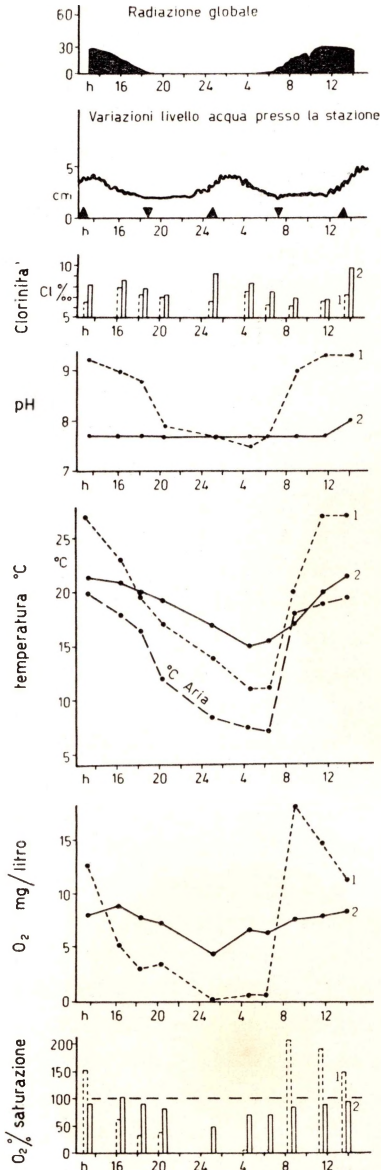
Le condizioni di esperimento possono riassumersi nel modo seguente. Temperatura dell'aria della cella climatica, durante tutto l'esperimento, mantenuta costante a $23,5^{\circ}\text{C} \pm 0,5$, cioè condizioni medie pari a quelle riscontrate in ambiente naturale al momento del prelievo delle alghe utilizzate per l'esperimento. Luce diffusa e mista fornita da un pannello luminoso di m^2 1,30, costituito da serie di tubi fluorescenti di tipo « luce diurna », alternati con lampade ad incandescenza a specchio; luce prove-

FIG. 1.

Variazioni giornaliere di alcuni fattori ambientali dell'acqua (clorinità, pH, temperatura, ossigeno) in una densa popolazione di alghe (1) e a breve distanza da esse (2). Stazione salmastra con *Enteromorpha intestinalis*, nel canale di foce del lago Patria. In alto: *radiazione globale* (radiazione solare + radiazione riflessa dal cielo) registrata con piranografo e *variazioni cicliche del livello dell'acqua* (determinate dalle maree davanti alla foce) registrate con idrometrografo. Maree calcolate per il porto d'Ischia.

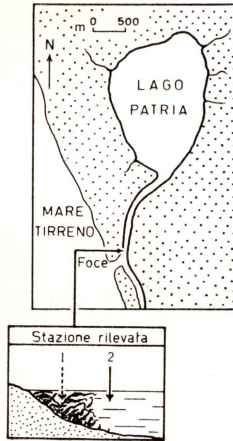
Si rileva che la alternanza notte/giorno determina, nell'acqua che ristagna tra le alghe (1), un microambiente ben isolato e con ampie escursioni giornaliere di O_2 , pH e temperatura. In esso le alghe sopportano quantità di O_2 minime (tracce indosabili) durante la notte ed elevate (200% della saturazione) durante il giorno. Al contrario, l'acqua a breve distanza dalle alghe (2), nonostante sia sottoposta a lenti flussi e riflussi ciclici causati dalle maree, si mescola poco con l'acqua di questo microambiente e presenta perciò limitate fluttuazioni giornaliere di O_2 , pH e temperatura; essa inoltre è soggetta a variazioni più ampie di salinità. Da MEROLA & SACCHI (1960) modificato.

6-7 Aprile 1961
LAGO PATRIA (NAPOLI)



▼ bassa marea
▲ alla marea
nel mare antistante

1 --- acqua fra le alghe
2 || acqua libera
circostante
--- aria



niente dall'alto e dall'esterno della cella climatica, filtrata attraverso una finestra di 1 m², situata sul soffitto della cella e costituita da un triplice cristallo, isolante termico, con vuoto nell'interno; cicli di luce di 12 ore di luce e 12 ore di buio, con passaggio istantaneo dalla condizione di luce alla condizione di buio; intensità luminosa di 7.000 Lux sulla superficie dell'acqua. Acqua salmastra, volutamente non filtrata, prelevata nella foce del lago Patria con clorinità dell'11‰ (salinità 21‰); quantità di acqua in ciascuna vasca di circa 70 litri. Alghe (*Enteromorpha intestinalis* e *Chaetomorpha aerea*) prelevate nella stessa foce del lago Patria e in due diversi stati fisiologici, cioè: a) in piena attività vegetativa, come si riscontrano in natura in primavera; b) in condizioni di sofferenza e con gameti e zoospore sciamanti, come si riscontrano in natura alla fine della primavera e all'inizio dell'estate, poco prima della loro scomparsa.

I dati rilevati riguardano la temperatura, il pH e l'ossigeno. La temperatura è stata rilevata continuamente mediante registrazione effettuata con cinque termistori collegati a strumento registratore; dei cinque termistori, tre sono stati utilizzati per la temperatura dell'acqua in tre punti diversi, un quarto per la temperatura della superficie delle alghe, un quinto per la temperatura dell'aria della cella climatica. Come elementi termometrici sono stati preferiti i termistori per la loro rapidità di risposta alle variazioni di temperatura e per le ridotte dimensioni del bulbo termometrico (diametro di mm 1). Anche il pH è stato rilevato e registrato continuamente a mezzo di pHmetro registratore con cinque catene di elettrodi; di esse tre sono state usate per la misura del pH in tre punti diversi dell'acqua e due sono state tenute in soluzioni tampone come controllo della perfetta funzionalità del pHmetro durante l'esperimento. Poichè le registrazioni di pH corrispondenti alle soluzioni tampone hanno dato valori assolutamente costanti nel tempo con conseguente registrazione di una retta, bisogna ritenere reali anche quelle piccole variazioni di pH registrate nell'acqua e dell'ordine del centesimo di unità di pH. Le variazioni di ossigeno sono state seguite mediante titolazione dell'O₂, con il metodo di Winkler, su

piccole quantità di acqua prelevate ad intervalli vari di 30, 60 e 120 minuti primi. Per evitare al massimo il rimescolio, il prelievo periodico dei campioni di acqua da analizzare è stato effettuato mediante un sistema a sifone costituito da un piccolo tubo di vetro (diametro 3 mm) disposto verticalmente, lasciato sempre al suo posto nell'acqua e con l'apertura inferiore situata qualche centimetro sotto la superficie dell'acqua; questo tubo di vetro era collegato superiormente ad un tubo di gomma il quale, passando sull'orlo della vasca, pendeva all'esterno ed era chiuso all'estremità da una pinza di Mohr. All'inizio dell'esperimento questo dispositivo è stato riempito di acqua della vasca e successivamente esso è stato lasciato sempre pieno tra due prelievi successivi. Ogni qualvolta si doveva effettuare un prelievo, prima ancora di raccogliere l'acqua per l'analisi, mediante apertura della pinza di Mohr veniva buttata via una certa quantità di acqua corrispondente a quella contenuta nel sifone la cui capacità era stata calcolata in precedenza. Quindi veniva raccolta l'acqua per l'analisi portando l'estremità del tubo di gomma sul fondo della bottiglia di raccolta in modo che essa fosse riempita dal basso e non per caduta. In questo modo, durante il prelievo di acqua per la titolazione dell'ossigeno, il rimescolio dell'acqua della vasca veniva ridotto al minimo, non si aveva spumeggiamento dell'acqua nella bottiglia di raccolta e, infine, il campione prelevato era costituito esclusivamente da acqua presa dalla vasca al momento del prelievo e non da acqua precedentemente raccolta nel sifone.

La misura contemporanea della temperatura, del pH e dello ossigeno è stata effettuata nei tre punti A, B e C, come è indicato nella figura 2. In ciascuno di questi punti è stato immerso nell'acqua, a qualche centimetro di profondità, un complesso unico costituito: 1) da un termistore per la misura della temperatura, 2) da una catena di elettrodi per la misura del pH e 3) da un sifone per il prelievo periodico di piccoli campioni di acqua per la titolazione dell'ossigeno. In tal modo è stato possibile seguire l'azione dell'alternanza luce/buio sulle fluttuazioni di questi tre fattori ecologici acquatici in tre diversi ambienti e cioè: tra le alghe (punto C); a breve distanza da esse (punto B); in acqua senza alghe (punto A) utilizzata come confronto.

RISULTATI

I risultati di un primo esperimento sono riassunti nella figura 2 e nei grafici di sinistra della figura 3.

All'inizio dell'esperimento l'ossigeno presentava concentrazioni uguali, corrispondenti alla saturazione, nei tre punti A, B e C. Successivamente, nel corso dell'esperimento, si sono avute variazioni e concentrazioni molto diverse in questi tre punti, in conseguenza dell'alternanza luce/buio. Nel punto A, cioè nella vasca di confronto priva di alghe, la concentrazione dell'ossigeno si è mantenuta praticamente costante durante tutta la durata dei rilievi, senza essere influenzata dall'alternanza luce/buio; le piccole variazioni riscontrate subito dopo il passaggio dalla luce al buio, o viceversa, sono attribuibili a lieve rimescolio dell'acqua dovuto al fatto che in tale periodo i prelievi di acqua per il dosaggio dell'O₂ venivano fatti ad intervalli più brevi (30 min.). Da rilevare che la concentrazione di O₂ in questo punto si è mantenuta sempre un pò al disotto della saturazione (O₂ teorico), probabilmente perchè, trattandosi di acqua prelevata da ambiente naturale, essa era influenzata dalla respirazione batterica non compensata da attività fotosintetica o dalla diffusione dell'O₂ dell'aria, diffusione che è molto lenta in acque calme come le nostre. Nel punto C, invece, cioè tra le alghe, si sono avute ampie variazioni. Dopo 12 h di buio la concentrazione dell'ossigeno si abbassa, in questo punto, sino 1,63 mg/litro (21,03% della saturazione); tale concentrazione, subito dopo l'accensione delle luci, sale rapidamente per raggiungere la saturazione dopo appena 2 ore, ed il 150% della saturazione, dopo 12 ore di luce. Con l'inizio del secondo periodo di buio, la concentrazione di O₂ comincia subito a cadere, ma si mantiene al disopra della saturazione nelle prime due ore di buio; questo comportamento è diverso da quanto talvolta osservato in ambienti naturali nei quali l'O₂ è già sotto la saturazione quando sopraggiunge il buio (confronta fig. 1 con fig. 2). Tale differenza è dovuta principalmente al fatto che in laboratorio il passaggio dalla luce al buio era realizzato bru-

scamente. Alla fine del periodo di buio l' O_2 scende a valori molto bassi, vicini a quelli riscontrati alla fine del precedente periodo di buio. Anche nel punto B, cioè ad una certa distanza dalle alghe, si hanno variazioni della concentrazione di O_2 , ma molto meno ampie; queste variazioni, evidentemente, non sono influenzate direttamente dall'alternanza luce/buio, ma dalle variazioni di concentrazione realizzatesi nel punto C, cioè tra le alghe. Infatti, confrontando l'andamento della curva B con l'andamento della curva C, si nota tra di esse uno sfasamento in quanto la curva B presenta un massimo di concentrazione di O_2 , rispetto al precedente periodo di luce, dopo due ore di buio, cioè ritardato nei confronti del massimo della curva C. Evidentemente la concentrazione di O_2 nel punto B tende a mettersi in equilibrio con la concentrazione di questo gas nel punto C. Ora, essendo nota la lenta diffusione dell' O_2 in acque perfettamente calme e non potendo invocare quindi tale fattore per le variazioni di O_2 nel punto B, bisogna pensare che nel nostro caso vi siano stati lenti scambi di acqua tra i due punti B e C. Tuttavia, poichè le variazioni giornaliere di O_2 nel punto C si succedono continuamente e sono molto ampie a causa della ciclica ripetizione dell'alternanza luce/buio, non si riesce mai a stabilire un equilibrio tra B e C; cioè, nel punto C, si realizza e si conserva un microclima caratterizzato da notevoli variazioni giornaliere di O_2 . Le variazioni di O_2 tra le alghe mettono anche in evidenza che l'attività fotosintetica, misurata come incremento di O_2 nell'acqua, è maggiore nelle prime ore di luce, probabilmente per la maggiore disponibilità di CO_2 accumulatosi nel precedente periodo di buio. Anche l'attività respiratoria, misurata come consumo di O_2 , è maggiore nelle prime ore di buio, probabilmente anche per la maggiore disponibilità di O_2 accumulatosi nel precedente periodo di luce.

Per quanto riguarda il pH, è opportuno ricordare innanzitutto che esso è stato rilevato continuamente, con pHmetro registratore. Anche le piccole variazioni registrate (p. es. curva A) debbono essere ritenute reali poichè le registrazioni di pH in soluzioni tampone, effettuate simultaneamente ai rilievi dei punti A-B-C e registrate sulla stessa carta, hanno dato valori assolutamente costanti. Nel punto A i cambiamenti di pH sono stati lievissimi, con valori leggermente più bassi alla luce e leggermente

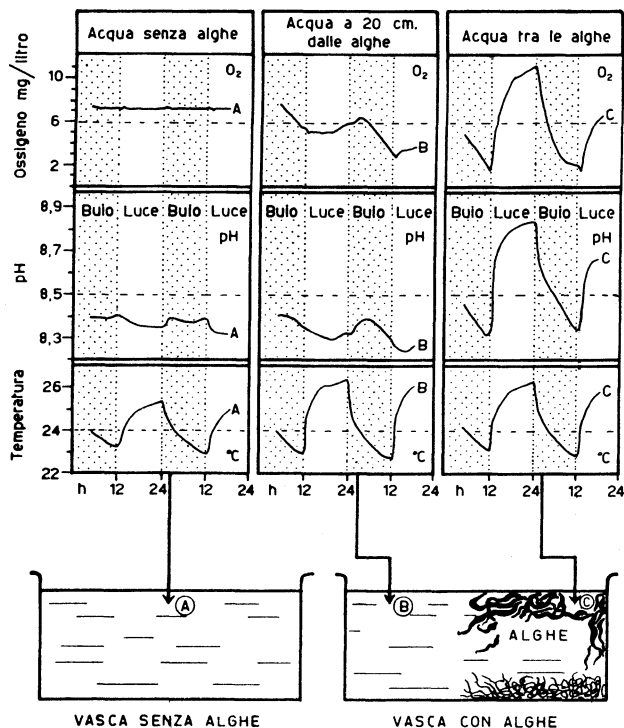


FIG. 2.

Caratteristiche del « microclima acquatico » tra la vegetazione sommersa in acque calme; riproduzione in cella climatica di un ambiente naturale analogo a quello riportato nella figura 1. Variazioni di alcuni fattori ecologici (O₂, pH, temperatura) dell'ambiente acquatico indotte dal macrobentos vegetale (*Enteromorpha intestinalis* in superficie + *Chaetomorpha aerea* sul fondo) in seguito alla sola alternanza luce/buio e con tutte le altre condizioni ambientali costanti. In ogni vasca 70 litri di acqua; temperatura dell'aria, per tutta la durata dell'esperimento, $23,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$.

Si rileva che l'alternanza luce-buio, in acque calme, porta ai seguenti risultati: 1) il macrobentos vegetale determina, nell'acqua con la quale è a immediato contatto, un « microclima acquatico » caratterizzato da ampie escursioni giornaliere dell'ossigeno, del pH e della temperatura; 2) il macrobentos vegetale è sottoposto a queste ampie e cicliche variazioni ambientali da esso stesso determinate in seguito all'alternanza luce/buio. A: acqua di confronto; B: acqua a 20 cm dalle alghe; C: acqua tra le alghe.

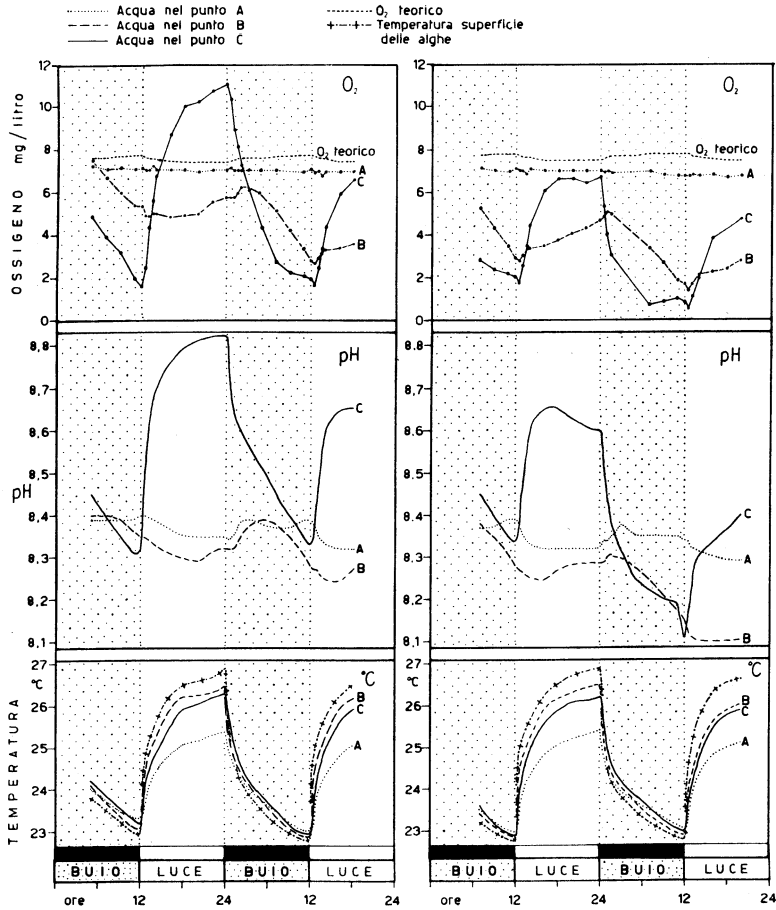


FIG. 3.

Variazioni cicliche di alcuni fattori ambientali acquatici indotte dalla vegetazione sommersa in seguito all'alternanza luce/buio. Confronto tra alghe in piena attività vegetativa ed alghe in condizioni di sofferenza. Esperimento e punti di rilievo dei dati (A, B e C) come indicato nella figura 2. *A sinistra* alghe in piena attività vegetativa, come si riscontrano in natura a primavera; *a destra* alghe in condizioni di sofferenza, come si riscontrano in natura alla fine del periodo vegetativo (giugno), poco prima della loro scomparsa.

Si rileva che, nel caso rappresentato a sinistra, i valori di O₂, durante le ore di luce, superano di molto la saturazione (O₂ teorico); nel caso riportato a destra, invece, questi valori si mantengono per tutto il giorno sotto la saturazione. Tuttavia, in entrambi i casi, tra le alghe, si hanno escursioni giornaliere di O₂, pH e temperatura molto ampie.

più elevati al buio; sebbene appena apprezzabili, queste piccole variazioni si sono ripetute con lo stesso ciclo, come si rileva dalle figure 2 e 3, e si potrebbero spiegare con varie ipotesi: per esempio la temperatura dell'acqua, essendo più elevata nelle ore di luce, potrebbe stimolare la respirazione dei batteri (certamente presenti nell'acqua) o potrebbe influenzare la solubilità di certi sali, etc. Comunque le variazioni giornaliere di pH nel punto A sono minime rispetto a quelle rilevate nei punti B e C. Nel punto B, infatti, la curva del pH segue praticamente la curva dell'O₂ nello stesso punto; e, come già è stato rilevato per l'O₂, anche il pH raggiunge in tale punto il suo massimo qualche ora dopo l'inizio del buio. Per l'interpretazione di questo sfasamento del massimo, rispetto al massimo del punto C, si veda quanto è stato detto più sopra, a proposito della curva dell'O₂ nel punto B. Anche per il punto C, la curva del pH segue praticamente la curva dell'O₂ caratterizzata da ampie escursioni giornaliere; i massimi del pH coincidono con l'inizio del periodo di buio, mentre i minimi coincidono con l'inizio del periodo di luce (fa eccezione l'andamento del pH riportato nel grafico di destra della figura 3, del quale si dirà dopo). Pur senza aver fatto la curva di taratura per stabilire, nell'acqua adoperata, il rapporto in essa esistente tra i diversi valori di pH e le corrispondenti quantità di CO₂ (BEYERS, 1963), è ovvio che le variazioni di pH indotte dall'alternanza luce/buio sono determinate da variazioni della quantità di CO₂ prodotte dalla fotosintesi e dalla respirazione (si confronti l'andamento del pH nel punto A con l'andamento del pH nel punto C). Qui importa far rilevare che, in acque calme, le alghe inducono, e quindi devono sopportare, ampie variazioni cicliche giornaliere del pH dell'acqua nella quale sono immerse.

La temperatura è stata rilevata, con registrazione continua, nei punti A, B e C e, inoltre, sulla superficie delle alghe (vedi figura 3, grafici di sinistra). In tutti i punti la temperatura dell'acqua ha subito variazioni giornaliere più o meno ampie, nonostante la temperatura dell'aria della cella climatica sia stata costante per tutta la durata dell'esperimento ($23,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$). Queste variazioni di temperatura sono state determinate dall'alternanza luce/buio, nonostante la luce provenisse dall'esterno della cella climatica, come è stato detto in precedenza a proposito della

tecnica usata. L'innalzamento della temperatura dell'acqua nel punto A (vasca senza alghe) sotto l'influenza della luce è stato minore (circa 1°C in meno) dell'innalzamento riscontrato nei punti B e C (vasca con alghe). Nella vasca con alghe si sommano due effetti: 1) il riscaldamento diretto dell'acqua determinato dalla luce; 2) il riscaldamento indiretto dell'acqua determinato dalle alghe che si riscaldano sotto l'azione della luce. Dell'innalzamento termico di circa 3,5°C trovato nella vasca con alghe dopo 12 ore di luce, circa 2,5°C sono dovuti all'azione riscaldante diretta della luce sull'acqua, mentre circa 1°C è dovuto al riscaldamento dell'acqua determinato dalle alghe. Da rilevare che, mentre per l'O₂ e per il pH sono state riscontrate differenze nette tra i punti B e C, per la temperatura si sono trovate differenze minime tra questi due punti. Si può dunque concludere che le alghe influenzano la temperatura dell'acqua che le circonda.

Nella figura 3, a destra, sono riportati i risultati di un secondo esperimento fatto con alghe in stato di sofferenza. Più in particolare, nella stessa figura 3, è possibile confrontare i dati ottenuti con alghe in piena attività vegetativa, come si riscontrano in primavera (a sinistra), e i dati ottenuti con alghe in condizioni di sofferenza, come si trovano alla fine della primavera, poco prima della loro scomparsa (a destra). I valori assoluti di O₂ — trovati con alghe sofferenti — sono molto più bassi di quelli ottenuti con alghe in piena attività vegetativa e sono sempre al disotto della saturazione; tuttavia, l'andamento delle curve nei punti B e C, in dipendenza dell'alternanza luce/buio, è quasi lo stesso per entrambi i gruppi di alghe in condizioni fisiologiche differenti, ad eccezione del fatto che le alghe sofferenti presentano una maggiore costanza di valori a partire dalla sesta ora di luce. Quanto è stato detto per l'ossigeno vale anche per il pH che si è mantenuto su valori più bassi con alghe sofferenti. Le curve dell'O₂ e del pH, ottenute con alghe in condizioni di sofferenza, presentano uno sfasamento di massimi tra il punto B ed il punto C. Le curve relative all'andamento della temperatura nei vari punti sono state praticamente le stesse, sia per le alghe in piena attività sia per le alghe sofferenti; ciò vuol dire che l'in-

fluenza delle alghe sulla temperatura dell'acqua è fenomeno essenzialmente fisico e non dipende dalla loro attività metabolica. Si può quindi concludere che, anche in una popolazione di alghe in cattive condizioni, perchè prossime a scomparire per il sopraggiungere del caldo, si realizza un microambiente acquatico con caratteristiche diverse da quelle che si riscontrano nell'acqua che si trova ad una certa distanza dalle alghe.

CONCLUSIONI

I dati riportati ci permettono di trarre le seguenti conclusioni.

Tanto in natura che in laboratorio, se le acque sono calme o poco mosse, è possibile mettere in evidenza, tra la fitta vegetazione sommersa, un microambiente con ampie escursioni giornaliere (ritmi nictemerali) di alcuni fattori ecologici: O_2 , pH, temperatura. Queste ampie escursioni sono più attenuate nell'acqua circostante, a piccola distanza dalle alghe.

Gli esperimenti effettuati in laboratorio, in condizioni ambientali costanti e con la sola alternanza luce/buio, dimostrano che le ampie variazioni cicliche giornaliere rilevabili tra la vegetazione sommersa sono dovute all'azione della alternanza giorno/notte sulle alghe.

Le variazioni giornaliere di O_2 e di pH sono dovute all'attività fotosintetica e respiratoria. Le variazioni di temperatura sono dovute in parte all'azione diretta della luce che riscalda l'acqua, in parte alle alghe le quali, riscaldate dalla luce, riscaldano poi, a loro volta, l'acqua che le circonda. Quindi il microclima che si osserva tra la vegetazione sommersa, e in particolare i ritmi nictemerali di O_2 , pH e temperatura, sono indotti dalla stessa vegetazione, soprattutto come conseguenza della sua attività biologica.

Il microambiente che si forma tra la vegetazione sommersa, se non vi è agitazione dell'acqua, conserva una sua autonomia ecologica: 1) perchè i gas diffondono molto lentamente in acqua, 2) perchè le variazioni cicliche giornaliere di O_2 e di pH tra le

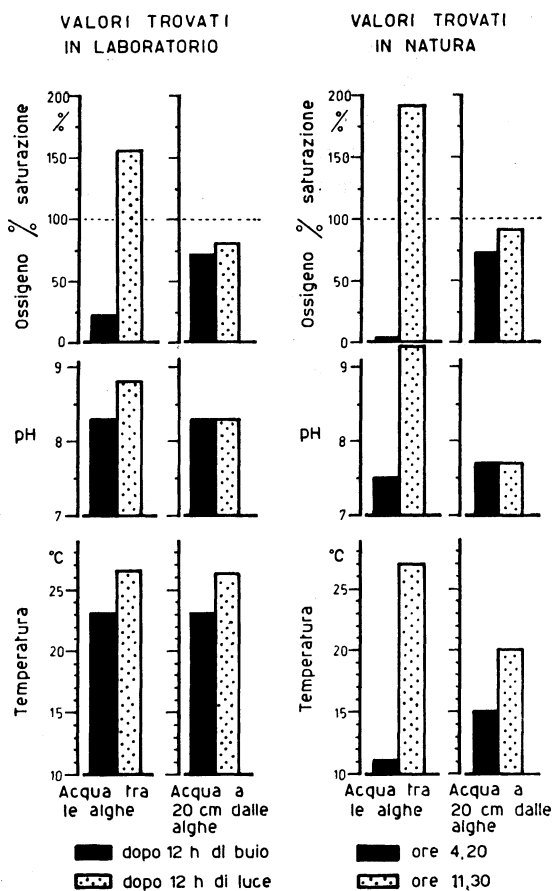


FIG. 4.

Confronto tra i valori trovati in ambiente acquatico naturale con *Enteromorpha intestinalis* (Lago Patria, dati di MEROLA e SACCHI) e i valori trovati in analogo ambiente riprodotto in laboratorio, in seguito all'alternanza notte/giorno.

Si rileva che, in entrambi i casi, l'alternanza notte/giorno comporta ampie variazioni cicliche giornaliere dell'ossigeno e del pH dell'acqua tra le alghe; a piccola distanza da esse (20 cm) queste variazioni non sono quasi rilevabili. La maggiore ampiezza delle escursioni giornaliere di ossigeno e di pH ed il particolare andamento termico riscontrati in natura (rispetto ai valori rilevati in laboratorio) sono attribuibili alla influenza esercitata dalla intensa radiazione solare sulla fotosintesi e sulla temperatura; in laboratorio, invece, l'intensità della luce è di soli 7.000 Lux. Tuttavia, sia in natura che in laboratorio, è possibile rilevare l'esistenza, tra la vegetazione sommersa molto fitta, di un microambiente con caratteristiche particolari, diverse da quelle dell'acqua che circonda tale vegetazione.

alghe si succedono rapidamente; quindi l'acqua compresa tra le alghe non sempre riesce a raggiungere l'equilibrio con l'acqua che si trova ad una certa distanza dalle piante. Infatti nei casi estremi di acque molto calme, come accade nei nostri esperimenti di laboratorio e talora in natura, si rileva che, già a piccola distanza dalle alghe, le variazioni giornaliere di O_2 e di pH sono molto meno marcate e i loro massimi sono ritardati rispetto ai massimi riscontrati tra la vegetazione.

L'andamento generale del fenomeno studiato è risultato sostanzialmente simile sia in natura che in laboratorio. In natura, rispetto ai dati ottenuti in laboratorio, si è spesso riscontrata: 1) una più accentuata differenza tra « acqua tra le alghe » e « acqua libera circostante », 2) una caduta della tensione di O_2 sotto la saturazione prima del buio completo. Queste differenze sono dovute alle condizioni sperimentali realizzate in laboratorio e principalmente alla bassa intensità luminosa ed al passaggio brusco dal buio alla luce e viceversa.

L'esperimento condotto in laboratorio sia con alghe in piena attività vegetativa (come si riscontrano in primavera) sia con alghe sofferenti (come si riscontrano alla fine della primavera, poco prima della loro scomparsa) ha dato analogo risultato e cioè anche con alghe sofferenti si realizza un microambiente acquatico con caratteristiche diverse da quelle che si riscontrano nell'acqua che si trova ad una certa distanza dalle alghe.

Anche in laboratorio si è constatato che tra la vegetazione sommersa, se manca il rimescolio dell'acqua, l'ossigeno è abbondantissimo durante le ore di luce e scarsissimo durante le ore di buio. Questo spiega perchè gli organismi vegetali che popolano acque calme, e gli animali che vivono tra di essi, presentino una grande plasticità metabolica; infatti diversi AA. (per i vegetali v. PANNIER 1957-58, per gli animali v. MACAN 1961, per discussione MEROLA e SACCHI 1960) hanno trovato che certi organismi provenienti da acque tranquille sono capaci di modificare ampiamente l'intensità respiratoria in dipendenza di tensioni di O_2 molto diverse. Le bassissime tensioni di O_2 notturne richiedono adattamenti speciali, forse talora caratterizzati anche dalla possibilità di un temporaneo metabolismo anaerobico notturno, uguale

a quello trovato da alcuni AA. (v. discussione in KESSLER 1960 a e 1960 b, SPRUIT 1962) in certe alghe unicellulari tenute quasi in assenza di O_2 . Probabilmente ha importanza ecologica la coincidenza notturna tra rarefazione dell' O_2 , oscurità e abbassamento della temperatura. Anche BAYERS (1963), studiando in laboratorio il ciclo giornaliero dell' O_2 e della CO_2 in microecosistemi acquatici costituiti da diversi animali e vegetali, richiama l'attenzione sul significato adattativo della riduzione notturna della respirazione.

Il ciclo giornaliero del pH deve anch'esso esercitare la sua influenza sui vegetali sommersi, essendo nota l'azione del pH sulla fotosintesi (OUELLET & BENSON 1952, HOLM-HANSEN 1962) e sulla respirazione (STEEMAN-NIELSEN 1955, GIBBS 1962) delle alghe.

Per una determinata acqua, ad ogni valore di pH corrisponde una certa quantità di CO_2 (BEYERS & ODUM, 1959; BEYERS, 1963). Noi non abbiamo costruito questa curva di taratura per la nostra acqua e quindi non possiamo riportare, in valori assoluti, le variazioni giornaliere di CO_2 ; tuttavia è evidente che nei nostri esperimenti l'innalzamento del pH nelle ore di luce indica una rarefazione diurna di CO_2 ; quindi si può affermare che tra la vegetazione sommersa si realizza un ciclo giornaliero di CO_2 , forse più accentuato del ciclo giornaliero di CO_2 trovato da AA. diversi (v. bibliografia in EVANS 1963 p. 428) nei microclimi tra la vegetazione terrestre. Queste variazioni di CO_2 hanno importanza, almeno perchè questo gas è fattore limitante della fotosintesi.

Si può dunque affermare che il microambiente che si realizza tra la vegetazione sommersa in acque calme è essenzialmente determinato dalle stesse piante le quali sono anche adattate a vivere sotto l'influenza di cicli giornalieri di alcuni fattori ecologici (O_2 , pH, CO_2 , temperatura) con minimi e massimi molto accentuati.

Gli AA. ringraziano la dott.ssa Rosa CASTALDO per la collaborazione durante gli esperimenti di laboratorio.

BIBLIOGRAFIA

- ATKINS, W. R. G. 1922. *The hydrogenion concentration of sea water in its biological relations*. Mar. Biol. Assoc. **12**: 717-771.
- —. 1923a. *The hydrogenion concentration of sea water in its relations to photosynthetic changes*. Part II. Mar. Biol. Assoc. **13**: 93-118.
- —. 1923b. *The hydrogenion concentration of sea water in its relations to photosynthetic changes*. Part III. Mar. Biol. Assoc. **13**: 437-446.
- BERG, K. 1953. *The problem of respiratory acclimatization*. Hydrobiologia, **5**: 331-350.
- BEYERS, R. J. 1962. *Relationship between temperature and the metabolism of experimental ecosystems*. Science, **135**: 980-982.
- —. 1963. *The Metabolism of twelve Aquatic Laboratory Microecosystems*. Ecol. Monographs, **33**: 281-306.
- — & HOWARD T. ODUM. 1959. *The use of carbon dioxide to construct pH curves for the measurement of productivity*. Limnol. and Oceanog. **4**: 499-502.
- BROEKHUYSEN, G. J. 1935. *The extremes in percentage of dissolved oxygen to which the fauna of a Zostera field in the tidal zone of Nieuwediep can be exposed*. Arch. Néerl. Zool. **2**: 339-346.
- DAVIS, E. A. 1950. *Likelihood of photorespiration of lightinhibited respiration in green plants*. Science, **12**: 113-115.
- EMERSON, R., & C. M. LEWIS. 1939. *Factors influencing the efficiency of photosynthesis*. Am. J. Bot. **26**: 808-822.
- EVANS, L. T. 1963. *Environmental Control of Plant Growth*. Acad. Press, New York.
- FELDMANN, J. & A. DAVY DE VIRVILLE. 1933. *Les conditions physiques et la végétation des flaques littorales de la côte des Albères*. Rév. Gén. Bot. **45**: 621-655.
- FISCHER, E. 1929. *Recherches de bionomie et d'océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche*. Ann. Inst. Océan. nouv. sér. **5**: 203-429.
- FOX, H. M. & A. E. R. TAYLOR. 1955. *The tolerance of oxygen by aquatic invertebrates*. Proc. R. Soc. ser. B, **143**: 214-225.
- GESSNER, F. 1940. *Die Bedeutung der Wasserbewegung für die Atmung und Assimilation der Meeresalgen*. Jahrb. f. wiss. Bot. **89**: 1-12.
- —. 1955-58. *Hydrobotanik*, **1-2**, Berlin.

- & F. PANNIER. 1958a. *Influence of oxygen tension on respiration of phytoplankton*. *Limnol. Oceanog.* **3**: 478-480.
- & —. 1958b. *Der Sauerstoffverbrauch der Wasserpflanzen bei verschiedenen Sauerstoffspannungen*. *Hydrobiologia* **10**: 323-351.
- GIBBS, M. 1962. *Respiration*. In LEWIN, R. *Physiology and Biochemistry of Algae*, Acad. Press, New York.
- HOLM-HANSEN, O. 1962. *Assimilation of Carbon Dioxide*. In LEWIN, R. *Physiology and Biochemistry of Algae*, Acad. Press, New York.
- HUTCHINSON, G. E. 1936. *Alkali deficiency and fish mortality*. *Science* **84**: 18
- —. 1957. *A treatise on Limnology*, vol. 1: 599 e 604-605, Wiley and Sons Inc, New York.
- JACOBSEN, J. P. 1912. *The amount of oxygen in the water of Mediterranean*. Report Danish Ocean. Expeditions, **1**: 207-236.
- KESSLER, 1960a. *Biochemische Variabilität der Photosynthese: Photoreduktion und verwandte Photosynthesetypen*. In « *Handbuch der Pflanzenphysiologie* » (W. RUHLAND ed.). Vol. V: CO₂ Assimilation pp. 951-965, Springer, Berlin.
- —. 1960b. *Der Einfluss von Sauerstoff auf die Photosynthese*. In « *Handbuch der Pflanzenphysiologie* » (W. RUHLAND ed.) vol. V: CO₂ Assimilation, pp. 935-950, Springer, Berlin.
- KUHL, H. & H. MANN. 1952. *Rhythmische Veränderungen im Chemismus von Aquarienwassern*. *Z. für Fscherei* **1**: 7-27.
- —. 1960. *Vergleich des Stickstoffabbaus in See und Süßwasseraquarien*. *Vie et Milieu*, **11**: 531-545.
- LEGENDRE, R. 1909a. *Recherches physico-chimiques sur l'eau de la côte à Concarneau*. *Bull. Inst. Océan.* 144.
- —. 1909b. *Recherches sur les variations de température, de densité et de teneur en oxygène de l'eau de la côte a Arcachon*. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, **12**: 95-123.
- LYMAN, J. 1961. *Changes in pH and total CO₂ in natural waters*. *Limnol. Oceanog.* **6**: 80-82.
- MACAN, T. T. 1961. *Factors that limit the range of freshwater animals*. *Biol. Rev.*, **36**: 151-198.
- MARSHALL, S. M., A. G. NICHOLLS & A. P. ORR. 1935. *On the biology of Calanus finmarchicus*. VI. *Oxygen consumption in relation to environmental conditions*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **20** (1): 1-28.
- MEROLA, A. & C. F. SACCHI. 1960. *Ritmi nictemerali di fattori ecologici in microambienti acquatici salmastri e loro significato biologico*. *Del-pinoa*, n.s. **2**: 97-163.

- MOORE, W. G. 1942. *Field studies of the oxygen requirements of certain fresh water fishes*. Ecology, **23**: 319-329.
- MOORE, P. 1958. *Marine Ecology*. London & N.Y.
- MORETTI, G. P., F. GIANNOTTI & C. ROSSI. 1958. *Ritmi nictemerali dell'ossigeno disciolto nelle acque preappenniniche del Fiume Metauro*. Atti Soc. It. Sc. Nat., **97**: 281-308.
- NICOL, E. 1935. *The ecology of a Salt-Marsh*. Journ. Mar. Biol. Ass. U.K., **20**: 203-261.
- OLSON, T. A. 1932. *Some observations on the interrelationships of sunlight, aquatic plant life and fishes*. Trans. Amer. Fish. Soc., **62**: 278-289.
- ORR, A. P. & F. W. MOORHOUSE. 1933. *Variations in some physical and chemical conditions on and near Low Isles Reef*. Sci. Repts. Great Barrier Reef Exped., **2**: 87-98.
- OUELLET, C. 1951. *The path of carbon in photosynthesis. XII. Some temperature effects*. J. Exptl. Botany, **2**: 316-320.
- — & A. A. BENSON, 1952. *The path of Carbon in photosynthesis. XIII. pH effects in C¹⁴O₂ fixation by Scenedesmus*. J. Exptl. Botany **3**: 237-245.
- PANNIER, F. 1957-58. *El consumo de oxígeno de plantas acuáticas en relación a distintas concentraciones de oxígeno*. Acta Científica Venezolana, **8**: 148-161, **9**: 2-13.
- PANTANELLI, E. 1914. *Sul ricambio respiratorio delle alghe marine*. Bull. Orto Bot. Università Napoli, **4**: 389-426.
- PARK, K., D. W. HOOD & H. T. ODUM. 1958. *Diurnal pH variation in Texas bays, and its application to primary production estimation*. Publ. Inst. Mar. Sci. Texas, **5**: 47-64.
- PRINTZ, H. 1942. *Algenphysiologische Untersuchungen. I. Über Wundreiz bei den Meeresalgen. II. Über die Bedeutung der Wasserbewegung für den Gaswechsel der Meeresalgen*. Skrifter Utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo, I Mat. - Naturv., Klasse, (1): 1-35.
- SACCHI, C. F. 1961. *Ritmi nictemerali di fattori ambientali e frequenza dello zoobenthos fisso in un microambiente salmastro*. Boll. di Zool. **28**: 13-30.
- — & A. RENZONI, 1962. *L'écologie de Mytilus galloprovincialis (Lam.) dans l'étang littoral du Fusaro et les rythmes annuels et nyctéméraux des facteurs environnants*. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, **32** suppl.: 255-293.
- SARGENT, C. & J. C. HINDEMAN. 1943. *The ratio of carbon dioxide consumption to oxygen evolution in sea water in the light*. J. Mar. Res., **5**: 131-135.
- SCHUTTE, K. H., & J. F. ELSWORTH. 1954. *The significance of large pH fluctuations observed in some African vleis*. J. of Ecol., **42**: 148-150.

- SEARS, P. B. 1936. *Crisis under water*. Science, **83**: 81.
- STEEMANN NIELSEN, E. 1955. *Influence of pH on the respiration in Chlorella pyrenoidosa*. Physiol. Plantarum, **8**: 106-115.
- STEPHENSON, T. A., A. ZOOND & J. EYRE. 1934. *The liberation and utilisation of oxygen by the population of rock-pools*. Journ. Exp. Biol., **11**: 162-172.
- STILES W. & W. LEACH. 1960. *Respiration in plants*. Methuen & Co., IV edit.
- SPRINT, C. I. P. 1962. *Photoreduction and Anaerobiosis*. In LEWIN, R. *Physiology and Biochemistry of Algae*, Acad. Press, New York.
- TOMLINSON, D. 1935. *Rare aquatic phenomena*. Science, **82**: 418.
- VAAAS, K. F. & M. SACHLAN. 1953. *Limnological studies on diurnal fluctuations in shallow ponds in Indonesia*. Verh. Int. Limnol., **12**: 309-319.
- VERDUIN, J. 1951. *Photosynthesis in naturally reared aquatic communities*. Plant Physiol., **26**: 45-49.
- WHITNEY, R. J. 1942. *Diurnal fluctuations of oxygen and pH in two small ponds and a stream*. J. Exp. Biol. **19**: 92-99.

R I A S S U N T O

Il presente lavoro riguarda lo studio sperimentale del microclima che si realizza, tra la vegetazione sommersa, in acque calme.

Per questo scopo è stato riprodotto in laboratorio un ambiente acquatico, analogo ad ambienti salmastri studiati precedentemente in natura, con *Enteromorpha intestinalis* e *Chaetomorpha aerea*; questo ambiente è stato tenuto in condizioni costanti, in cella climatica, e sottoposto a cicli giornalieri di 12h di luce/12h di buio; quindi sono state seguite le variazioni giornaliere di alcuni fattori ecologici nell'acqua tra le alghe e nell'acqua a piccola distanza da esse.

Il confronto tra i dati ottenuti in laboratorio e i dati trovati in natura permette le seguenti conclusioni:

1) Se le alghe sono fitte e le acque calme, tra la vegetazione sommersa si realizza un microambiente. Esso conserva la sua autonomia ecologica e presenta caratteristiche diverse da quelle che si riscontrano nell'acqua libera, ad una certa distanza dalle alghe.

2) In questo microambiente si hanno ampie variazioni cicliche giornaliere di O_2 , CO_2 , pH e temperatura con massimi e minimi molto accentuati.

3) Le ampie fluttuazioni giornaliere di questi fattori ecologici, ad eccezione della temperatura, sono il risultato del metabolismo delle alghe influenzato dal ciclo luce/buio.

4) Le alghe che popolano acque calme sono adattate a vivere, durante le 24 ore, in condizioni molto diverse, con valori di O_2 , pH e temperatura elevati durante il giorno e più bassi durante la notte. Per la CO_2 si verifica l'opposto. Le quantità molto elevate di O_2 (150-200%, ed oltre, di saturazione) durante le ore di luce e le quantità minime di questo gas (tracce indosabili) durante le ore di buio richiedono adattamenti respiratori particolari. Per questo motivo gli organismi che provengono da acque calme presentano spesso una grande plasticità metabolica. Probabilmente ha importanza ecologica la coincidenza notturna tra rarefazione dell' O_2 , oscurità ed abbassamento della temperatura.

5) Si può quindi concludere che le alghe che vivono in acque calme devono sopportare condizioni microambientali giornaliere estreme, e in particolare ritmi nictemerali di fattori ecologici che esse stesse determinano in seguito all'alternanza notte/giorno.

S U M M A R Y

Light/dark cycles, algae metabolism and diurnal fluctuations in microenvironmental factors of underwater vegetation.

The present work is a study of the microclimate found in underwater vegetation in calm waters.

An aquatic environment — similar to the brackish-water environments previously studied in the field — was set up with *Enteromorpha intestinalis* and *Chaetomorpha aerea*. It was maintained under constant conditions in a climatic cell and subjected to daily cycle of illumination: twelve hours light/ twelve hours dark. The daily variations of a number of ecological factors (temperature, O_2 , pH) in the water between the algae and at a short distance from them was then followed.

A comparison between the resorting laboratory data and field data allow the following conclusions:

1) In dense algae a microenvironment establishes itself, keeping an ecological autonomy with characteristics that are different from those of the surrounding free water. This seems to be due to the slow diffusion of gases in water and because there are rapid variations in temperature, O_2 , CO_2 and pH during the course of the day.

2) The temperature, O_2 and pH maxima and minima are very marked, and similar both in the field and the laboratory, differences being mainly due to the low intensity (7.000 lux) and the brusque switch from light to dark — and viceversa — in the laboratory.

3) These fluctuations — with the exception of temperature — are the result of the metabolic activity of algae directly influenced by the light/dark cycle. The result was similar — but of course of different intensity — for algae in full vegetative activity (spring) and at the end of their vegetative cycle (end of June).

4) Algae of calm waters are adapted to live in very varying conditions of O_2 , pH, temperature during the 24- hours cycle (high O_2 , pH and temperature levels during the day; low levels at night: the inverse for CO_2 concentration). The high oxygen levels (150-200 % saturation, and more) during daylight, and the minimum quantities (sometimes unmeasurable) by night require special respiratory adaptations. Thus, these algae show: a) high metabolic plasticity; b) modified respiratory rate over a wide range in relation to varying O_2 tension; c) probably temporary (night time) anaerobic metabolism, similar to certain unicellular algae experimentally subjected to atmospheres lacking oxygen. Perhaps the night coin-

vidence of reduction of O_2 tension, darkness and drop of temperature are ecologically important.

The daily pH cycles presumably influence the underwater vegetation activity; the influence of pH on photosynthesis and respiration in plants is well known. pH is principally dependent on CO_2 concentration, and CO_2 variations within underwater vegetation are more marked than amongst the terrestrial counterpart.

5) It can then be concluded that the extreme microenvironmental fluctuations in which these algae live are largely the result of their own activity during the day/night cycle (nycthemeral rhythms).