

VITTORIO TONOLLI

INTRODUZIONE ALLO STUDIO
DELLA LIMNOLOGIA

(ECOLOGIA E BIOLOGIA DELLE ACQUE DOLCI)

EDIZIONI DELL'ISTITUTO ITALIANO DI IDROBIOLOGIA
VERBANIA PALLANZA

1964

VITTORIO TONOLLI

**INTRODUZIONE ALLO STUDIO
DELLA LIMNOLOGIA**

(ECOLOGIA E BIOLOGIA DELLE ACQUE DOLCI)

versione elettronica di Roberto Bertoni
del testo originale rivisto da Gianluigi Giussani

CNR Istituto Italiano di Idrobiologia
2001

Perché questo e-book

L'ultima ristampa di questo libro risale al 1964. Nel frattempo più di una generazione di studenti lo ha utilizzato e la sua diffusione è stata tale che pochi, tra quelli che si occupano di ecologia delle acque interne, non conoscono il "Tonollino". Benché questo testo oggi presenti vistose lacune perché la limnologia ha compiuto negli ultimi decenni notevoli progressi, esso riscuote ancora interesse in quanto costituisce una sintesi tutt'ora efficace delle nozioni basilari di limnologia. Questo ci è parso sufficiente a giustificarne, se non un ristampa cartacea onerosa per editori e lettori, l'edizione in forma di e-book che viene qui proposta.

Si tratta di un esperimento editoriale che potrà favorire lo sviluppo dell'editoria scientifica di discipline che, come la limnologia, sono poco appetite dall'editoria convenzionale perché hanno un mercato modesto.

L'auspicio è che la nuova vita che la tecnologia offre al "Tonollino" gli permetta di essere ancora utile a formare nuovi limnologi, in attesa di un nuovo testo di limnologia adeguato al pubblico italiano.

Roberto Bertoni

Verbania Pallanza, novembre 2001

Prefazione all'edizione del 1964

Questo volume non ha nè la veste nè le pretese di un trattato. È soltanto un ausilio didattico che viene offerto agli studenti di questa disciplina.

È un ampio rifacimento ed aggiornamento del Corso di Idrobiologia di V. Tonolli, edito dalla Libreria Editrice Nogueroles, Milano (1953). Alcuni argomenti sono anzi del tutto nuovi, ed in particolare i Capitoli 20 e 21.

La rielaborazione e la stesura di molti capitoli non sono state curate da me, ma da altri ricercatori dell'Istituto Italiano di Idrobiologia, Verbania Pallanza, in possesso di particolare competenza nei campi specifici: Dr. L. Barbanti, Dr. A. Berg, Dr. G. Bonomi, Dr. A. Carollo, Dr. M. Gerletti, Dr. E. Grimaldi, Dr. A.M. Nocentini, Dr. D. Povoledo, Prof. G. Ramazzotti. I loro nomi sono menzionati nell'indice, accanto ai titoli dei Capitoli dei quali ciascuno di loro ha avuto cura.

Desidero esprimere a ciascuno di questi cari e fedeli compagni di lavoro il mio più vivo ringraziamento.

Vittorio Tonolli

INDICE

Cap. I	LIMNOLOGIA E IDROBIOLOGIA	1
Cap. II	LA RETE FLUVIO-LACUSTRE (<i>L. Barbanti e A. Carollo</i>)	5
Cap. III	ORIGINE DEI BACINI LACUSTRI (<i>L. Barbanti e A. Carollo</i>)	8
	Criteri di classificazione	8
	Laghi accidentali	9
	Laghi regionali	10
Cap. IV	MORFOLOGIA E MORFOMETRIA DELLA CONCA LACUSTRE (<i>L. Barbanti e A. Carollo</i>)	25
	Planimetria dei laghi	25
	Batimetria	26
	Azioni morfogene esercitate dall'acqua contenuta in una conca lacustre	29
Cap. V	CENNI SULLA STRUTTURA E SU ALCUNE CARATTERISTICHE FISICHE DELL'ACQUA (<i>D. Povoledo</i>)	34
	Densità	38
	Viscosità	41
	Tensione superficiale	42
	Calore specifico dell'acqua	42
Cap. VI	PROPRIETÀ OTTICHE DEI LAGHI (<i>G. Ramazzotti</i>)	44
	Trasmissione ed assorbimento della radiazione nell'acqua	46
	Tecniche di ricerca	48
	Variazione nella trasmissione	48
	Composizione spettrale	49
	Trasparenza	51
	Colore dell'acqua	52
Cap. VII	PROPRIETÀ TERMICHE DEI LAGHI (<i>G. Ramazzotti</i>)	55
	Il processo di riscaldamento di un lago temperato	56
	Definizione del termoclinio	58
	Il raffreddamento autunnale di un lago	59
	Terminologia dei laghi sulla base delle loro vicende termiche	61
	Riscaldamento invernale delle acque di fondo	63
	Bilancio termico dei laghi	64

	Lavoro del vento	66
	Stabilità di un lago	68
	Temperature delle acque batiali in laghi molto profondi	70
	Curve termiche anomale	71
Cap. VIII	IL REGIME TURBOLENTO DELL'ACQUA (<i>L. Barbanti e A. Carollo</i>)	73
Cap. IX	MOVIMENTI DELLE ACQUE LACUSTRI (<i>L. Barbanti e A. Carollo</i>)	76
	Onde progressive	76
	Sesse superficiali	80
	Sesse interne (o termiche)	83
	Correnti	84
Cap. X	LO STATO MEROMITTICO (<i>L. Barbanti e A. Carollo</i>)	90
Cap. XI	LE CARATTERISTICHE CHIMICHE DELLE ACQUE LACUSTRI (<i>D. Povoledo</i>)	95
	L'ossigeno	95
	Rapporto di Thienemann	104
	Il deficit in rapporto all'unità di superficie	104
	Anidride carbonica, bicarbonati e carbonati, pH	105
	Calcio e magnesio	111
	Cloruri e solfati	112
	Ferro e manganese	113
	Fosforo	115
	Silicati	117
	Azoto	118
	La sostanza organica	112
Cap. XII	IL POPOLAMENTO DELLE ACQUE INTERNE. GENERALITÀ	128
	Classificazione degli ecosistemi acquicoli	130
Cap. XIII	POPOLAMENTO PLANCTONICO	133
	Fitoplancton	138
	Zooplancton	141
	1. Assetti della distribuzione del popolamento planctonico nell'ambiente lentico	150
	2. Successione stagionale dei popolamenti planctonici	162
	3. Flos-aquae	171
	4. Ciclomorfosi negli organismi planctonici	173
Cap. XIV	POPOLAMENTO BENTONICO (<i>G. Bonomi e A.M. Nocentini</i>)	177

	Zona litorale	179
	Zona sub-litorale	182
	Zona profonda	183
	Tipologia dei laghi a seconda dei loro popolamenti bentonici	192
	Quantità totale di fauna bentonica	195
Cap. XV	POPOLAMENTO BATTERICO	198
	<i>(M. Gerletti)</i>	
	Alcune caratteristiche dei batteri	199
	Specie e processi batterici interessanti nella economia limnetica	200
	Cenni sui funghi	201
	Metodi di raccolta dei campioni per le analisi batteriologiche	201
	Metodi di studio	202
	Distribuzione dei batteri	203
	Tipi di laghi e popolamenti batterici	206
Cap. XVI	LE ACQUE CORRENTI	207
	<i>(A.M. Nocentini)</i>	
	Condizioni fisiche e chimiche delle acque correnti	208
	Zonazione degli organismi insediati in acque correnti e loro adattamenti	210
Cap. XVII	CENNI DI METODOLOGIA LIMNOLOGICA	214
	<i>(G. Bonomi)</i>	
	Plancton	214
	Materiale di fondo	217
	Determinazioni fisiche e chimiche	219
Cap. XVIII	PRODUZIONE, PRODUTTIVITÀ, ATTIVITÀ METABOLICA	223
	Produzione primaria	224
	Produzione a livello dei consumatori	228
	Classificazione dei laghi sulla base della loro capacità produttiva	231
Cap. XIX	LA VICENDA EVOLUTIVA DEI LAGHI	236
	Dispersione, isolamento e fenomeni evolutivi in organismi lacustri	240
Cap. XX	L'ITTIOFAUNA D'ACQUA DOLCE: BIOLOGIA,	245

ECOLOGIA E PESCOLTURA

(*A. Berg e E. Grimaldi*)

Le specie ittiche delle acque dolci italiane	245
Azione dei fattori abiotici ambientali sulle popolazioni ittiche	248
Azione dei fattori biotici ambientali sulle popolazioni ittiche	252
Relazioni fra pesci (inter- ed intraspecifiche)	254
Regime alimentare	256
Dinamica di popolazione	259
Azione dell'uomo sulle popolazioni ittiche	265

Cap. XXI	GLI INQUINAMENTI DELLE ACQUE DOLCI	270
	(<i>E. Grimaldi</i>)	
	Inquinamenti naturali e inquinamenti umani	270
	Fonti di inquinamento	271
	Inquinamenti acuti e cronici	272
	Inquinamenti da sostanze organiche	274
	Altri tipi di inquinamento	277
	Trattamento degli effluenti organici	278
	BIBLIOGRAFIA ESENZIALE	280

LIMNOLOGIA E IDROBIOLOGIA

Compito della limnologia è lo studio delle acque continentali o acque interne: a) raccolte di acque ferme o con moto inapprezzabile (ambienti léntici: stagni, pozze, paludi, laghi, ecc.), e b) dotati di un più o meno vivace movimento (acque correnti o ambienti lotici: ruscelli, torrenti, fiumi, ecc.). Lo studio di queste ultime viene anche definito potamologia.

La limnologia non deve essere confusa con la idrobiologia, che studia soltanto uno degli aspetti delle raccolte d'acqua: il popolamento animale e vegetale, che esse albergano.

La limnologia studia la raccolta d'acqua sotto tutti i possibili punti di vista, e molte sono quindi le scienze dalle quali essa deve sollecitare la collaborazione: zoologia, botanica, chimica, fisica, geografia fisica, geologia, petrografia, meteorologia, ecc.

Ad esempio, essa deve rendersi conto della distribuzione dei laghi sulla superficie dei continenti, nella attualità (geografia limnologica) e nei tempi passati (paleolimnologia) e cercare di trovare una ragione a tale distribuzione - che non è casuale - nelle forme del paesaggio (morfologia terrestre) e nelle vicende del clima.

Il limnologo deve conoscere la forma dei bacini lacustri che egli studia, poiché dalla quantità d'acqua contenuta in un lago e dal modo con il quale essa è distribuita alle varie profondità dipendono molte caratteristiche: fisiche, chimiche e biologiche del lago (non esistono due laghi identici e la forma della conca sommersa è largamente responsabile di queste diversità, a parità di altre condizioni). Queste conoscenze si raggiungono rilevando topograficamente il lago, per disegnarne una carta planimetrica, e scandagliandolo accuratamente per introdurre in questa carta le indicazioni della profondità (curve isobate, analoghe alle isoipse del rilievo terrestre) .

La conoscenza delle forme del paesaggio circostante, come delle forme sommerse del bacino lacustre, apre la strada alla interpretazione della origine del lago, al riconoscimento, cioè, delle cause geologiche che hanno formato la conca lacustre. Queste cause possono essere svariatissime, e qui la collaborazione del geologo è indispensabile. Riconosciuta l'origine, si può anche datare il lago, e conoscere quindi quanto tempo è occorso, approssimativamente, perché il lago pervenisse alla sua fisionomia attuale, specialmente dal punto di vista chimico e biologico. E poiché tutti i laghi si modificano con l'andare del tempo, queste conoscenze ci permettono talora di collocare un asse dei tempi sotto i fatti salienti della evoluzione lacustre.

Questo compito è arduo, ma parecchi altri ordini di conoscenze possono venire in aiuto: la natura dei fondi lacustri, la stratificazione del materiale minerale e organico che le acque sovrastanti vi hanno lasciato sedimentare con il passare del tempo, l'analisi dei pollini fossili o di altri resti organici che vi possono essere inglobati, la determinazione della quantità di isotopi radioattivi del carbonio contenuta nei frammenti organici del fondo, e così via. Procedimenti e tecniche che la limnologia prende a prestito da altre scienze, volgendoli allo studio dei suoi problemi caratteristici.

L'acqua stessa contenuta nella conca di un lago deve essere studiata con procedimenti forniti dalla fisica e dalla chimica. Anche nei laghi più limpidi e cristallini, come quelli di alta montagna, essa non è mai acqua pura. Contiene in soluzione gas e composti chimici forniti dall'atmosfera, sostanze disciolte e particelle sospese che vengono dai terreni sui quali ha circolato l'acqua degli affluenti che alimentano il lago, altri composti che vengono liberati dalle reazioni che continuamente si svolgono nell'acqua, come nei sedimenti delle rive e dei fondi.

Questa costituzione chimica delle acque lacustri non è solamente una eco della composizione chimica dell'atmosfera sovrastante, ed uno specchio della costituzione litologica e pedologica del bacino di alimentazione del lago (e delle variazioni che l'uomo vi può avere introdotto), ma è modificata dalle attività fisiologiche e biochimiche degli organismi vegetali e animali che sempre popolano un lago, vivendo tanto in seno alle acque libere quanto insediati sui fondi. La composizione chimica delle acque lacustri ne subisce continue modificazioni, che possono assumere grande rilievo quando il popolamento sia molto fitto e molto attivo. La composizione chimica delle acque dei laghi, quando queste non siano - per qualche eccezionale circostanza - prive di vita, è quindi largamente controllata dalle attività degli organismi viventi. E lo stesso può essere detto per i fondi lacustri, sia per i processi biologici che in essi si svolgono, sia perché sui fondi sedimentano molti dei composti chimici elaborati dagli organismi che vivono nelle acque sovrastanti.

Il chimico, non meno del geologo, è quindi un altro indispensabile collaboratore del limnologo, che molto spesso gli pone problemi molto difficili da risolvere.

La chimica delle acque lacustri può dipendere, nella sua composizione, ancora da un altro fattore: la storia stessa del lago. Se, in un clima fattosi più arido, un lago perde per evaporazione più acqua di quanta gliene portino i suoi tributari e le precipitazioni dirette sullo specchio lacustre, i sali disciolti si concentrano: il lago diventa salato ed i sali possono precipitare e deporsi sulle rive disseccate in croste saline. Qualche volta questa trasformazione (o quella inversa: raddolcimento di acque marine rimaste intercluse alla superficie di un continente) ha fornito spunto al calcolo degli anni occorsi, e quindi dell'età del lago.

Un lago riceve energia dal mondo esterno prevalentemente sotto due forme: di energia raggiante, proveniente dal sole e dalla volta celeste, e di energia meccanica, fornitagli dal vento che investe la superficie delle acque. Questi rifornimenti energetici sono fondamentali per tutti i fenomeni: fisici, chimici, biologici, che si svolgono in seno alle acque. L'energia raggiante assorbita dalle acque viene trasformata in calore e in processi fotochimici; l'energia meccanica provveduta dal vento mette in moto le acque ed ha grandissima parte nella distribuzione, entro tutta la massa delle acque lacustri, delle proprietà assunte da alcuni strati di esse, per esempio dalle acque di superficie o da quelle a contatto con i sedimenti.

La quantità di calore contenuta nelle acque di un lago, e che varia continuamente (il lago non solamente assorbe calore, ma ne emana), viene misurata sotto forma di temperatura - e la conoscenza della termica di un lago (della distribuzione, cioè, della temperatura a tutte le profondità, e delle sue variazioni) ha importanza fondamentale, poiché dalla temperatura dipendono moltissimi altri fenomeni. Vi sono appositi numerosi strumenti e appositi procedimenti di rilevamento e di calcolo per apprezzare la termica di un lago e misurare i fenomeni che ne dipendono: e qui è il fisico che porge al limnologo strumenti e metodi, spesso molto raffinati.

I movimenti dell'acqua di un lago non si esauriscono nel fatto più appariscente della ondazione superficiale; l'azione del vento e fenomeni concomitanti provocano la formazione di onde interne, invisibili alla superficie, pulsazioni che possono mettere in gioco grandi masse d'acqua, e quindi influire grandemente sulla distribuzione delle proprietà dell'acqua e dei suoi contenuti, abiotici e biotici.

Finalmente, una grande parte della limnologia deve occuparsi degli abitatori delle acque lacustri, numerosissimi e che vanno dai batteri e dalle alghe inferiori alle fanerogame, tra i vegetali; dai protozoi ai mammiferi, tra gli animali.

La botanica e la zoologia da un lato, l'ecologia dall'altro - cioè la scienza dei rapporti degli organismi tra di loro e con le condizioni ambientali - sono continuamente chiamate in causa e trovano nell'ambiente delle acque interne uno dei più fertili e remunerativi campi di lavoro. La limnologia è molto direttamente interessata alla collaborazione del botanico, dello zoologo, dell'ecologo, perché piante e animali viventi nelle acque dolci non solamente sono di per sé interessanti e spesso singolari per la loro biologia, ma perché essi, come si è già accennato, intervengono direttamente nel modificare le proprietà dell'acqua e le caratteristiche stesse dei bacini lacustri, e rappresentano fattori importanti e molto attivi nella evoluzione medesima dei laghi. Qui vi è da fare non solamente per il biologo, ma anche per il geochimico, poiché in seno alle acque, forse ancora più che alla superficie delle terre emerse, l'attività biologica degli organismi può portare a conseguenze di grande rilievo nella evoluzione geochimica della litosfera.

Questi sommari cenni mostrano come la limnologia sia una scienza sintetica, che coordina e organizza, nel proprio campo di studio, la cooperazione di parecchie altre scienze e si sforza di integrare i risultati delle ricerche particolari entro un quadro molto generale: cercare di intendere quale sia la funzione che le acque interne esercitano - ed hanno sempre esercitato - nella evoluzione generale fisica e biologica, delle superfici continentali, e cercare di afferrare quali siano i meccanismi fisici, chimici, biologici (tutti e tre strettamente interferenti), grazie ai quali tale funzione viene esercitata.

CAPITOLO II

LA RETE FLUVIO-LACUSTRE

La terra, intesa nel suo insieme (**geosfera**), è costituita da una porzione solida (**litosfera**), rappresentante la parte resistente o passiva nei confronti delle azioni modificatrici, che sono invece operate dall'elemento liquido (**idrosfera**) e da quello aeriforme (**atmosfera**).

L'acqua sul nostro pianeta si trova, come è noto, in tre stati di aggregazione (solido, liquido ed aeriforme) ed è soggetta ad un ciclo la cui forza motrice è il calore solare. Dall'atmosfera, dove essa si trova allo stato di vapore, ricade sulla terra, per condensazione, sotto varie forme: pioggia, neve, grandine, rugiada, brina.

Venuta a contatto con la superficie terrestre, una prima parte ritorna immediatamente nell'atmosfera per evaporazione, una seconda scorre sulla superficie del suolo e scende al mare attraverso la rete fluvio-lacustre, una terza penetra nel sottosuolo donde può andare ad arricchire le acque continentali attraverso le sorgenti ed infine una quarta dà luogo alla formazione dei ghiacciai. Dal suolo, dai corsi d'acqua, dai laghi, dagli oceani e dalla vegetazione l'acqua risale per evaporazione nell'atmosfera, da dove riprenderà il suo ciclo (Fig. 1).

Le precipitazioni non hanno una distribuzione uniforme sulla terra; di conseguenza si avranno differenti manifestazioni della rete idrografica: al limite, una regione livellata si avrà soltanto in assenza totale di precipitazioni. A seconda delle diverse caratteristiche della rete fluvio-lacustre le terre emerse si possono suddividere in regioni di tre differenti tipi:

a) **regioni esoreiche** o normali (tipiche dei climi temperati), caratterizzate da corsi d'acqua raggiungenti il mare.

- b) **regioni endoreiche** in cui i corsi d'acque non sfociano nei mari; localizzabili approssimativamente tra i deserti subtropicali e le regioni tropicali e quelle temperate umide.
- c) **regioni areiche** caratterizzate dall'assenza totale di fiumi; esse sono grossolanamente localizzate lungo le cinture sub-tropicali.

È dai laghi che la limnologia ha tratto i risultati più importanti; le ricerche sulle acque correnti (fiumi, torrenti, ecc.), non sono altrettanto progredite, benché la loro funzione alla superficie della terra non sia certamente meno fondamentale di quella delle acque cosiddette "ferme" o "stagnanti". Ma i laghi, in tutte le loro forme, non possono essere disgiunti dai fiumi. Il quadro che la natura ci presenta è quello di una rete fluvio-lacustre ininterrotta, comprendente fiumi e laghi (essendo questi ultimi in generale scaglionati lungo il corso dei fiumi), ricoprente regolarmente le superfici continentali.

La funzione di tale rete è ben nota: essa drena le superfici continentali, vi raccoglie le acque di provenienza atmosferica avviandole verso il mare, e stabilisce così, attraverso le terre emerse, la continuità del ciclo dell'acqua sulla terra, tra l'atmosfera e l'idrosfera.

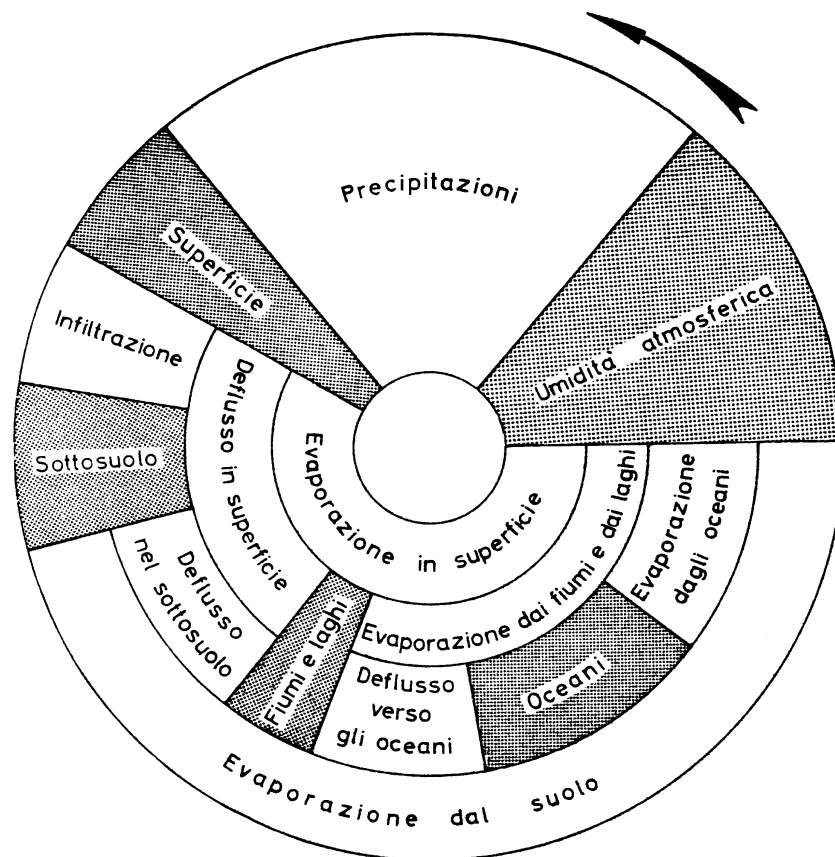


Fig. 1. Ciclo dell'acqua. (Le parti tratteggiate rappresentano aree di immagazzinamento.)

È dunque un meccanismo d'importanza fondamentale nell'economia del pianeta ed è ovvio che esso abbia funzionato, dal momento in cui sono apparse sul globo terre emerse (circa tre miliardi di anni fa). Si può quindi ragionevolmente supporre che il fenomeno lacustre sia altrettanto antico ed abbia esercitato le sue caratteristiche funzioni sulle terre emerse sino dai loro esordi.

Ora, la rete fluvio-lacustre non è immobile alla superficie dei continenti: con l'evolversi della loro morfologia si modificano anche i corsi d'acqua che ne dipendono; essi possono aprirsi altre vie, percorrere nuovi territori. E poiché i laghi dipendono per la loro alimentazione dalla rete fluviale, anche essi si spostano insieme con quella (**divagazione**).

D'altronde, mentre vecchi laghi vengono abbandonati e si colmano, laghi nuovi si costituiscono per varie cause agenti repentinamente o lentamente; fenomeni di modificazione dell'altezza dell'incile, cattura, squilibrio idrologico sono relativamente frequenti e sufficientemente documentati.

I laghi inoltre hanno una notevole importanza per la regione in cui si trovano, sia dal punto di vista morfologico in quanto costituiscono il livello di base dell'erosione di tutto il bacino idrografico a monte di essi, sia dal punto di vista idrologico poiché i bacini lacustri hanno una funzione regolatrice per la possibilità di temporanei immagazzinamenti di masse d'acqua eccessivamente copiose e di successivi gradualmente smaltimenti attraverso gli emissari.

Dal punto di vista pratico, poi, i laghi rappresentano riserve idriche che possono essere sfruttate sia per la produzione di energia elettrica, sia per irrigazione, sia anche (previo opportuno trattamento) per uso potabile.

ORIGINE DEI BACINI LACUSTRI

CRITERI DI CLASSIFICAZIONE

L'esistenza di un lago è condizionata da un insieme di cause che determinano una interruzione nella continuità del pendio idrografico e la formazione di una contropendenza. I corsi d'acqua infatti, nel loro fluire, possono incontrare pendenze più o meno accentuate che accelerano lo spostamento delle masse liquide; al limite si hanno cascate e rapide. Quando un ostacolo si interpone al fluire delle acque si presentano varie situazioni: dalla formazione di un lago più o meno profondo ad un semplice rallentamento del moto verso valle delle masse liquide.

Nell'ambito della rete idrografica il lago rappresenta soltanto un fenomeno transitorio in quanto, così come si è venuto a formare il contropendio, questo stesso può essere distrutto per erosione o altre cause; d'altra parte, gli affluenti depositando nella conca i materiali da essi trasportati, determinano il suo interrimento al quale concorre anche la produzione organica del lago stesso.

Ciò che è fondamentale è il non disgiungere il bacino lacustre dalla rete idrografica cui esso appartiene e che lo ha creato; questo rapporto tra lago e fiume è il solo che faccia intendere la genesi e soprattutto l'evoluzione di una massa d'acqua lacustre.

La classificazione dei laghi in base alla loro origine si presenta alquanto ardua, sia per i numerosi e diversi fattori che possono intervenire nella loro formazione, sia perché molti bacini non si prestano ad una semplice interpretazione a causa di più fenomeni intervenuti nella loro genesi.

Strettamente informata a criteri genetici e morfologici è la classificazione che distingue i laghi in due grandi gruppi:

- quelli che sono estranei alla morfologia della regione in cui compaiono, che vi costituiscono cioè una eccezione e riconoscono la loro origine in eventi accidentali, spesso catastrofici (**laghi accidentali**) e
- quelli le cui conche dipendono dalle cause generali che hanno modellato la regione e ne rappresentano un carattere precipuo (**laghi regionali**).

Alla prima categoria appartengono laghi che si originano più spesso in modo improvviso, mentre quelli della seconda si formano lentamente per le stesse cause che determinano la morfologia regionale.

Si possono anche distinguere tre processi di formazione dei laghi: **costruttivo**, quando la conca viene effettivamente edificata; **distruittivo**, quando il bacino lacustre viene scavato; **ostruttivo**, quando una valle preesistente viene sbarrata. Ai fini di una più chiara classificazione è preferibile raggruppare i laghi secondo le cause che hanno determinato i processi di costruzione, distruzione e ostruzione, tenendo conto nel contempo che più sovente è uno solo di questi processi che esercita la sua azione in determinate aree della superficie terrestre.

LAGHI ACCIDENTALI

A. Laghi di frana

Questi laghi si originano a seguito di rapidi spostamenti di cospicue masse litoidi (frane per smottamento, ammolimento, scivolamento, schiacciamento e crollo) in tratti di valle la cui morfologia è di per sé estranea alla formazione di conche lacustri.

Questi bacini hanno in genere una breve durata sia perché la diga è costituita da materiale incoerente (spesso non del tutto impermeabile) che può non reggere alla pressione di masse di acqua, sia perché la brusca interruzione del pendio idrografico determina una sedimentazione del materiale trasportato dai corsi d'acqua, sia ancora perché è possibile che le frane si ripetano e, cadendo nel bacino, contribuiscano così al suo interrimento.

In Italia esempio tipico di lago di frana è il Lago di Alleghe in Val Cordevole (Trentino) originato da una frana caduta dal Monte Forca nel 1771; esso è andato rapidamente interrendosi per l'apporto di alluvioni del fiume Cordevole e si prevede che entro due secoli cesserà di esistere.

Il Lago di Scanno, nella Valle del Sagittario (Abruzzo), è sbarrato da una frana (probabilmente di età postglaciale) che non è totalmente impermeabile, per cui alla base di essa trapelano acque ritenute erroneamente scaturigini del Sagittario. Altri esempi significativi in Italia sono i laghi di Molveno (Trentino) e di Antrona (Ossola).

Da mettersi in relazione con questo tipo di laghi sono anche quelli originatisi per sbarramento di frane-morene o "marocche"; con questo termine si intendono materiali franosi caduti su un ghiacciaio e da questo trasportati a valle e depositati alla fronte. A tale origine sembra dovuta la formazione del Lago di Tovel nel Trentino.

B. Laghi di terremoto

Rappresentano una curiosità ed un fenomeno transitorio; nelle spaccature e nei crepacci, che il moto sismico ha prodotto nel terreno, può temporaneamente raccogliersi acqua e dare origine a specchi lacustri anche molto estesi. In Andalusia, all'estremità del crepaccio Guevejar, formatosi a seguito del terremoto del 1884, si originò un lago di discrete dimensioni.

C. Laghi occupanti crateri di meteoriti

Tali bacini devono la loro origine all'urto di meteoriti sulla superficie terrestre, urto che provoca la formazione di crateri in genere subcircolari; un interessante esempio è costituito dal Chubb Lake presso Quebec.

LAGHI REGIONALI

A. Laghi tettonici

Il termine di bacini tettonici è usato per comprendere tutti quei laghi che si sono formati a seguito di movimenti delle parti più profonde della crosta terrestre ad esclusione di quelli legati a fenomeni di vulcanesimo e di terremoto.

Le masse rocciose sono soggette a dislocazioni e deformazioni per fenomeni di frattura e di ripiegamento che spesso agiscono anche in concomitanza.

Particolarmente importanti sono le regioni terrestri prevalentemente fratturate (tettonica a faglie). con innalzamenti (pilastrici) e sprofondamenti (fosse) di masse rocciose che determinano bacini, per lo più allungati, suscettibili di accogliere masse d'acqua.

La più importante fossa tettonica della terra (quella africana) si estende per circa 5.000 chilometri, dall'Asia Minore all'Africa Orientale; essa ha inizio nei pressi delle montagne del Tauro, prosegue attraverso il Lago di Tiberiade, la depressione Giordano-Mar Morto, il Mar Rosso, ed in Africa interessa la Valle del Awasch, i laghi Zuai, Margherita, Stefania, Rodolfo, Baringo, Natron, Eyasi, Niassa, ecc.

Ad ovest della precedente fossa vi è quella centro-africana che dal Lago Tanganika prosegue attraverso i laghi Kivu, Edoardo, Alberto e raggiunge il Nilo Bianco.

Questi laghi, tra i più estesi della terra (Tanganika 32.000 km², Niassa 26.000 km², Rodolfo 10.000 km²), hanno una profondità assoluta e di criptodepressione molto elevate (Tanganika: prof. ass. 1.470 metri, prof. di cript. 650 metri). Tali profondità stanno a testimoniare della grandiosità degli spostamenti: vi è inoltre da osservare che spesso i laghi sono circondati da dirupi alti centinaia di metri.

Per quanto riguarda le caratteristiche morfologiche del fondo si può notare che in genere quest'ultimo è piano oppure suddiviso in platee a diverse profondità, separate da soglie dovute a faglie trasversali a quelle che hanno determinate le fosse tettoniche.

Allo stesso tipo di fenomeni si possono attribuire le origini dei laghi Baikal (il più profondo del mondo), Balaton e probabilmente altri grandi laghi dell'Asia Centrale.

Accanto a queste grandi fratture della crosta terrestre, si hanno anche imponenti deformazioni delle masse rocciose (tettonica a pieghe), alle quali può essere associata l'origine di bacini lacustri localizzati nelle sinclinali. Naturalmente perché possano formarsi raccolte di masse d'acqua, è necessario che le conche così impostate siano sbarrate. Ad esempio, per il Lago Fählen nel massiccio svizzero del Säntis, una faglia normale all'asse della sinclinale ha dislocato masse rocciose che hanno reso possibile l'adunamento delle acque.

Anche i laghi di Bienne e di Neuchâtel, nella tipica regione a pieghe del Giura franco-svizzero, sembrano essere attribuibili a questo genere di fenomeni.

Tra i laghi di origine tettonica si devono annoverare anche i cosiddetti **laghi di reliquato** cioè relitti di grandi bacini marini e lagunari del passato geologico, scomparsi a seguito dell'emersione del fondo a causa di movimenti epirogenetici.

Classici esempi sono il Mar Caspio e l'Aral, che sono gli ultimi testimoni del Gran Mare Sarmatico, che alla fine dell'era Terziaria si estendeva dalla Jugoslavia alla Russia Meridionale. Ad analoghi fenomeni epirogenetici, uniti ad escavazione glaciale, sono legati i 60.000 laghi della Finlandia, regione innalzata in seguito alla fusione della enorme calotta glaciale quaternaria.

B. Laghi vulcanici

Il vulcanesimo può creare conche lacustri non solamente grazie agli imbuto dei vari tipi di crateri, ma anche con le zone sprofondate attorno ai coni in seguito a prolungate eruzioni e con lo sbarramento di valli o di depressioni operato da colate laviche. Pertanto è possibile distinguere i seguenti tipi principali:

- I. **Laghi craterici** - Esplosioni di eccezionale violenza danno luogo alla formazione di crateri, nei quali possono essere ospitati laghi; se il cratere è unico, il lago è imbutiforme con la massima profondità subcentrale, in corrispondenza del camino (Lago di Monterosi nel Lazio). La conca può risultare dal compenetramento e dalla intersecazione di più crateri, presentare più imbuti dei quali il più profondo è di norma il più recente poiché corrisponde all'ultima eruzione, mentre i crateri precedenti sono stati più o meno oblitterati dalle manifestazioni vulcaniche posteriori. I laghi di Albano e Nemi risultano da due cerchie, ed il Lago di Vico è una conca multipla risultante da almeno tre archi craterici; il Lago di Bracciano è formato pure da una cavità policraterica.
- II. **Laghi di caldera** - Sono enormi depressioni vulcaniche dovute ad esplosioni reiterate, che hanno distrutto il cono preesistente, oppure a sprofondamenti delle parti centrali dei vulcani a seguito della fuoriuscita dei magmi. Esempi tipici sono il Lago di Bolsena ed il Crater Lake nell'Oregon.
- III. **Laghi di sbarramento da colate laviche** - Sono dovuti al consolidamento di lave colate trasversalmente a valli; esempi ne sono conosciuti in Alvernia, nella fossa Africana e nelle Ande argentine.
- IV. **Laghi di sbarramento operato da edifici vulcanici** - L'estinto vulcano di Roccamonfina (Caserta) sbarrò la valle del Liri, creando un lago lungo circa 36 chilometri e largo da 8 a 9 chilometri (superficie non molto inferiore a quella del Lago di Garda).
- V. **Laghi intervulcanici** - Costituiti da conche racchiuse tra edifici vulcanici; tale origine è attribuita al Lago Nicaragua.
- VI. **Laghi di Maare** - Sono bacini costituiti da cavità subcircolari dovute a fenomeni di vulcanesimo puramente esplosivo, con scarsa emissione di materiale incoerente; essi sono tipici della regione dell'Eifel tra il Reno e la Mosella.

C. Laghi pseudovulcanici

In regioni vulcaniche la fuoriuscita di acque dal sottosuolo, sotto forma di sorgenti termali, geysers, ecc., può dare origine a raccolte d'acqua raramente cospicue, ma spesso curiose per le loro singolari caratteristiche.

Così il Bagno dell'Acqua, nell'Isola di Pantelleria, alimentato da sorgenti termali, ha un diametro di 500 metri circa e temperatura di 50-60 °C. Così il Lago di Arquà, negli Euganei, il maggior lago termale italiano (superficie 26.250 m² ; profondità massima 12,6 m), la cui conca è probabilmente stata erosa dalle acque delle fonti termali che l'alimentano.

Dal cratere di Agnano nei Campi Flegrei, il lago è scomparso nel 1870 per prosciugamento artificiale, mentre vi sono rimaste le sorgenti in numero di 75, in buona parte termali, con temperature sino a 75 °C.

D. Laghi carsici

Le regioni modellate dal carsismo sono limnologicamente interessanti (ed altamente caratteristiche), sia perché le attività carsiche creano una speciale morfologia molto ricca di cavità che possono accogliere acque, sia per la peculiarità della idrografia, che si sviluppa in forme particolari.

I fenomeni carsici non sono limitati alle regioni calcaree, benché in esse assumano il più tipico sviluppo, ma si manifestano in ogni territorio in cui le rocce siano solubili nelle acque che vi circolano; così i gessi ed il salgemma ne presentano esempi limitati nell'estensione, ma imponenti per la intensità e per la velocità con cui i fenomeni si svolgono.

Nel caso del calcare, la solubilità è condizionata al tenore di CO_2 nelle acque circolanti secondo l'equilibrio:



Il carbonato, attaccato dalle acque carboniche, si trasforma in bicarbonato solubile (azione corrosiva); restano indissolte le impurità contenute nel calcare e che solitamente vengono deposte sotto forma di argille contenenti idrossidi di alluminio e di ferro; quest'ultimo può impartire alle argille residue una caratteristica colorazione rossiccia (terre rosse del Carso).

Le fessure, che sono sempre presenti nelle masse rocciose calcaree, vengono così attaccate, allargate e moltiplicate dalle acque carboniche che ne disciolgono margini e pareti; il terreno diventa sempre più intensamente assorbente; le acque non riescono a mantenersi in superficie se non per brevi tratti. La rete idrografica superficiale scompare e viene sostituita da una circolazione profonda, la quale continua sotterraneamente l'opera iniziata in superficie creando, entro la massa calcarea, una ricca e complicata rete di fessure, cavità, alvei, cosicché il sottosuolo carsico può essere paragonato ad una sorta di spugna impregnata d'acqua in vario grado. È probabile che questa impregnazione vada crescendo con la profondità e che ad un certo livello la roccia si comporti come se fosse satura d'acqua (e quindi impermeabile); questo livello vien detto livello dell'acqua di base (o dell'acqua di fondo) ed è importante per la comprensione di molti aspetti della idrografia carsica. È ovvio che tale livello si abbassi nei periodi di siccità e si innalzi verso la superficie del suolo in seguito a forti precipitazioni.

Il fatto che le acque meteoriche non possano scorrere in superficie - e non possano quindi esercitare sulle rocce superficiali l'erosione normale - conferisce al paesaggio carsico forme caratteristiche. Il terreno è denudato, la superficie rocciosa è segnata da solchi e strie lungo le direzioni di maggiore solubilità della roccia (campi carreggiati); all'incrocio di questi solchi si formano pozzi e l'insistere dell'azione solvente vi crea caratteristiche cavità imbutiformi (**doline**) le quali vanno man mano allargandosi. Queste, per altro,

più frequentemente si formano anche in connessione con le fessure della roccia calcarea, spiccatamente diaclasata a causa della sua rigidità. Se le acque solventi lasciano depositare al fondo sedimenti argillosi, il fondo diventa impermeabile e la dolina può accogliere, per un tempo più o meno lungo, una certa massa d'acqua. Questi laghi di dolina si presentano tondeggianti e di piccole dimensioni; in Italia ne abbiamo frequenti esempi nel Carso e nell'appennino abruzzese.

Doline adiacenti, allargandosi per effetto della continua azione solvente delle acque meteoriche, possono confluire; le pareti di separazione fra una dolina e l'altra vengono distrutte e si originano così cavità di forme più complesse (**uvala**).

Tutto il rilievo della regione carsica si evolve così in modo molto diverso che nelle regioni sottoposte all'erosione normale delle acque scorrenti in superficie; non si formano valli, ma si costruiscono, invece, sul posto, bacini chiusi che possono diventare anche imponenti quanto ad estensione e che rappresentano una delle caratteristiche del carsismo.

È facile prevedere che la evoluzione del paesaggio carsico proceda così, demolendo le forme originarie e dissolvendo man mano tutta la roccia calcarea disponibile, sino all'incontro di un orizzonte roccioso sottostante, che non sia più solubile. Tale evoluzione, che è tutta legata al potere solvente delle acque circolanti nei calcari, è però molto più lenta della erosione normale, così che, in generale, il paesaggio carsico in calcari tende a conservarsi attraverso i tempi geologici più lungamente dei paesaggi sottoposti alla erosione normale. Questa condizione è importante anche dal punto di vista limnologico, poiché spesso i laghi di regioni carsiche sono laghi molto antichi, ininterrottamente conservatisi sotto forme non molto dissimili dalle attuali.

La lentezza dell'evoluzione carsica dipende dalla solubilità della roccia; l'evoluzione può diventare più veloce in rocce più solubili dei calcari, come i gessi; il Lago del Moncenisio sembra attribuibile a solubilizzazione di rocce di questa natura.

Tra i più vasti bacini chiusi che si incontrano in regioni carsiche vi sono le **polje**, vaste zone depresse, con fondo pianeggiante, che, per lo più impermeabile, può presentarsi ricco di acque e coltivabile (rare oasi nella pietraia carsica). Spesso si tratta di forme precedenti al carsismo: depressioni di origine tettonica, o tronchi di valli morte, relitti di una epoca in cui il territorio non era ancora carsizzato e possedeva una idrografia ed una morfologia normali; insomma, forme antiche nelle quali si è secondariamente insediata l'attività carsica. Tra i laghi di polja ricordiamo quello di Popovo, riempito dalle acque solo periodicamente (7-8 mesi all'anno), quello di Circonio ad est di Postumia e quello di Scutari, sempre colmo d'acque.

In conclusione, mentre la morfologia di una regione carsica, la cui superficie è caratterizzata da una elevatissima quantità di conche, può essere particolarmente favorevole all'insediamento di sistemi lacustri, l'idrografia, che si sviluppa tutta nel sottosuolo a scapito della rete superficiale, rappresenta una condizione negativa. In territorio carsizzato l'acqua può scorrere o permanere alla superficie solamente in via eccezionale, quando, ad esempio, il fondo delle cavità sia ricoperto da una coltre impermeabile (come nel già ricordato caso di sedimenti argillosi al fondo di doline o polje), oppure quando nei calcari si intercalino localmente orizzonti rocciosi; impermeabili (come marne, tufi, ecc.), oppure quando il sottosuolo sia così saturo di acqua, che il livello dell'acqua di fondo possa venire raggiunto localmente dal fondo delle cavità aperte nella superficie del terreno.

Nella loro sussistenza tutte queste possibili raccolte d'acqua sono però vincolate al regime generale della circolazione carsica, della quale subiscono le oscillazioni. Si tratta quindi, di norma, di raccolte d'acqua temporanee o soggette a forti variazioni di livello.

In seguito a copiose precipitazioni, la circolazione superficiale si ravviva temporaneamente; dopo un certo lasso di tempo, le acque vengono inghiottite dal sottosuolo che se ne imbeve e satura e le può quindi restituire là dove si avveri qualcuna di quelle condizioni di impermeabilità locale, che sono state ricordate più sopra. Avviene così che le aperture assorbenti - gli inghiottitoi - attraverso i quali l'acqua penetra nel sottosuolo, possano diventare bocche emittenti, quando la rete sotterranea si sia saturata. Bacini lacustri possono svuotarsi attraverso gli inghiottitoi e tornarsi a riempire per la medesima via; l'equilibrio fra le acque cadute in superficie e le acque sotterranee è un equilibrio instabile e viene tradito dalle oscillazioni di livello delle raccolte d'acqua (così come dalle variazioni di gettito delle sorgenti).

Naturalmente esistono nel sottosuolo carsico anche raccolte d'acqua sotterranee, che hanno carattere di laghi e dovrebbero essere prese in considerazione come lo sono i laghi superficiali, ma le conoscenze che sinora ne abbiamo sono del tutto preliminari. Piccoli laghi, caratterizzati da acque molto limpide e da una forma alquanto irregolare, si hanno, per esempio, nelle grotte di Postumia e di S. Canziano.

Un fenomeno connesso con il carsismo è la riprecipitazione del $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$, in relazione a cause diverse come la diminuzione della pressione idrostatica ed anche atmosferica, la variazione di temperatura, l'evaporazione, l'agitazione delle acque ed altre ancora.

Ad esempio, sotto l'azione della luce, alcune alghe e muschi provocano la decomposizione del bicarbonato di calcio in soluzione nell'acqua, assorbendo il CO_2 in eccesso e determinando la precipitazione del carbonato di calcio; questo incrosta lo stesso vegetale ed ogni cosa con cui venga a contatto.

È un fenomeno comune nei corsi d'acqua che scorrono in terreni calcarei come quelli del Lazio (Tevere, Aniene) e la sua entità è talvolta notevole; i depositi di carbonato precipitato possono talvolta dar luogo a sbarramenti del corso di acqua stesso. Il Lago di Piediluco, che è un residuo della grande conca di Rieti, è stato originato da una diga di carbonato di calcio (travertino) che sbarrava le sue acque per una altezza di circa 19 metri; lo stesso fenomeno sarebbe avvenuto per gli altri bacini della conca reatina.

Il carsismo si incontra in ogni parte della terra, ma la regione classica ove i fenomeni carsici si sviluppano grandiosamente e con tutta la loro tipicità è il Carso dinarico-giulio che si prolunga nella penisola balcanica.

Altre celebri regioni carsiche sono il Kentucky negli Stati Uniti d'America, con il più grande sistema conosciuto di cavità sotterranee (la Mammoth Cave con una lunghezza di 200 km), il Madagascar, la Cevenne in Francia (regione delle Causses), il carso dell'Australia settentrionale, quello di Giava, della Giamaica, ecc.

In Italia, oltre al Carso Triestino, fenomeni carsici si incontrano in varie plaghe dell'Appennino centro-meridionale, in Puglia, nell'Abruzzo, nel Matese, ecc.

E. Laghi steppici e desertici

Le conche lacustri distribuite in queste regioni sono quasi sempre **chiuse**, cioè prive di emissari; sono anche **cieche**, cioè prive di immissari superficiali. Il che è ovvio, trattandosi di regioni con clima arido, con idrografia superficiale sempre povera, di regioni quindi, nella maggior parte dei casi, di tipo endoreico o areico.

Si tratta per lo più di laghi "piatti". con modeste profondità, anche se la superficie sia rilevante (laghi vecchi, spesso con carattere di bacini relitti, residui di bacini lacustri che in passato erano dotati di maggior estensione e di maggiore volume d'acqua). Sono spesso anche laghi dall'esistenza precaria, nei quali la perdita d'acqua per evaporazione può superare l'apporto dell'alimentazione; le loro acque possono quindi presentare elevate concentrazioni dei sali disciolti, regimi termici molto diversi da quelli dei laghi di zone temperate, popolamenti biologici singolari.

Il fatto che le regioni steppiche e desertiche siano fittamente costellate di conche lacustri chiuse, di laghi amari e salmastri, raramente dolci, è dovuto soprattutto all'aridità del clima ed alla conseguente povertà dell'idrografia superficiale, la quale permette una più lunga conservazione delle forme del terreno (l'erosione normale manca o ha scarsa efficacia, manca quindi o è molto ridotta l'azione di interrimento delle conche). Queste condizioni consentono soprattutto la conservazione delle conche tettoniche che in climi più umidi vengono rapidamente cancellate.

Inoltre, nel clima steppico e desertico assume grande importanza l'azione del vento (deflazione), che può scavare conche nel terreno e sbarrare il passo alle acque, accumulando sabbia e loess.

Esempi di laghi di questo tipo sono: il Ciad, nell'Africa, tra il Sahara ed il Sudan Francese, con una estensione media di circa 20.000 km² ed una profondità media di appena un metro e mezzo, e ancora i laghi del Kalahari, nel deserto dell'Africa Meridionale ed i Laghi Amari della penisola del Sinai. Il Mar Morto ed il Lago Tiberiade, in Asia Minore, sono residui di amplissimi bacini prosciugatisi in gran parte per una intervenuta modificazione del clima locale e presentano la caratteristica di giacere in due delle più profonde depressioni continentali (le fosse tettoniche sono infatti la causa prima della formazione di questi laghi) e di avere un contenuto salino (concentrazione di sali per evaporazione dell'acqua.) eccezionalmente alto (28%). Il Piano del Sale, nella Dancalia, è coperto da una crosta di sali diversi, testimoni della presenza di un antico bacino lacustre.

F. Laghi glaciali

Il glacialismo può dare origine a conche lacustri in due modi principali: scavando direttamente conche entro la roccia in posto o sbarrando valli e depressioni con il materiale morenico o con la sua stessa massa.

L'azione erosiva del ghiacciaio (chiamata **esarazione**) viene direttamente eseguita dal materiale roccioso che sotto forma di detrito il ghiacciaio ingloba e che viene frizionato contro le superfici di roccia sulle quali esso scorre.

Si ritiene però che i ghiacciai non siano stati in grado di scavare ex-novo le grandi valli, ma che si siano incanalati in valli preesistenti e le abbiano profondamente rimodellate. Durante questo rimodellamento della morfologia preglaciale, i ghiacciai quaternari hanno scavato conche che al loro ritiro hanno potuto essere occupate da masse d'acqua.

Il modo d'agire del ghiacciaio è stato notevolmente diverso a seconda che esso fosse incanalato entro un solco vallivo, come nella glaciazione alpina (o in quelle degli altri grandi massicci montuosi), oppure fosse ampiamente esteso sopra una superficie continentale come nelle glaciazioni delle regioni settentrionali dell'Europa e dell'America.

a) Nel caso dell'esarazione incanalata (Fig. 2), le tipiche attività glaciali cominciano a manifestarsi alle quote più elevate con la formazione di circhi che solitamente contengono o hanno contenuto un lago (**laghi di circo**).

Ovunque, nelle regioni glacializzate, ma con più frequenza nelle regioni dei circhi, compare la caratteristica montonatura delle rocce; si tratta di rocce dure e tenaci con superfici levigate e striate, che si presentano arrotondate ed allineate nella direzione della corrente glaciale. Molto frequentemente

tali dossi montonati racchiudono piccoli, caratteristici specchi d'acqua (**laghi in rocce montonate**) come quelli che si incontrano spesso in regioni di colle, di passo pianeggiante, già sedi di una transfluenza glaciale da altra valle.

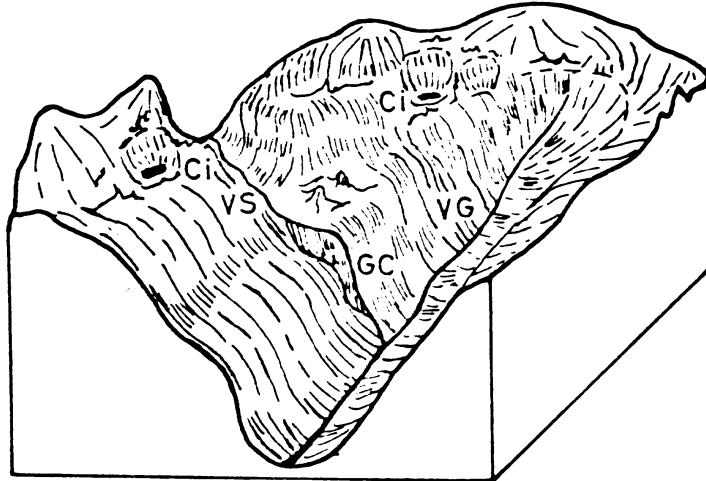


Fig. 2. Morfologia della valle glaciale. **Ci**: Circo glaciale; **VS**: Valle sospesa; **VG**: Valle glaciale; **GC**: Gradino di confluenza.

Il ghiacciaio incanalato in un solco vallivo lo rimodella e lo sovraescava nelle tipiche forme del solco a doccia lungo l'asse della valle e del profilo ad 'U' trasversalmente ad essa; più fasi glaciali hanno dato origine ad una serie di 'U' incastrate. La capacità di escavazione di un ghiacciaio è proporzionale, tra l'altro, al suo spessore, per cui si ha una azione esarante maggiore nelle valli principali rispetto a quelle confluenti, che risulteranno così a livelli superiori (valli sospese). In queste ultime - che sono una delle manifestazioni caratteristiche della glaciazione nella morfologia alpina - molto spesso, a monte della soglia rocciosa con cui terminano, si ha una raccolta d'acqua (**laghi di valli sospese o pensili**).

Il fondo della doccia non presenta un andamento longitudinale con pendenza uniforme, bensì un profilo ondulato, con rotture di pendenza ed anche con contropendenze; l'insieme di questi fenomeni è da mettersi principalmente in relazione con la diversa natura litologica delle zone attraversate dal ghiacciaio. Le cavità così formate possono ospitare raccolte d'acqua che prendono il nome di **laghi di doccia**.

Allo sbocco della valle glaciale in pianura, ma all'interno della cerchia morenica che il ghiacciaio vi ha depositato (anfiteatro morenico) compare quasi regolarmente un grande lago, il **lago terminale o marginale**. Nel

caso di ghiacciai che finivano in mare, invece che in un'ampia valle pianeggiante, in luogo del lago terminale, si ha il fiordo, come sulle coste occidentali della Scandinavia e della Patagonia.

- b) Nel caso di masse ghiacciate continentali (inlandsis), l'erosione non è incanalata, ma piuttosto areale: essa si estende a grandi superfici territoriali, e incide quindi meno profondamente le forme del substrato. Il suo risultato consueto è di costituire, nella zona centrale della calotta glaciale, un grande numero di piccole e medie conche (ad esempio i laghi della Finlandia), mentre ai margini della calotta vengono formate grandi conche molto ampie, ma relativamente poco profonde, per lo più una conca per ogni lobo del margine dell'inlandsis. Appartengono a questa seconda categoria le conche del Ladoga, Onega, Peipus, dei golfi di Finlandia e di Riga, il Vänern ed il Vättern della Svezia; in America i grandi laghi del sistema del S. Lorenzo.

Dopo tali premesse ci soffermeremo, con qualche maggior dettaglio, sui diversi tipi di laghi, la cui origine può essere ascritta all'azione glaciale nei suoi differenti aspetti.

1)- Laghi di circo

Il circo si presenta come una depressione semicircolare, vasta e profonda, a pareti scoscese situata in testa ad una valle. I circhi al di sopra del limite delle nevi persistenti sono occupate da nevai o ghiacciai (circhi vivi), mentre quelli al di sotto di tale limite sono in genere occupati da laghi (circhi morti).

Tali laghi sono soggetti ad estinzione abbastanza rapida, sia per colmamento (apporti degli immissari, frane dai ripidi pendii che li circondano), sia per l'erosione della barra (in roccia o morena) operata dall'emissario. I circhi sono in genere raggruppati e spesso disposti a gradinate lungo uno stesso versante: quelli più elevati sono più recenti dei sottostanti.

La profondità di questi laghi è spesso non trascurabile, soprattutto in rapporto con la superficie. Con il progredire del tempo il contorno del lago diventa irregolare per l'avanzamento dei conoidi deltizi, contemporaneamente il primitivo fondo roccioso è ricoperto dai sedimenti o dal materiale franato. L'ultimo stadio è rappresentato dal piano torboso o di pascolo o di prato umido.

Il circo è una delle forme più diffuse della morfologia di tutte le regioni di alta montagna che siano state assoggettate all'azione dei ghiacciai.

2)- Laghi in rocce montonate

Le conche comprese entro le configurazioni mammellonari sono sempre piccole e spesso piccolissime e raggruppate in costellazioni; l'alimentazione è

per lo più dovuta alla fusione delle nevi ed alle precipitazioni; le profondità sono modestissime ed i livelli fortemente oscillanti. Si incontrano soprattutto in zone di passo (per esempio: i laghi dei passi del S. Gottardo, S. Bernardino, Sempione), al fondo e sulla barra dei circhi (per esempio i Laghi di Variola nell'alta Valle Bognanco).

3)- Laghi di valli sospese

Per effetto stesso delle cause che le hanno dato origine, la valle sospesa è quasi regolarmente sbarrata da una soglia rocciosa sopraelevata rispetto al tratto di valle retrostante; tale soglia fa da barra ad una raccolta d'acqua. Tra gli altri, sono esempi caratteristici il Lago Ritom presso Airolo (Ticino) e quello del Segrino in Brianza.

4)- Laghi di doccia

L'intensità dell'esarazione glaciale non è uniforme in ogni tratto della gronda valliva. Poiché il ghiaccio può essere assimilato ad un fluido viscoso, l'intensità dell'erosione può essere ritenuta proporzionale: alla velocità con cui la massa ghiacciata scorre, all'inclinazione della doccia, all'area di contatto tra ghiaccio e roccia, allo spessore della massa ghiacciata, all'aderenza con la roccia incassante, alla natura litologica ed alla tettonica locale. Vi sono quindi determinati tratti del profilo longitudinale della doccia in cui l'esarazione è massima. In particolare, oltre una certa inclinazione della gronda, l'esarazione diminuisce; i tratti di esarazione massima si trovano subito a monte e subito a valle dei gradini e delle strozzature della gronda; la parte superiore del nevaio e l'estremità della lingua sono zone di esarazione quasi nulla.

I laghi di doccia compaiono quindi a monte ed a valle delle soglie rocciose (gradini) della gronda glaciale.

I laghi di questa categoria sono molto numerosi; come esempi caratteristici si possono ricordare i laghi di fondovalle dell'alta Engadina, quelli di Levico e di Caldonazzo, in Trentino.

5)- Laghi terminali o marginali

Questi laghi si sono formati per l'azione escavante dei ghiacciai, che sono discesi nei solchi vallivi dalle cime ghiacciate; la diminuzione di velocità e di conseguenza il loro accumulo allo sbocco delle valli ha dato luogo ad una maggiore escavazione con formazione di bacini molto profondi, sovente al di sotto del livello attuale del mare (presentano cioè delle criptodepressioni). Praticamente tutta la conca lacustre è scavata in roccia, tuttavia il livello delle acque può raggiungere anche le morene terminali.

La forma di questi bacini è generalmente allungata con fondo piano e pareti molto ripide e la massima profondità si trova nella zona subcentrale.

Le loro acque sono fredde, poiché ancora attualmente hanno tributari di origine glaciale; esse sono normalmente limpide, trasparenti, relativamente povere di vita (laghi oligotrofi). Questi bacini sono anche abbastanza giovani poiché la loro origine si colloca, nell'aspetto attuale, all'epoca del definitivo ritiro dei ghiacciai würmiani (circa 15.000 anni fa) e quindi presentano sinora modeste tracce di interrimento.

Normalmente una o più cerchie moreniche, testimoni delle estreme espansioni dei ghiacciai, cingono a valle il lago.

Non sempre l'interno degli anfiteatri morenici è occupato attualmente dallo stesso lago marginale, lo fu però in passato, ed in qualche caso oggi residua solamente qualche piccolo specchio d'acqua o qualche torbiera, situati ad altezze superiori a quelle del lago marginale del quale possono considerarsi relitti.

Uno dei più interessanti aspetti dei laghi terminali, in particolare dei laghi subalpini europei, è l'effetto della diffluenza glaciale, cioè il fenomeno per cui i ghiacciai durante la loro espansione tendono a dividersi in diversi rami; esempio classico è il Lario, con i due rami di Como e Lecco. Anche la complessa forma del Lago di Lugano è in parte dovuta a questo fenomeno.

Oltre ai laghi già sopra citati, sono compresi in questa categoria i maggiori laghi italiani al margine meridionale dello arco alpino: Garda, Iseo, Maggiore e Orta. Laghi di notevoli dimensioni si incontrano pure nel versante nord della stessa catena montuosa: Lemano, Quattro Cantoni, Zurigo, Costanza, ecc.

È opportuno ribadire però che nella formazione di questi bacini sono intervenuti generalmente anche fenomeni di altra natura, soprattutto tettonici, che hanno in parte concorso, seppure in misura minore, alla loro origine.

6)- Laghi sbarrati da ghiacciaio

Il ghiacciaio che occupa la valle principale può sbarrare una valle confluyente e la parete di ghiaccio può trattenere lateralmente una massa d'acqua.

Questo è il caso più caratteristico di laghi sbarrati da ghiacciaio, di cui è classico esempio il Lago di Märjelen, sbarrato dal grande ghiacciaio di Aletsch. Ovviamente il lago presenta grandi variazioni di livello in relazione con l'andamento della fusione, e le sue acque si scaricano o sfiorando la barra o attraverso i crepacci. Il lago va soggetto a improvvisi e rovinosi svuotamenti, per il crollo della parete di ghiaccio che trattiene le acque; così nel 1878 il suddetto lago si svuotò in 12 ore portando al Rodano più di 107 m³ di acqua; da allora venne aperta nella parete ghiacciata una galleria che funge da sfioratore ed impedisce l'accumulo delle acque.

Altri esempi sono offerti dai laghi del Rutor e di Combal in alta Val d'Aosta e dal Mattmark in Svizzera.

7)- Laghi sbarrati da morena

Il materiale morenico deposto dal ghiacciaio attraverso una valle, oppure in forma di cerchie in pianura, può trattenere le acque, quando acquisti un certo grado di impermeabilità, connessa con la presenza di materiale più minuto negli interstizi degli elementi più grossolani. Il materiale fine, che è trasportato generalmente dal torrente glaciale, può così rendere una medesima morena impermeabile nella sua sezione inferiore, mentre la parte superiore rimane filtrante, determinando quindi il livello medio della massa d'acqua trattenuta. In rapporto a questa causa ed alle loro stesse origini questi laghi sono sempre poco profondi.

Un particolare tipo di lago appartenente a questa categoria è quello intermorenico, cioè racchiuso entro le cerchie moreniche intersecantisi, soprattutto negli anfiteatri dei grandi laghi marginali. Quali esempi si possono citare i Laghi di Varese, Monate, Comabbio nell'anfiteatro del Maggiore; quelli di Annone, Pusiano ed Alserio nell'anfiteatro del Lario; quello del Viverone nell'anfiteatro di Ivrea.

Sono pure intermorenici quei laghi finlandesi sbarrati da due lunghi argini della potente morena terminale (Salpausselkä) distanti tra loro circa 20 km.

8)- Laghi sul ghiacciaio

Tali laghi si formano in depressioni presenti sulla superficie del ghiacciaio, dove possono raccogliersi masse d'acqua provenienti dalla fusione di quest'ultimo. Sono caratterizzati in genere da piccole dimensioni, da modesta profondità ed hanno inoltre un regime molto variabile e un'esistenza, per la loro stessa origine, alquanto breve. Tra gli altri ricordiamo: il lago sul ghiacciaio Gorner, a Zermatt, e quello sul ghiacciaio della Testa Rossa nel gruppo del Bianco.

G. Laghi di pianura

Quando il livellamento di una pianura sia giunto ad un grado molto elevato, ed essa sia percorsa da più fiumi, bastano cause di lieve entità per provocare tra un bacino idrografico e l'altro la formazione di zone di spartiacque incerto, che facilmente si impaludano. Le cause più frequenti sono: il costipamento dei sedimenti, che genera depressioni lievi ma spesso molto estese; lo sbarramento ad opera di alluvioni; le irregolarità nella deposizione originaria del materiale alluvionale che ha costituito la pianura; azioni endogene che abbiano portato ad un abbassamento del livello ed infine, per opera dell'uomo, l'estrazione di gas e petrolio dal sottosuolo.

Il costipamento dei sedimenti è prevalentemente dovuto a cause meccaniche, all'assestamento cioè del materiale clastico di cui la pianura è costituita, ma può anche conseguire all'eliminazione, ad esempio, di materiale organico contenuto nei sedimenti o alla dissoluzione di materiale solubile. Le paludi di Bientina e di Fucecchio devono probabilmente la loro origine all'assestamento delle alluvioni calcaree operato dalla vivace circolazione sotterranea.

Nelle pianure si costituiscono inoltre conche lacustri lungo il corso dei fiumi (**laghi circumfluviali**), segnatamente quando la pianura sia depressa o estremamente livellata. Così avviene che le acque del fiume, in regime di piena, trabocchino lateralmente nei bassopiani d'esondazione e possano lasciarvi dei **laghi di esondazione**. Se l'alveo del fiume rilevato e l'acqua trapela dagli argini (tracimazione), si possono pure costituire dei laghi laterali ai fiumi, che sono detti **laghi di pensilità**. Se un tributario viene rallentato prima di confluire con il collettore, si hanno, sempre lateralmente al corso principale, **laghi di raccolta laterale**. Finalmente, se un meandro del fiume viene abbandonato dal corso principale, e precluso alle alluvioni, vi si può trattenere una raccolta d'acqua ferma, o in debolissimo moto, che si chiama **lanca**.

I laghi circumfluviali sono scarsamente sviluppati nel nostro paese, data la piccola estensione delle pianure; si possono ricordare solamente il Lago di Sartirana in Lomellina, e i Laghi di Mantova dipendenti dal Mincio e in gran parte artificiali.

Ma i laghi di questa categoria sono frequenti e importanti, lungo il corso di tutti i grandi fiumi della terra: il Nilo, l'Amazzoni, lo Yang Tse Kiang, il Paraná, il Danubio, il Niger, ecc. , ne sono particolarmente ricchi.

H. Laghi costieri

Il materiale solido tenuto in sospensione dalle acque marine cala al fondo là dove, al largo e parallelamente alla linea di riva, la turbolenza del moto ondoso, e perciò delle correnti, scenda al di sotto di un certo valore. La prolungata sedimentazione di tale materiale, che avviene sempre entro una ristretta fascia al largo della costa, quando la morfologia a ciò si presti, finisce per far sì che l'accumulo venga addirittura a sporgere sopra il livello medio del mare, sotto forma di una lingua sabbiosa, ristretta ed allungata, alla quale viene dato il nome di cordone litoraneo.

Può avvenire che, estendendosi il cordone litoraneo entro un seno o un golfo della costa, esso giunga a saldarsi con la terraferma ad ambo le estremità, precludendo così, fra sé stesso e la terraferma, uno specchio d'acqua, che diventa un lago costiero. Quali esempi si possono citare nella

regione pontina i Laghi di Sabaudia, Fogliano, Monaci e Caprolace; nella regione Garganica, i laghi di Lesina e Varano.

Analogamente operano i fiumi sfocianti in mare, quando il materiale che essi convogliano non si deposita immediatamente alla foce, ma alquanto al largo, costituendovi i tomboli, i quali possono, comportarsi analogamente a un cordone litoraneo (Stagni di Orbetello).

Una spiaggia sabbiosa, ampia, poco inclinata, soggetta a forti maree, lascia libero gioco ai venti, i quali possono trasportare all'interno il materiale sabbioso e depositarlo sotto forma di dune. Queste ultime possono sbarrare il passo ai corsi d'acqua e originare laghi di sbarramento dotati di superfici considerevoli (Francia, regione delle Lande).

I laghi costieri possono essere anche di grandi dimensioni, ma di solito hanno profondità assai piccole; le loro acque sono spesso salmastre.

1. Laghi situati in conche che tagliano una falda acquifera

Questi laghi si incontrano specialmente tra le dune delle regioni desertiche e nelle formazioni fluvio-glaciali, quando queste riposano su strati impermeabili; si tratta per lo più di laghi di piccole dimensioni, senza immissari ed emissari visibili, appunto perché la depressione che li contiene taglia una falda acquifera. Esempi numerosi se ne hanno, per il primo caso, nella regione del Fezzan e nelle Oasi del Sahara, per il secondo caso, nei depositi fluvio-glaciali della Germania Settentrionale e della Danimarca.

CAPITOLO IV**MORFOLOGIA E MORFOMETRIA DELLA CONCA LACUSTRE****PLANIMETRIA DEI LAGHI**

Le forme della conca lacustre sono importanti per la interpretazione della sua genesi e della sua evoluzione. Esse devono essere conosciute con esattezza e rappresentate cartograficamente, per la planimetria e per la batimetria, costituendo queste informazioni il presupposto necessario per una utile discussione della morfologia.

Il primo compito, nella ricognizione planimetrica di un lago, è il rilevamento della linea di costa; a prescindere dalle prospezioni aerofotogrammetriche, il rilievo della linea di costa di un lago viene eseguito con i consueti procedimenti topografici, appoggiando la triangolazione ai capisaldi del terreno circostante.

Solamente quando il lago è molto piccolo si può procedere a un rilevamento speditivo mediante nastro metrico e bussola, inscrivendo il contorno del bacino entro una poligonale chiusa, i cui vertici corrispondono ai successivi punti di stazione e gli angoli vengono determinati rispetto al Nord magnetico. Operando con accuratezza si possono ottenere risultati soddisfacenti, soprattutto se la poligonale venga ribattuta almeno due volte in senso inverso.

Questo procedimento, alla portata di ogni naturalista, è raccomandabile ogni volta che si debbano rilevare minuscoli bacini, specialmente in montagna, trascurati dalla cartografia ufficiale o rappresentati con approssimazione insufficiente ai bisogni del limnologo.

Il rilevamento della linea di costa consente di conoscere la **lunghezza del bacino** (l). La **larghezza in un punto** (b_x) e la **larghezza media** (b_m), il valore del **perimetro** (L) del bacino, di apprezzarne la **superficie** (A) e di calcolarne l'**indice di sinuosità** o sviluppo della linea di costa (D_L).

Per lunghezza di un lago si intende la distanza minima che separa nell'acqua i due punti più distanti sul perimetro del lago; per larghezza la

distanza tracciata, perpendicolarmente all'asse principale, tra due punti delle coste opposte; ed infine per larghezza media il rapporto tra la superficie e la lunghezza del bacino ($b_m = A/l$).

Il valore del perimetro si ottiene dal rilievo mediante un curvimetro, la cui rotella viene fatta correre lungo il tracciato della linea di riva, ripetendo anche qui la misura nei due sensi. È ovvio che la precisione della misura debba dipendere dalla scala del rilievo.

La superficie viene apprezzata mediante un planimetro (consuetamente il planimetro polare di Amsler), di cui si conduce accuratamente la punta lungo il tracciato della linea di riva, ripetendo più volte l'operazione in ambo i sensi ed assumendo il valore medio delle successive letture. L'indicazione del valore della superficie di un bacino lacustre deve essere riferito ad una determinata quota del pelo dell'acqua (livello di massima magra o più spesso livello medio). Le oscillazioni di livello, che hanno scarsa influenza sul valore dell'area in laghi rinserrati fra pareti ripide possono invece determinare sensibili variazioni dell'area superficiale se la conca abbia forma di coppa molto svasata.

Il grado di articolazione della linea di costa, cioè la sinuosità della riva, viene apprezzato confrontando il perimetro del lago con il perimetro di un cerchio che abbia la stessa superficie; la relativa espressione dice quanto è più lungo il perimetro del lago di quello che sarebbe il perimetro di un teorico lago circolare della stessa area

$$D_L = \frac{L}{2\sqrt{\pi A}}$$

Quanto più il valore di questo rapporto è prossimo all'unità tanto meno il lago è sinuoso e si accosta alla forma circolare (il cerchio è la figura piana che racchiude la massima area entro il minimo perimetro).

BATIMETRIA

Più indaginosa della planimetria è la determinazione della forma della conca sommersa; questa è la ragione per la quale, mentre le planimetrie dei laghi sono generalmente abbastanza ben conosciute e raffigurate, sono relativamente pochi i bacini lacustri per i quali si posseggano batimetrie particolareggiate.

Per costruire la batimetria di un lago, esso deve essere scandagliato (da un natante o dalla superficie ghiacciata) con determinati criteri. I punti di scandaglio devono essere distribuiti con una certa regolarità su tutta l'area del lago.

La densità dei punti di scandaglio dipende dalle caratteristiche topografiche della superficie di fondo; è ovvio che se il fondo sia molto accidentato e vario,

la rete degli scandagli dovrà essere più fitta che per un fondo semplice e uniforme. La morfologia del territorio circostante al lago e gli scandagli preliminari orientativi suggeriscono per lo più quale densità di scandagliamento sia più opportuno adottare.

La rete degli scandagli deve essere più raffittita in quelle particolari regioni del fondo che si dimostrino più accidentate delle rimanenti (alvei subacquei, cañons, inghiottitoi carsici, soglie sottolacustri, ecc.).

In pratica si determinano a priori, sulla planimetria, gli allineamenti lungo i quali, a regolari intervalli, dovrà essere scandagliata la profondità. Tali allineamenti devono far capo a caposaldi topograficamente noti e si deve aver cura che il reticolo degli allineamenti presenti sin dall'inizio le accennate caratteristiche di regolarità e di uniforme distribuzione sulla superficie del bacino.

Se il lago è piccolo, l'allineamento può essere materializzato da un cordino metrato teso tra i capisaldi attraverso lo specchio: il natante segue il cordino e scandaglia a determinati intervalli. Se il lago è grande, l'osservatore a bordo del natante deve autodeterminare la propria posizione (fare il punto), a natante saldamente ancorato. L'autodeterminazione si compie con i consueti procedimenti topografici, collimando, mediante un goniometro o un circolo ripetitore, a tre punti noti a terra. Lo staziografo permette poi di mettere automaticamente in carta il punto di stazione. In mancanza di uno strumento per fare il punto, la posizione del natante può essere determinata per intersezione da due osservatori a terra.

Se il lago gela interamente, tale condizione costituisce una notevole facilitazione, poiché le stazioni possono essere stabilite sul ghiaccio e determinate con ogni precisione topografica.

Lo scandaglio è un peso qualsiasi affidato all'estremità di un cavo, operato mediante un arganello munito di un dispositivo contatore dei metri di cavo filato. Esistono semplici scandagli (**scandagli a gotto**) che consentono, contemporaneamente alla determinazione della profondità, la raccolta di un piccolo campione della melma di fondo.

Recentemente si è introdotto anche in limnologia l'impiego dell'**ecometro**, con il quale si determina la profondità in un punto misurando il tempo impiegato da un'onda sonora (od Ultrasonora) generata in superficie, per raggiungere il fondo e venirne nuovamente riflessa alla superficie. Tale strumento può registrare echi multipli, generati a livello delle diverse superfici incontrate e permette così di determinare, ad esempio, oltre alla quota della superficie del sedimento più recente, la sottostante superficie del fondo roccioso originale del lago, ricoperto dai sedimenti.

Riportati sulla planimetria i punti quotati del fondo, si congiungono quelli di eguale profondità, praticando le opportune interpolazioni; le linee così ottenute sono dette **isobate** e corrispondono alle isoipse del rilievo emerso.

Gli scandagli forniscono direttamente il valore della **profondità massima** (z_m), elemento molto importante per la caratterizzazione di un lago. La preparazione della carta batimetrica del bacino consente il calcolo del volume (V) e quindi della **profondità media** (z_M), altri due dati indispensabili per la conoscenza e lo studio dei fenomeni chimici, fisici e biologici che si svolgono in seno ad un lago.

Il volume di un lago si calcola applicando apposite formule che considerano il bacino lacustre costituito da tanti tronchi di cono sovrapposti uno all'altro, aventi per base la superficie delle isobate (A_1, A_2, \dots, A_n) e per altezza l'equidistanza che le separa (h). La formula di Simpson per il calcolo del volume tra due isobate di aree A_1 e A_2 è data da:

$$V = \frac{h}{3} (A_1 + A_2 + \sqrt{A_1 \times A_2})$$

Sono stati introdotti alcuni parametri come espressioni della forma di un bacino. Tra questi il più importante è lo **sviluppo del volume** (D_V) che è definito come il rapporto del volume del lago a quello di un cono avente area di base A (superficie del lago) ed altezza z_m (profondità massima); tenuto conto che il volume di un cono è $1/3$ del prodotto area di base ed altezza, possiamo scrivere:

$$D_V = 3z_M/z_m$$

Questo rapporto dà utili indicazioni sulla regolarità della conca lacustre.

Conosciuto il valore del volume totale, dividendolo per quello della superficie si ottiene la profondità media del bacino $z_M = V/A$. Quando il fondo di un lago giace al di sotto del livello medio del mare, si dice che esso occupa una **criptodepressione**, la profondità della quale è la differenza tra la profondità massima ed il livello medio del mare.

Efficace e compendiosa è la rappresentazione della forma di un bacino mediante la **curva ipsografica** (di superfici o di volumi), ottenuti portando in un diagramma cartesiano come ascisse le aree delle singole isobate (oppure i volumi tra due isobate contigue) e come ordinate le profondità delle isobate stesse (Fig. 3 e Fig. 4).

Le curve ipsografiche consentono comodi confronti fra lago e lago. Se vi è una forte variazione di area tra isobate contigue, ovviamente la conca del lago ha la forma di coppa molto svasata; se la variazione è piccola, le rive sommerse sono scoscese. Quindi, quanto più la curva ipsografica è inclinata sull'asse delle ascisse, tanto più la conca del lago è appiattita; le variazioni di inclinazione della curva tra un'isobata e l'altra traducono i mutamenti

d'inclinazione media della corrispondente fascia di costa sommersa. L'espressione diventa ancora più efficace se le aree delle isobate successive sono espresse in percentuali dell'area dell'isobata zero (cioè della superficie del lago) fatta uguale a 100.

Notevole importanza, soprattutto per quanto riguarda il regime idrologico, ha il rapporto tra il bacino imbrifero e la superficie del lago. Quando si possano valutare le precipitazioni medie che cadono sull'intero bacino imbrifero (lago compreso) è possibile confrontare il volume annuo di precipitazioni (mm di pioggia per km² del bacino) ed il volume del lago, e, tenuto conto del coefficiente di deflusso (perdite per evaporazione, ecc.), calcolare il tempo teorico di rinnovo dell'acqua del lago.

AZIONI MORFOGENE ESERCITATE DALL'ACQUA CONTENUTA IN UNA CONCA LACUSTRE

La forma originaria di una conca lacustre, cioè la forma della depressione o cavità del terreno entro la quale l'acqua si è inizialmente raccolta, e che in generale è determinata dalle azioni morfogene svoltesi nella zona, viene modificata, con l'andar del tempo, dall'acqua stessa che la occupa e dai fenomeni che in quest'acqua si svolgono.

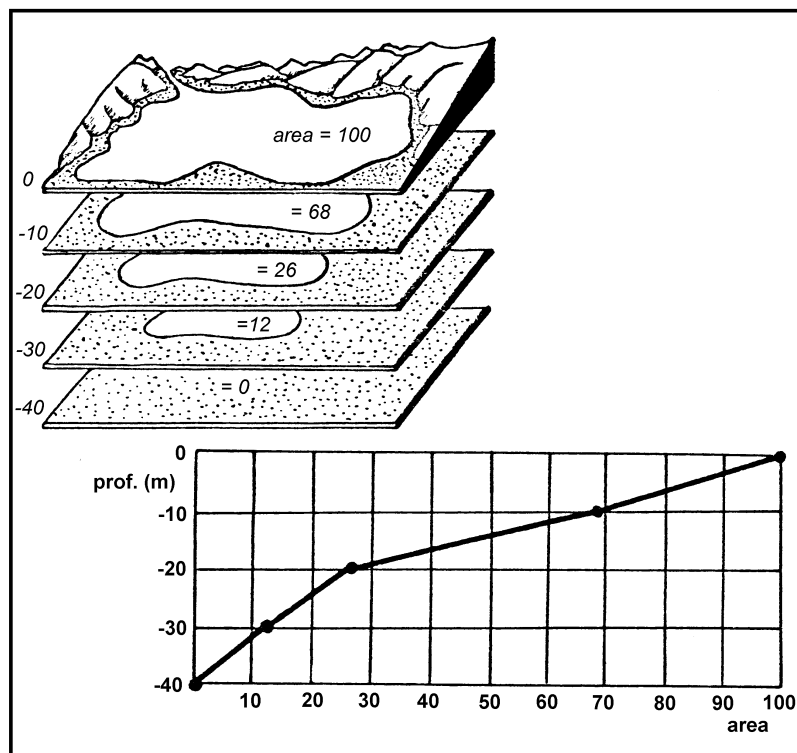


Fig. 3. Aree di un lago alle isobate 0, -10, -20, -30 m e rappresentazione della cuvetta mediante la relativa curva ipsografica.

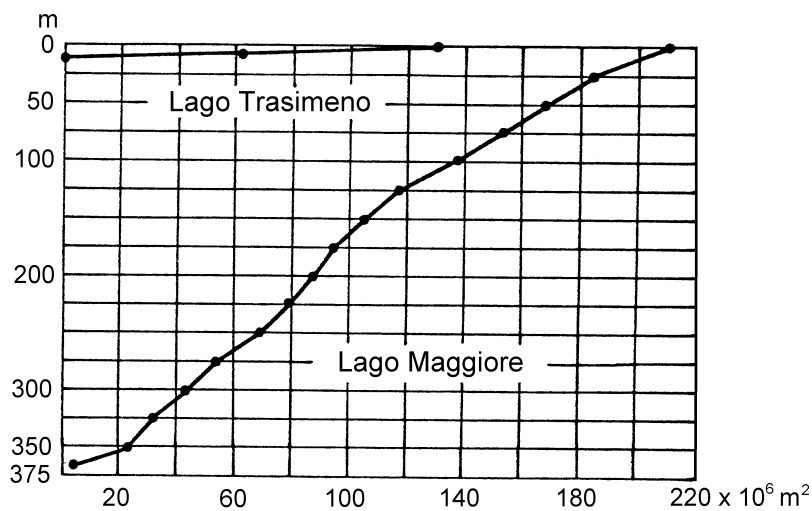


Fig. 4. Curve ipsografiche di un lago piatto e di un lago profondo.

Due aspetti di tali modificazioni assumono rilievo particolare: il modellamento della costa ed il seppellimento del fondo.

Il modellamento della costa e la formazione di un caratteristico apparato costiero viene principalmente operato dalla erosione del moto ondoso e delle correnti, secondariamente dal ghiaccio.

Ai bordi dei bacini lacustri, si possono distinguere, come mostra la figura 5, le seguenti caratteristiche morfologiche:

- **Ripa** - Scoscendimento scolpito dal moto ondoso;
- **Spiaggia** - Superficie sub-orizzontale risultante dall'azione meccanica delle acque contro le rive e ricoperta da un deposito di materiale incoerente rimaneggiato.
- **Scanno** - Continua, sommerso, la superficie della spiaggia; lo spessore del materiale incoerente aumenta verso il largo e questi depositi non sono più rimaneggiati.
- **Corona o gronda** - Pendio più meno pronunciato attraverso il quale termina verso il largo il deposito di materiale incoerente.
- **Controscarpa** - Proseguimento del profilo originario costiero non ricoperto dai detriti di erosione litorale.

L'insieme di questi elementi costituisce la scarpa. La nomenclatura di queste diverse sezioni del profilo della riva varia a seconda degli autori e della località.

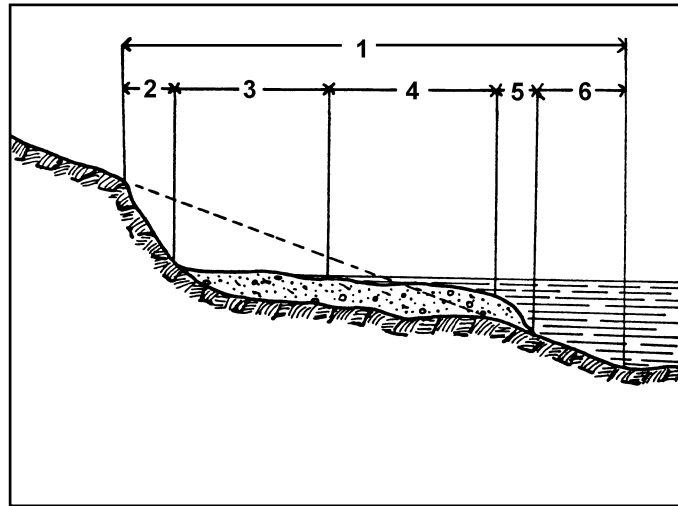


Fig. 5. Morfologia dell'apparato costiero. 1) Scarpa; 2) Ripa; 3) Spiaggia; 4) Scanno; 5) Corona o gronda; 6) Controscarpa.

Questo caratteristico apparato costiero è più o meno appariscente e sviluppato a seconda della natura e della inclinazione delle rive e a seconda dell'intensità e frequenza della ondatazione sotto-costa. Ovviamente una riva rocciosa offre minor presa all'azione delle onde di una riva ciottolosa o costituita da altro materiale clastico. La formazione di un apparato costiero è però fenomeno del tutto generale e il riconoscimento di antiche rive è fondamentale per la ricostruzione della forma di laghi estinti o per quella di antichi livelli di un lago.

Se quest'ultimo, nel corso della sua esistenza, ha cambiato di livello, per azioni geologiche che ne abbiano determinato un invaso (un innalzamento delle acque) o uno svasso (un abbassamento delle acque) l'apparato costiero si ripete per ognuno dei livelli ai quali le acque del lago si sono soffermate per un tempo sufficientemente lungo. Queste antiche linee di riva, che talora si incontrano a qualche decina (o centinaia) di metri al di sopra della riva attuale, costituiscono importanti indicazioni per ricostruire la storia geologica del lago, possono talora servire a datarla e rappresentare anche significative indicazioni di variazioni del clima.

La morfologia costiera è anche importante dal punto di vista biologico, poiché ognuna delle successive sezioni di un apparato costiero, procedendo dalla terraferma verso il lago, presenta caratteri diversi e quindi differenti insediamenti di florule o faunule tipiche.

Sul profilo dell'apparato costiero esercita anche notevole azione la copertura di ghiaccio, in quei laghi che gelano intensamente e a lungo: in generale la formazione di ghiaccio ha un'azione distruttrice sulle forme della

riva. Infatti, durante la sua formazione ed il suo accrescimento, il ghiaccio spinge verso la riva il materiale di fondo costiero, sino a lasciarvi ricoperture (di melma, sabbia, ecc.) di notevole entità.

La forma di un lago è sostanzialmente determinata dalle forme del terreno che ha dato ricetto alle acque; tale morfologia viene mantenuta nelle sue grandi linee (o almeno è sommariamente riconoscibile) sino a quando il lago si sia estinto. Non è quindi compito semplice mettere in relazione le forme dei laghi con fatti morfologici e geologici generali.

Certamente, vi sono casi in cui lo stesso meccanismo di origine del lago imprime al suo specchio una certa forma tipica: così, i laghi craterici sono per lo più rotondeggianti con rive poco articolate, ed i laghi vallivi di sbarramento o di erosione sono allungati e talora ramificati. Ma, ad esempio, le regioni glacializzate offrono specchi di ogni possibile forma, dai rotondeggianti laghetti di circo ai lunghi laghi terminali o fiordici, con rive unite oppure frastagliate. E analogamente avviene per i laghi di regioni aride, i cui specchi sponano le forme di conche quasi svuotate e che possono assumere aspetti diversissimi, o molto semplici o molto articolati, a seconda delle attività geologiche e meteoriche che vi si sono svolte.

Tuttavia, in generale, si possono schematizzare i laghi, in base alla loro origine, nelle seguenti forme planimetriche:

- **circolari** - laghi di cratere, di caldera, di dolina;
- **subcircolari** - laghi di circo;
- **ellittici** - laghi artici orientati nella direzione di moto dell'inlandsis
- **subrettangolari** - laghi di fosse tettoniche, di valli glaciali;
- **dendritici** - laghi di valli sbarrate da frane, da morene o artificialmente;
- **lunati** - laghi di lanche.

Anche l'insulosità di un lago, il cui grado è espresso dal rapporto tra l'area delle isole e l'area compresa dal perimetro lacustre (indice di insulosità), è in larga parte casuale, poiché dipende ad un tempo dalla morfologia del fondo e dal livello delle acque.

Per la morfologia verticale delle conche lacustri possono essere ripetute le stesse considerazioni; la forma della conca sommersa è soprattutto determinata dalla plastica originaria del terreno e dai meccanismi che hanno dato origine al lago. Modificazioni secondarie sono ancora meno evidenti che nel caso della morfologia orizzontale e si manifestano soprattutto nel seppellimento delle forme originarie del fondo sotto la coltre dei sedimenti e nella morfologia determinata in essi da correnti profonde, o da scivolamenti e frane sottolacustri.

Un importante fenomeno è l'accrescimento dei delta che può provocare profonde modificazioni dell'originaria morfologia orizzontale e verticale del bacino; nei laghi vallivi il delta dell'immissario principale interrisce l'estremità più a monte della conca, creando un piano alluvionale che modifica l'originaria linea di riva. Se l'immissario sfocia lateralmente, il suo delta può raggiungere la sponda opposta e isolare dal bacino principale del lago uno specchio d'acqua che assume la fisionomia di un piccolo lago indipendente (caso del Lago Maggiore dal quale è stato separato il lago di Mergozzo, del Lago di Como dal quale è stato separato il Lago di Mezzola).

Se il fenomeno si ripete, un lago vallivo può alla fine venire disarticolato in una serie di bacini indipendenti del tutto isolati l'uno dall'altro a causa delle barre di materiale deltizio fraposte.

Quando l'apporto di materiale sia grandioso, il delta può invadere tutto il bacino, interrirlo e lasciar sopravvivere solamente specchi d'acqua laterali.

CENNI SULLA STRUTTURA E SU ALCUNE CARATTERISTICHE FISICHE DELL'ACQUA

L'acqua è il composto chimico più diffuso sulla superficie della Terra. È anche il composto inorganico liquido che ci è più familiare; gli altri liquidi o sono rarità, come il mercurio, o sono organici, come il petrolio. Perciò potrà rappresentare motivo di stupore l'affermare che le sue proprietà fisiche sono per lo meno singolari, se non anomale; eppure è appunto alla peculiarità delle sue caratteristiche fisiche che dobbiamo la nostra stessa esistenza.

L'acqua possiede il più elevato **calore specifico** fra tutti i solidi e liquidi noti, fatta eccezione per l'ammoniaca liquida. Le è proprio il più alto **calore (latente) di fusione**, con la stessa eccezione. Essa presenta il maggior **calore(latente) di evaporazione** che si conosca. Pochissimi altri liquidi hanno un **massimo di densità** ad una temperatura più alta del punto di fusione, com'è il caso dell'acqua che tale massimo esibisce a 3,98 °C. Ancora, essa possiede la **tensione superficiale** più elevata fra tutti i liquidi consueti. Per finire, è caratterizzata dall'aver la **costante dielettrica** più alta fra i liquidi; una **dissociazione elettrolitica** minima; una elevatissima **trasparenza** ai raggi luminosi. Si vedrà in seguito in qual modo l'ambiente idrico sia condizionato dagli attributi qui riconosciuti all'acqua; ed anche come queste proprietà dell'acqua distillata siano soggette a modificazioni il cui determiniamo non è sempre ben chiaro - quando si passi ad esaminare i biotopi acquatici naturali: laghi, mari, oceani. È tuttavia molto opportuno ora rendersi ragione del perché l'acqua possieda tanti attributi così peculiari da collocarla in una posizione di privilegio.

A tal fine, ci richiameremo alla teoria elettronica della struttura della materia. Com'è noto, all'interno delle molecole neutre i singoli atomi costitutivi tendono ad assumere la configurazione elettronica propria dei gas rari. Questa tendenza si attua attraverso la formazione di legami chimici in-

teratomici, dei quali ricorderemo qui solo quello più comune e diffuso, e per noi più importante, il **legame covalente**. Acqua (H_2O) e metano (CH_4) serviranno come chiari esempi di questo tipo di legame. Nell'acqua, ciascun atomo di idrogeno mette in comune con l'ossigeno l'unico elettrone orbitale, mentre l'ossigeno scambia con ciascun atomo di idrogeno uno dei suoi sei elettroni orbitali esterni (orbita L); si hanno così due coppie di elettroni, che ruotano secondo orbite probabilistiche attorno ai nuclei dell'ossigeno e dell'idrogeno (si rammenti che il nucleo dell'idrogeno ha carica positiva unitaria, simbolo H^+ , ed è noto col termine di protone). Ciascuna coppia di elettroni comuni costituisce un legame covalente, e si può rappresentare graficamente o con una coppia di punti, o con un trattino (Fig. 6).

Nel metano, come si vede nella stessa figura, gli atomi sono tenuti assieme in egual modo, solo che i legami covalenti sono quattro.

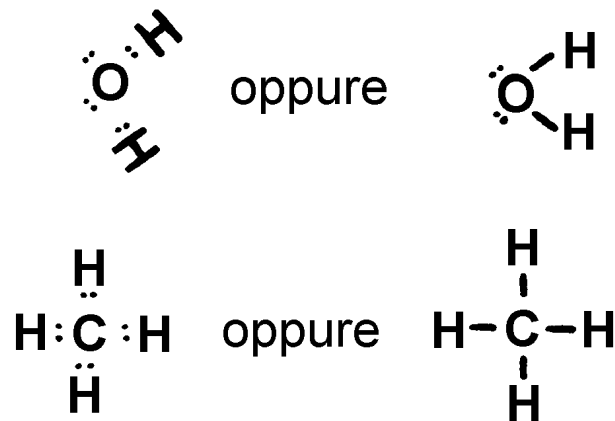


Fig. 6. Spiegazioni nel testo.

Nella figura 6 sono stati rappresentati con un puntino anche gli elettroni orbitali esterni non interessati in alcun legame; le formule riportate, e la conoscenza delle strutture dei nuclei costitutivi, rivelano che acqua e metano sono molto simili, almeno per quanto riguarda l'entità delle cariche elettriche che esse molecole portano: in entrambi, dieci elettroni totali, controbilanciati da due protoni idrogenionici (H^+) ed otto protoni del nucleo dell'ossigeno, nell'acqua; quattro protoni dell'idrogeno e sei del nucleo carbonioso nel metano. Se ora soffermiamo l'attenzione alla tabella 1, stupisce che vi siano così marcate differenze nelle costanti fisiche.

Si noti che tutte le costanti riportate implicano trasferimento di energia; ad esempio, il calore di evaporazione è una misura della quantità di energia (termica) che si dovrà fornire all'acqua per evaporarla. Se osserviamo le

formule di struttura nella figura 6, avremo una spiegazione del perché questa quantità sia molto maggiore per l'acqua che per il metano.

Tab. 1. Caratteristiche fisiche di due liquidi, metano ed acqua.

Sostanza	Temperatura di fusione °C	Temperatura di ebollizione °C	Calore di evaporazione (cal/mole)
Metano	-184	-181	2200
Acqua	0	100	9750

Quest'ultima molecola è molto regolare, simmetrica, con cariche elettriche uniformemente distribuite. Nel passare dallo stato liquido allo stato di vapore, aumenterà lo stato di agitazione termica delle singole molecole, la loro energia cinetica e vibrazionale, il che richiede la erogazione di 2200 calorie/mole. Nello stesso processo, si dovrà vincere anche la forza attrattiva intermolecolare, dovuta alle debolissime forze di Van der Waals. La molecola dell'acqua, per contro, è spiccatamente asimmetrica. Si può ritenere che le coppie di elettroni dei due legami covalenti siano potentemente attratte dal nucleo dell'ossigeno, di modo che i due protoni (H^+) mostreranno, per così dire, le loro cariche positive, creando nuclei elettropositivi; all'angolo opposto i quattro elettroni dell'ossigeno residui formeranno un addensamento elettronegativo, anch'esso attratto dal nucleo dell'ossigeno: s'è quindi venuto a formare un dipolo, con uno spiccato momento. Come tutti i dipoli, anche quelli dell'acqua tendono ad orientarsi reciprocamente, e nel ghiaccio questo orientamento è completo, come visibile nella figura 7.

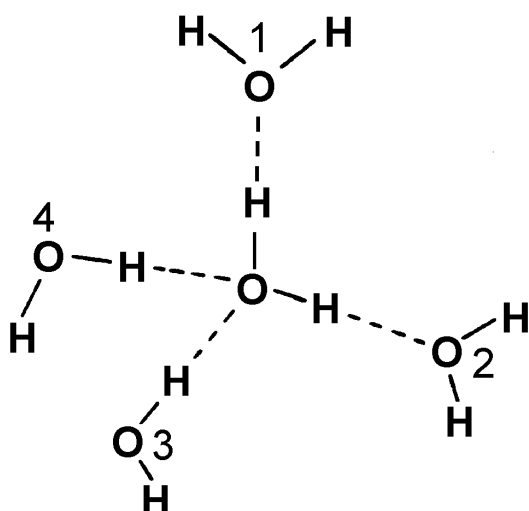


Fig. 7. Disposizione delle molecole d'acqua nel ghiaccio. La molecola centrale e le molecole 1 e 2 giacciono sul piano della carta; la molecola 3 giace al di sopra di questo piano, la 4 sotto. In tal modo, gli atomi di ossigeno 1, 2, 3, 4 si trovano agli angoli di un tetraedro regolare. Linee continue: legami covalenti; linee tratteggiate: legami di idrogeno.

Nella figura sono segnati con delle linee tratteggiate dei legami intermolecolari particolari che, in quanto interessano i protoni (H^+), sono denominati legami di idrogeno.

Anche in questo caso una coppia di elettroni ruota attorno ad un nucleo di idrogeno ed uno di ossigeno, ma con la differenza che i nuclei appartengono a due molecole diverse, la loro distanza è maggiore e gli elettroni sono forniti da un solo atomo, cioè l'ossigeno. È, questo, un caso particolare di legame covalente, il legame di coordinazione. L'energia che esso racchiude è minore di quella del legame covalente, ma purtuttavia non trascurabile: ed è appunto per vincere questa energia che si deve somministrare al ghiaccio maggior calore per fonderlo; di qui l'elevato calore latente di fusione. Tuttavia, per fondere il ghiaccio, non è necessario rompere tutti i legami di idrogeno che irrigidiscono le molecole in strutture fisse e ben definite nel ghiaccio. In realtà, solo il 15 per cento di tali legami è rotto nell'acqua a $4\text{ }^\circ\text{C}$; il restante lega fra loro molecole d'acqua in un numero variabile, conferendo all'acqua una struttura semicristallina. Questi legami di idrogeno non sono fissi, ma in uno stato di equilibrio dinamico, di modo che mentre alcuni si formano *ex novo* altri si rompono. Si osservi poi che quando la rottura avviene a carico di un vero legame covalente, si vengono a formare ioni H_3O^+ e OH^- , che sono i responsabili della dissociazione elettrolitica della acqua. Il numero di legami di idrogeno per contro diminuisce con l'aumentare della temperatura, ed è la necessità di fornire energia per romperli la causa dell'elevato calore specifico dell'acqua. Anche a temperature vicine al punto di ebollizione permangono legami di idrogeno; ancora l'energia necessaria per scindere questi è la causa dell'elevato calore latente di evaporazione. Si vedrà in seguito che questa teoria, suffragata soprattutto da studi cristallografici con raggi X, offre una spiegazione anche per l'andamento anomalo della curva della densità dell'acqua in funzione della temperatura.

Ciascuna delle costanti fisiche dell'acqua ricordate è causa d'importanti effetti nell'ambiente fisico e biologico lacustre. La elevata capacità termica spiega perché nei laghi (e naturalmente negli oceani) non si verificano grandi escursioni della temperatura; perché i moti dell'acqua possano attuare trasferimenti massivi di calore; perché in genere l'acqua tenda a mantenere uniformi le temperature dei corpi che essa imbeve. L'elevato calore latente di fusione rende ragione dell'effetto termostatico dell'acqua intorno al punto di fusione del ghiaccio, poiché sono molto grandi le quantità di calore cedute o assorbite nel congelamento e nella fusione del ghiaccio.

Il fatto che l'acqua raggiunga la sua massima densità a $3,98\text{ }^\circ\text{C}$, al di sopra quindi del punto di congelamento, spiega perché i laghi cominciano a gelare alla superficie e rende ragione della distribuzione verticale della temperatura e della circolazione verticale dell'acqua dei laghi.

Si esamineranno ora più dettagliatamente ciascuna delle proprietà accennate.

DENSITÀ

Com'è noto, la densità di un corpo è il rapporto fra la sua massa, espressa in grammi, ed il suo volume, espresso in ml; più semplicemente, è il peso dell'unità di volume d'un dato corpo.

La densità dell'acqua può variare con: a) la temperatura; b) la pressione; c) la concentrazione delle sostanze eventualmente discioltevi; d) la quantità e la natura delle sostanze eventualmente in essa sospese.

La variazione della densità dell'acqua con la temperatura rappresenta la sua più interessante singolarità. Mentre, salvo rarissime eccezioni, per tutti gli altri corpi la densità aumenta con il diminuire della temperatura, per l'acqua la densità massima, alla pressione di 1 atm, viene raggiunta alla temperatura di 3,98 °C (temperatura di massima densità). Al di sotto di questa temperatura la densità torna a diminuire fino a quando viene raggiunto il punto di congelamento a 0 °C (Fig. 8).

Le conseguenze di questa proprietà dell'acqua sono estremamente importanti. Se il ghiaccio fosse più pesante dell'acqua liquida, esso sedimenterebbe sul fondo. In tal caso, come dimostrò Rumford 150 anni or sono, potremmo far bollire l'acqua sovrastante, senza che perciò il ghiaccio si sciogla.

"E così avverrebbe nei laghi, nei fiumi e mari ed oceani, se non fosse perché il ghiaccio anormalmente galleggia. L'acqua più fredda scenderebbe di continuo al fondo e vi ghiaccerebbe. Il ghiaccio, una volta formatosi, non potrebbe esser disciolto, perché, alla superficie, si troverebbe l'acqua più calda e quindi più leggera. Anno dopo anno lo strato di ghiaccio s'ispessirebbe durante l'inverno, e persisterebbe d'estate, fino a quando probabilmente tutta o la maggior parte della massa d'acqua, a seconda della latitudine, verrebbe trasformata in ghiaccio. Così come stanno le cose, invece, la temperatura del fondo di un corpo d'acqua dolce non può essere al di sotto del massimo di densità; via via che raffredda sotto questo massimo l'acqua sale verso la superficie; e qui solo può formarsi il ghiaccio. Così l'acqua liquida che gli sta sotto viene in realtà protetta da ulteriori raffreddamenti, ed il corpo idrico è persistente. A primavera, i primi tepori sciolgono i ghiacci e, non appena possibile, tutto il ghiaccio svanisce." (L.J. Henderson).

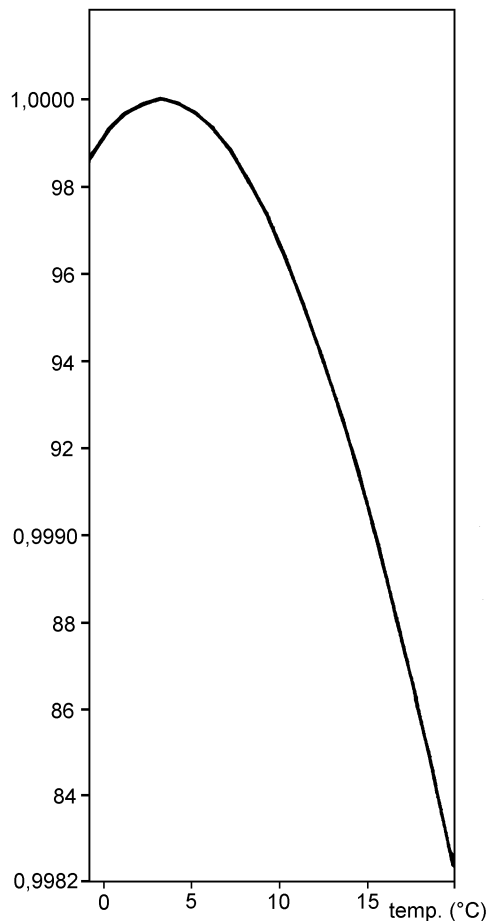


Fig. 8. Rappresentazione grafica dei valori della densità dell'acqua in funzione della temperatura.

La teoria elettronica della struttura della materia probabilmente potrà spiegare rigorosamente questo singolare comportamento dell'acqua. Come s'è visto, il ghiaccio ha una struttura cristallina, in cui le molecole dell'acqua sono rigidamente legate le une alle altre da legami di idrogeno. Misure cristallografiche hanno precisato che le distanze fra due atomi di ossigeno sono piuttosto elevate, così che il ghiaccio ha una struttura porosa, con cospicui spazi vuoti tra le singole molecole. Lo si può descrivere come fosse costituito da tante sfere, ciascuna rappresentante una molecola, ciascuna circondata nelle immediate vicinanze da quattro sfere occupanti gli apici di un tetraedro. Quando, durante la fusione del ghiaccio, c'è rottura di alcuni legami di idrogeno, gli aggregati formati rivelano una certa tendenza ad addensarsi più strettamente, a riempire quindi frazioni dello spazio vuoto. D'altro lato, come la temperatura aumenta, aumenta anche la agitazione termica delle molecole, di modo che il liquido tende ad espandersi. Il primo processo (tendenza all'aggregazione) predomina al di sotto dei 4 °C. ; il secondo si fa sempre più marcato al di sopra di questa temperatura.

Il passaggio di stato da acqua a ghiaccio è caratterizzato da una brusca diminuzione di densità, che scende da 0,9999 a 0,9176 (Fig. 9). Il

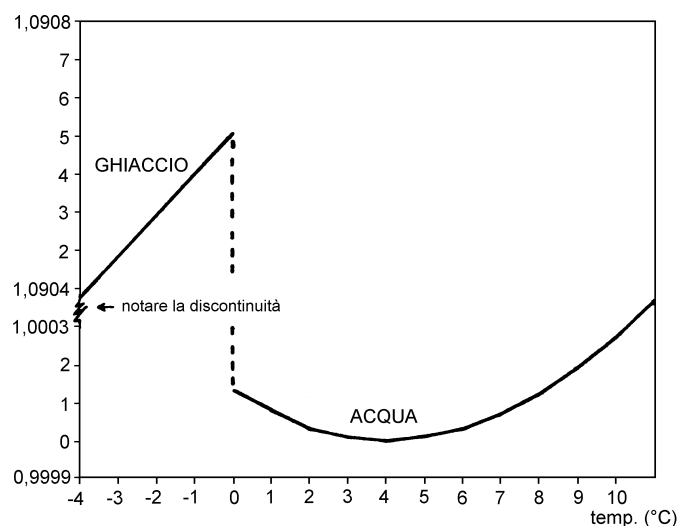
ghiaccio quindi galleggia sull'acqua e forma sulla superficie una coltre che, essendo la conduttività termica del ghiaccio molto piccola, ostacola il raffreddamento sottostante, impedendo che essa ceda calore all'atmosfera.

Durante l'inverno quindi lo zero viene raggiunto solamente alla superficie e la vita insediata in seno alla massa delle acque sfugge agli effetti distruttivi che il gelo esercita sugli organismi terrestri.

La fusione del ghiaccio che copre un lago, al primo sopravvenire della primavera, s'accompagna ad un fenomeno ottico di straordinaria singolarità. Se si osserva il lago dall'alto di una montagna, la sua superficie appare ricoperta non già da una coltre di ghiaccio bianca, bensì oscura, quasi nera. Il fenomeno è dovuto al fatto che lo sgelò procede per linee verticali. La coltre ghiacciata si frammenta in una miriade di piccoli blocchi di ghiaccio, molto friabili, che si possono sbriciolare facilmente con le mani, e che risultano costituiti da tante piccole colonnine poliedriche, non più spesse di un dito, le une addossate alle altre e lassamente cementate fra loro. Questa struttura altera sensibilmente la rifrazione dei raggi luminosi, per cui a chi l'osserva dall'alto il ghiaccio appare nero.

Fig. 9. Rappresentazione grafica dei valori del volume specifico in funzione della temperatura.

Il volume specifico è quello proprio della unità di massa di una data sostanza; nella figura è il volume occupato dall'unità di massa del ghiaccio (al di sotto di 0 °C) e dell'acqua liquida (al di sopra di 0 °C). Si osservi la brusca variazione di volume (e quindi diminuzione di densità) che subisce l'acqua liquida nell'istante in cui gela.



Se l'acqua contiene dei soluti, la densità ne viene influenzata, nel senso che essa aumenta con il peso specifico delle sostanze disciolte e con la loro concentrazione. La variazione della densità con la concentrazione dei soluti è approssimativamente lineare. Poiché nelle acque continentali la concentrazione dei sali disciolti oscilla fra 0,01 e 1 grammo/litro, le variazioni di densità corrispondenti sono sempre molto piccole (in quest'ultimo caso la

variazione di densità è di 0,00005). Si vedranno in seguito tuttavia casi di laghi in cui questo effetto è importante (v. meromissi).

La densità dell'acqua è influenzata anche da un altro fattore, per noi più importante, vale a dire la pressione. Nei laghi, solamente l'acqua di superficie è sottoposta alla sola pressione atmosferica (1 atm pari a 760 mm di Hg); l'acqua in profondità sopporta inoltre una pressione idrostatica che praticamente viene raggugliata ad 1 atm ogni 10 metri di profondità. Ad esempio, un oggetto sommerso al massimo di profondità del Lago Maggiore (370 m) sopporta la pressione di 1+37 atm, la prima essendo dovuta alla pressione atmosferica, le restanti a quella idrostatica. Tuttavia l'acqua è praticamente incomprimibile, vale a dire che il suo volume varia infinitesimalmente per effetto delle alte pressioni. Queste invece esercitano una sensibile influenza sul punto di massima densità dell'acqua, che si abbassa di circa 0,1 °C per ogni 10 atm. Perciò, nell'esempio poco fa riportato, l'acqua più profonda del Lago Maggiore dovrebbe avere il suo massimo di densità a circa 3,61 °C.

Tuttavia i dati sperimentali di laboratorio concordano solo parzialmente con quelli teoricamente calcolabili; nei laghi poi l'intero problema acquista ancora maggiore complessità (esso verrà trattato più ampiamente in seguito).

VISCOSITÀ

Viscosità, o attrito interno, è quella proprietà fisica dei corpi in genere, che si manifesta, ad esempio, nella resistenza che l'acqua offre all'avanzamento di un corpo il quale vi si muova. Si è soliti misurare tale resistenza in dipendenza della grandezza della superficie di attrito, della velocità del moto del corpo, della temperatura dell'acqua, della concentrazione delle sostanze disciolte.

Il valore della viscosità dell'acqua è notevolmente elevato, circa 100 volte maggiore di quello dell'aria; esso quindi costituisce un fattore importante nel determinare sia la velocità di sedimentazione di particelle sospese, sia la velocità con cui gli organismi viventi entro l'acqua vi si possono trasferire. La figura 10 raffigura le variazioni che subisce la viscosità dell'acqua con la temperatura; si osservi che passando da 20 °C a 0 °C questo valore è praticamente raddoppiato.

D'estate quindi, nelle acque superficiali del lago, una particella sospesa o una cellula algale caleranno al fondo con una velocità molto maggiore che durante i mesi invernali.

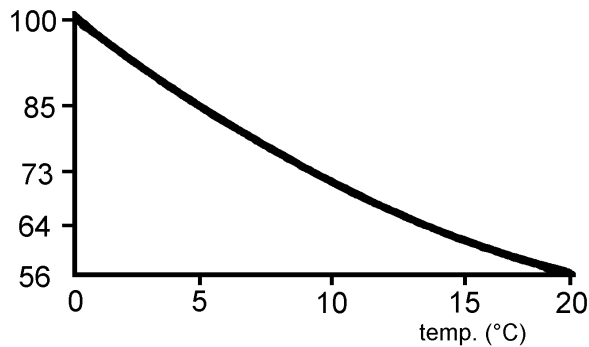


Fig. 10. Variazione della viscosità con la temperatura.

TENSIONE SUPERFICIALE

Nei sistemi polifasici, le zone di contatto fra due fasi (ad esempio aria ed acqua) rappresentano zone di condizioni particolari. Mentre all'interno d'ogni singola fase, lontano dalla superficie, le forze di coesione molecolare sono in equilibrio, all'interfacie esse, non essendo equilibrate verso l'esterno, vi inducono una condizione che si può paragonare a quella di una membrana elastica. Questa ad esempio è la ragione per cui i liquidi tendono ad assumere forma sferica. Questa tensione che si esercita alla superficie dei liquidi è detta tensione superficiale. Nell'acqua essa è elevatissima, la più elevata fra i liquidi comuni, il che spiega come sia possibile veder galleggiare sulla superficie corpi con densità anche molto più elevata di quella dell'acqua.

Vedremo in seguito che nella pellicola superficiale di acque naturali vivono comunità: di organismi, denominate nel loro complesso "neuston", i quali non potrebbero reggersi se non fossero aiutati dalla tensione superficiale. Ad organismi acquatici, per esempio la dafnia, il cui tegumento idrorepellente non viene bagnato dall'acqua, accade che se essi casualmente emergono dalla superficie dell'acqua, non possono più rientrarvi, perché la tensione superficiale costituisce un ostacolo per loro invalicabile.

Insetti acquatici, come le idrometre, camminano sulla superficie dell'acqua, essendo il loro peso sorretto dalle condizioni di tensione elastica della pellicola superficiale.

CALORE SPECIFICO DELL'ACQUA

Già si è ricordato che l'acqua possiede il più elevato calore specifico (o meno propriamente capacità termica) fra tutti i liquidi consueti. Per calore specifico s'intende la quantità di energia che si deve fornire all'unità di massa d'un corpo per elevarne la temperatura d'un grado centigrado; inversamente, è la quantità di calore (energia) che l'unità di massa cede raffreddandosi d'un grado centigrado.

L'unità di misura è la piccola caloria, brevemente simboleggiata con cal, che è la quantità di calore (energia) che si deve somministrare ad un

grammo-massa di acqua distillata per portare la sua temperatura da 14,5 °C a 15,5 °C. In pratica: il calore specifico medio viene computato come la centesima parte della quantità di calore necessaria a portare l'unità di massa dell'acqua da 0 °C a 100 °C.

Il fatto che il calore specifico dell'acqua sia molto alto comporta un grande trasferimento di calore per produrre piccole variazioni di temperatura; o, meglio, l'osservazione di piccole variazioni di temperatura in un corpo d'acqua testimonia grandi trasferimenti d'energia. Quando si afferma che l'acqua ha grande capacità termica, si vuol appunto sottolineare che essa ha la capacità di immagazzinare cospicue quantità di energia termica entro lievi incrementi di temperatura. Si comprende quindi come la massa d'acqua contenuta nel bacino di un grande lago non solo rappresenti una ingente riserva termica, ma possa esercitare una azione moderatrice sulle variazioni termiche dell'atmosfera sovrastante. Durante i caldi mesi estivi il lago assorbe enorme quantità di calore dovuto alla radiazione solare, elevando moderatamente la temperatura delle acque; durante i mesi invernali irradia alla atmosfera circostante parte del calore immagazzinato. Il clima locale ne resta così sostanzialmente regolato, con smorzamento degli effetti di punta, e con modulazione delle variazioni brusche, giornaliere o stagionali. Non stupisce quindi che sulle rive dei grandi laghi possano prosperare, nei nostri climi, vegetazioni sub-tropicali o anche tropicali, il che non sarebbe possibile nelle condizioni climatiche generali della zona. Questi fenomeni risultano molto chiari seguendo, durante l'estate, la vicenda giornaliera della temperatura dell'acqua di un lago e di quella dell'atmosfera sovrastante; la curva termica dell'acqua è molto più smorzata della curva termica dell'aria; può avvenire che di notte la temperatura dell'acqua sia più elevata di quella dell'aria sovrastante, mentre nelle ore meridiane è la temperatura dell'aria che quasi sempre è più alta della temperatura dell'acqua.

Anche gli esseri viventi insediati nell'acqua lacustre risentono della particolare elevata capacità termica dell'acqua: poiché le oscillazioni termiche, nel ciclo stagionale, sono modeste, gli organismi acquatici sono sottratti sia alle temperature estreme che alle brusche oscillazioni della temperatura, alle quali sono soggetti gli organismi terrestri che vivono nell'atmosfera.

PROPRIETÀ OTTICHE DEI LAGHI

PREMESSE

Lo studio delle proprietà ottiche dei laghi non è importante soltanto per se stesso, ma anche in rapporto a:

1. riscaldamento dei laghi ad opera della radiazione solare;
2. fotosintesi;
3. visione da parte degli animali acquatici e loro conseguente comportamento;
4. natura e distribuzione delle sostanze disciolte e sospese, di cui le caratteristiche ottiche dei laghi possono essere indice indiretto.

Prenderemo per ora in considerazione soltanto i punti 1 e 4, mentre tratteremo più avanti - in altri capitoli - i punti 2 e 3, che sono di grandissima importanza per il fito- e lo zooplancton.

Quando parliamo di radiazione, intendiamo riferirci qui unicamente a quella solare diurna, prescindendo dalla radiazione stellare e lunare notturna, del tutto trascurabile (ad esempio, la radiazione della luna piena varia da un trentamillesimo ad un cinquantamillesimo di quella solare).

La luce proveniente dal sole e dal cielo giunge poi sulla superficie del lago in misura diversa, a seconda della latitudine e dell'altitudine del lago stesso e dello stato di maggiore o minore trasparenza dell'atmosfera; allorché incontra la superficie lacustre, essa viene in parte riflessa - ritornando quindi all'atmosfera - ed in parte rifratta, penetrando così entro l'acqua e riscaldandola.

La percentuale di luce riflessa, rispetto a quella incidente, dipende naturalmente dall'angolo di incidenza e quindi dalla posizione del sole nelle diverse ore della giornata e nelle diverse stagioni; la percentuale riflessa sarà minore quando il sole si trova presso allo zenith e la luce incide quasi verticalmente sul lago, e maggiore quando il sole è presso all'orizzonte e la

luce incide molto obliquamente: in queste due posizioni del sole la percentuale di luce riflessa potrà ad esempio essere rispettivamente del 6% e del 35% (in media, durante tutto l'anno, la luce riflessa ammonta a meno del 10% di quella incidente).

Si noti anche che la composizione spettrale della luce riflessa è diversa da quella della luce incidente: poco diversa quando il sole è alto nel cielo, spostata invece verso il rosso quando il sole è basso, presso all'orizzonte; la luce riflessa è anche parzialmente polarizzata.

La quota di radiazione che penetra nell'acqua - ossia la radiazione incidente meno quella riflessa - viene rifratta secondo le ben note leggi della rifrazione (il rapporto tra il seno dell'angolo di incidenza e il seno dell'angolo di rifrazione è una costante, detta "indice di rifrazione"). Nel caso aria - acqua il valore dell'indice di rifrazione è di circa 1,33, ed essendo maggiore dell'unità sta a significare che l'acqua è più rifrangente dell'aria, e cioè che entro l'acqua i raggi luminosi giungono - ad ogni istante - sempre più prossimi alla verticale rispetto a quanto avviene fuori dell'acqua nel medesimo istante, ciò che rende più brevi, nell'acqua, i periodi di aurora e di crepuscolo (soltanto con il sole esattamente allo zenith i raggi entrerebbero nel lago senza rifrangersi, perché l'indice di rifrazione assumerebbe allora il valore 1)

Dopo di essere penetrata nell'acqua, la radiazione si trasmette entro di essa per una certa profondità, che non può tuttavia superare determinati limiti, per le varie cause di assorbimento dovute:

- a) all'acqua stessa ed ai suoi soluti (che ne determinano il colore);
- b) alle particelle sospese - viventi o no - che possono in parte assorbire la radiazione ed in parte rifletterla entro l'acqua (diffusione della luce), ripetendosi poi l'assorbimento indicato in a) ed in b).

TRASMISSIONE ED ASSORBIMENTO DELLA RADIAZIONE NELL'ACQUA

Se la radiazione incide normalmente (perpendicolarmente) alla superficie dell'acqua, il rapporto fra la sua intensità I_0 alla superficie e l'intensità I_z alla profondità z è dato da

$$I_z/I_0 = e^{-kz} \quad (1)$$

dove e è la base dei logaritmi naturali (\ln). La (1) può evidentemente essere espressa anche nella forma:

$$\ln I_z - \ln I_0 = -kz \quad (2)$$

k è il cosiddetto coefficiente di estinzione, e quanto più esso è grande, tanto più rapidamente decresce l'intensità della radiazione in funzione della profondità (ossia aumenta la estinzione e diminuisce la trasmissione).

Per meglio chiarire le idee, vediamo con un esempio come si possa - in pratica - calcolare il coefficiente di estinzione k : in un lago, a mezzo di adatto strumento, sia stato determinato che la radiazione, alla profondità di 30 m, è lo 0,7% (=0,007) di quella superficiale (fatta perciò = 1); la (1) ci darà:

$$0,007/1 = e^{-k \times 30} \quad \text{ossia} \quad \ln 0,007 = -k \times 30 \quad \text{da cui} \quad -k = -4,97/30 \quad \text{ed} \\ \text{infine} \quad k = 0,156$$

Si noti che questo esempio è puramente schematico e non tiene conto del diverso assorbimento nello strato più superficiale del lago, ecc.

In quanto precede abbiamo supposto che la radiazione giunga perpendicolarmente sulla superficie: nel caso di una incidenza obliqua, la lunghezza dello strato attraversato (z) può essere calcolata in base all'indice di rifrazione dell'acqua e all'angolo medio di incidenza. In linea teorica si dovrebbe tener conto sia della luce proveniente dal sole, sia di quella proveniente dal cielo: in pratica la distanza angolare del sole dallo zenith (angolo di incidenza) costituisce una approssimazione abbastanza attendibile.

La relazione (2) ci suggerisce un'interessante rappresentazione grafica, di comodo e frequente uso: se il valore di k è costante, i valori di I_z , disposti sull'asse logaritmico di una carta semi logaritmica, ponendo sull'altro le profondità z , debbono dare una retta. In teoria, ciò è vero soltanto per luce monocromatica, ma in pratica si ottiene una buona approssimazione al rapporto lineare - nella maggior parte dei laghi anche per la luce bianca, qualora si prendano in esame le intensità della radiazione in strati sottostanti al primo metro di profondità (v. Fig. 11). La trasmissione indicata dalla porzione lineare della curva è chiamata **trasmissione caratteristica**.

È detta trasmissione caratteristica, perché caratterizza il lago dal punto di vista delle sue proprietà ottiche; non si deve tener conto del primo metro (circa) di acqua superficiale, dove viene assorbita più luce che non nei metri seguenti, probabilmente a causa del rapidissimo assorbimento dell'infrarosso e dell'ultravioletto; nell'acqua sottostante la radiazione è praticamente costituita dalla sola parte dello spettro corrispondente alla luce visibile. Si nota anche che l'agitazione della superficie delle acque provoca - nel mare - un aumento dell'assorbimento e si ritiene - ma non è certo - che ciò sia principalmente dovuto alla presenza di piccole bolle d'aria.

È importante soffermare l'attenzione sul fatto che quasi tutta la radiazione ultravioletta è trattenuta nello spessore del primo metro di acqua. Sono stati imputati a questo fatto sia lo scolorimento delle sostanze solute o allo stato colloidale, alle quali va attribuito il colore vero di un'acqua (azione sbiancante della radiazione ultravioletta), sia le minori densità del numero dei batteri, che

sono consuete per le acque più superficiali, (azione germicida della radiazione UV). A questo comportamento della radiazione ultravioletta deve essere anche collegata la sintesi ed il ciclo della vitamina D nelle acque interne; così, ad esempio, in acque particolarmente opache e pollute, si possono osservare nei pesci, che vi sono insediati, stigmate di vero e proprio rachitismo.

La precocità con la quale, procedendo in profondità, si va estinguendo la radiazione che giunge alla superficie, varia moltissimo da lago a lago. Nella figura 11 sono raccolti alcuni esempi tipici di laghi italiani, di acque marine, ed infine dell'acqua distillata. Si può vedere come, ad esempio, nel Lago di Como la radiazione sia ridotta all'1% della radiazione presente in superficie già a cinque metri di profondità, mentre per ottenere la stessa riduzione in acqua distillata, occorrono oltre 110 m d'acqua, ed un valore non molto lontano da quest'ultimo si ha per le acque chiarissime del Mare dei Sargassi.

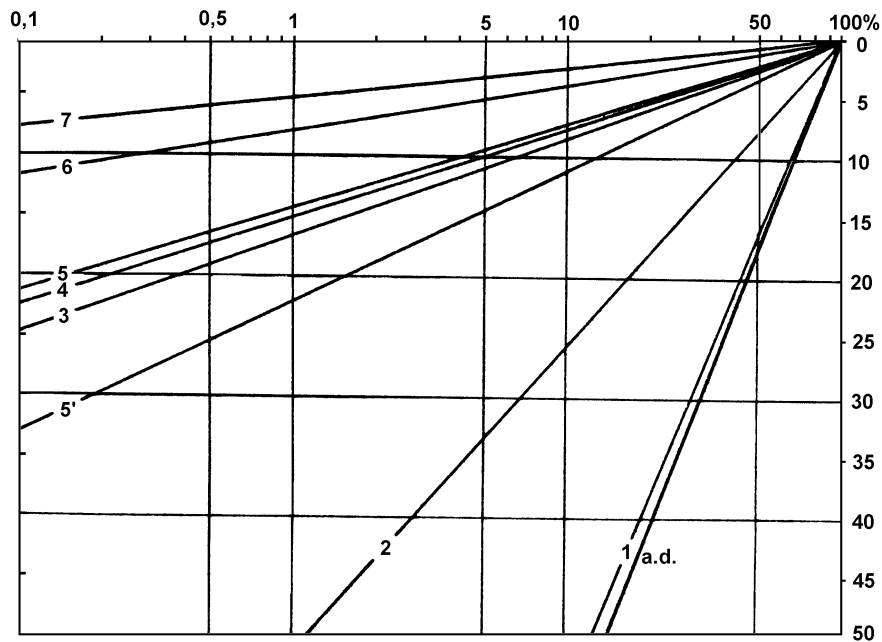


Fig. 11. Trasmissione della radiazione (% rispetto alla superficie) in acque di differenti ambienti. Scala orizzontale (logaritmica): valore della radiazione fino alla profondità di 50 m, fatta uguale a 100 quella della superficie. Scala verticale: profondità in metri. a.d.: acqua distillata; 1: Mar dei Sargassi; 2: Lago di Molveno; 3: Lago d'Orta; 4: Lago di Mergozzo; 5 e 5': Lago Maggiore; 6: Lago di Lugano; 7: Lago di Como. La retta 5' si riferisce alla situazione invernale, mentre le altre (da 2 a 7) si riferiscono alla situazione primaverile (marzo).

TECNICHE DI RICERCA

I primi studi, per esempio quelli di Forel sul Lago di Ginevra, furono compiuti con il metodo della lastra fotografica; queste ed altre tecniche chimiche sono di solito molto rozze e incerte, sebbene siano stati introdotti diversi miglioramenti. I ricercatori moderni hanno usato sia termopile, come il pirilimnometro di Birge, oppure i vari tipi di cellule fotoelettriche impiegati dalla maggior parte di essi. Il pirilimnometro ha il grande vantaggio di essere non selettivo, lo svantaggio di essere poco maneggevole e costoso.

Per studi riguardanti la composizione spettrale, filtri, che annullano tutte le lunghezze d'onda all'infuori di una, sono molto pratici.

La termopila è calata alla profondità desiderata mediante un cavo, il quale serve contemporaneamente a condurre la corrente generata sotto l'influsso dell'irraggiamento sino a bordo del natante d'appoggio, ove essa viene misurata mediante un galvanometro. L'intensità della corrente fornita è - come è noto - direttamente proporzionale all'intensità dell'irraggiamento, che colpisce i termoelementi. Il vantaggio delle termopile, sta nel fatto di rispondere con uguale proporzionalità in tutta la gamma di lunghezze d'onda dell'irraggiamento; esse rappresentano quindi uno strumento adattissimo per la misura dell'irraggiamento totale.

Ma l'attrezzatura, che ha soprattutto servito alle misure di assorbimento differenziale, è costituita dalle celle fotoelettriche, le quali posseggono, rispetto alle termopile, il vantaggio di essere molto più sensibili e di poter essere impiegate anche a rilevanti profondità; per contro, esse offrono lo svantaggio di non reagire ugualmente in tutte le regioni dello spettro; la loro sensibilità è analoga a quella della retina umana, e quindi poco adatta ad esplorare le regioni dell'ultravioletto e dell'infrarosso. Costruttivamente, la fotocellula è racchiusa in un recipiente a tenuta d'acqua e sospesa ad un cavo che ne conduce la corrente generata al microamperometro di bordo; un filtro le può essere anteposto, come nel caso delle termopile.

VARIAZIONE NELLA TRASMISSIONE

In ricerche su numerosi laghi del Wisconsin furono osservate grandi differenze nei valori del coefficiente di estinzione e della trasmissione caratteristica, avendo come estremi:

Lake Crystal	$k = 0,192$	trasmissione = 82%
Lake Little Star	$k = 3,900$	= 2%

Si può ritenere che, se venissero compiute ricerche in laghi molto trasparenti, il valore di k potrebbe diminuire ulteriormente, mentre quello della trasmissione percentuale aumenterebbe, avvicinandosi così ai valori ottenuti per l'acqua distillata.

Si possono distinguere i laghi in tre categorie:

1. quelli nei quali la trasmissione oltre il primo metro è costante (e costante quindi anche il coefficiente di estinzione k): di solito, appartengono a questa categoria i laghi molto trasparenti;
2. quelli nei quali vi è una forte diminuzione della trasmissione negli strati d'acqua più profondi, mentre la trasmissione caratteristica si verifica solo nell'epilimnio; ciò è dovuto a una maggiore opacità dell'ipolimnio, per torbidità di fondo;
3. quelli nei quali si ha un progressivo aumento della trasmissione (e diminuzione quindi di k). Si tratta di laghi con acque molto colorate, in cui l'assorbimento della radiazione avviene assai rapidamente, provocando un forte cambiamento nella composizione spettrale già nei pochi metri più superficiali: residuano così soltanto le gamme d'onda corrispondenti al rosso-arancione-giallo, che sono meno assorbite. Si tratta quindi - per quanto se ne sa - di un aumento apparente della trasmissione, piuttosto che di un aumento effettivo.

Fu anche studiata la distribuzione in profondità della trasmissione, mediante un'apparecchiatura contenente una sorgente luminosa (lampada) ed una fotocellula, disposte orizzontalmente e ad una certa distanza fissa tra di loro. Questo metodo indica le trasmissioni relative in comparazione a ciascuna profondità, quantunque non dia nessuna informazione per quanto concerne l'assorbimento dell'illuminazione naturale.

Lo strumento viene usato meglio di notte. È stata trovata una: correlazione altamente inversa con le densità del fitoplancton. Nella zona del termoclinio e nell'ipolimnio di molti laghi, è stata riscontrata una variazione molto evidente anche per intervalli di pochi centimetri di profondità: variazione del tutto irregolare e che sembra in parte correlata con variazioni brusche di dispersione (abbondanza di particelle diffondenti. A sua volta, questa variazione del potere disperdente, nei critici strati del termoclinio e dell'ipolimnio, è legata: - nel termoclinio: alla brusca modificazione della densità; - nell'ipolimnio: all'alto valore della densità.

COMPOSIZIONE SPETTRALE

Ricerche di laboratorio mostrano che l'assorbimento è dovuto, come poteva attendersi, a tre cause:

- a) **acqua**: massima trasmissione nell'azzurro;
- b) **sostanze umiche**: massima trasmissione nell'arancione e nel rosso;
- c) **materiale sospeso**: praticamente non selettivo.

Nei laghi sufficientemente trasparenti, la luce che raggiunge le massime profondità è la gialla, di circa 5600 Å (10 Ångstrom 1 millimicron), nei laghi meno trasparenti è la rossa, di circa 6800 Å; nei laghi più trasparenti si può a ragione supporre che la lunghezza d'onda che penetra più profondamente sia la azzurra, come nell'acqua distillata. Così, nella figura 12 vediamo come si comporta la trasmissione della luce attraverso lo spessore di un metro d'acqua di diversa provenienza: l'acqua distillata (a.d.) mostra una trasmissione molto elevata per tutta la gamma del verde, dell'azzurro e del violetto; l'acqua del Lago di Molveno (2), limpido laghetto alpino, non differisce molto dall'acqua distillata; l'acqua del Lago Maggiore in primavera (5) permette una trasmissione quantitativamente più ridotta rispetto all'acqua distillata e la gamma più rappresentata si trova verso i 500 millimicron, ossia nel verde: in inverno, invece (5'), la trasmissione aumenta notevolmente e si sposta alquanto verso l'azzurro; l'acqua del Lago di Como (7) si differenzia ancora più spiccatamente: la radiazione subacquea è considerevolmente ridotta e la componente più importante si trova attorno al 580-600 millimicron (giallo, arancione). Le rimanenti curve della figura 12 illustrano la trasmissione della luce in altri laghi italiani.

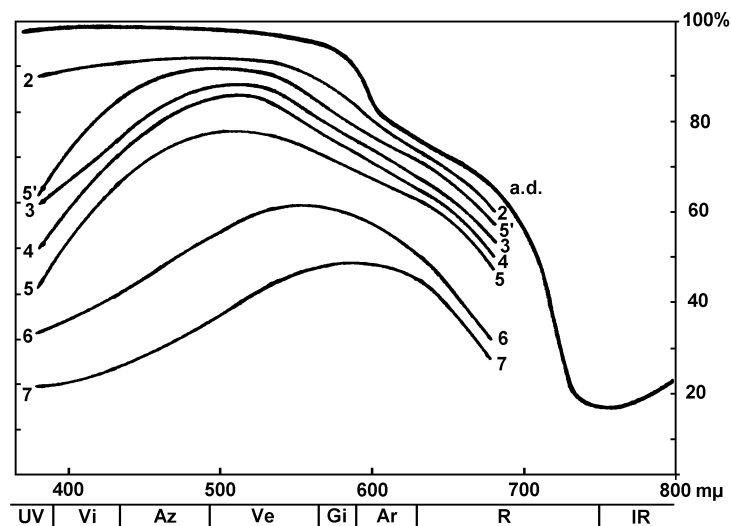


Fig. 12. Trasmissione della luce attraverso lo spessore di un metro d'acqua. In ascisse, le lunghezze d'onda; in ordinate, le percentuali di trasmissione. a.d.: acqua distillata; 2: Lago di Molveno; 3: Lago d'Orta; 4: Lago di Mergozzo; 5: Lago Maggiore (primavera); 5': Lago Maggiore (inverno); 6: Lago di Lugano; 7: Lago di Como.

Mentre, normalmente, differenze nel colore diffuso, e cioè nel colore proprio del lago per chi lo osserva dall'alto, sembrano essere la causa principale delle differenze nella trasmissione, ricerche condotte sul Lago di

Windermere mostrano che le variazioni nella quantità e nella qualità del plancton possono anche essere la causa di grandi variazioni. Infatti, mentre alla profondità di -4,5 m si aveva nell'estate del 1922 un valore di radiazione di circa il 3% di quello osservabile in superficie, dieci anni dopo, nelle stesse condizioni, il valore era sceso a meno dello 0,2%: questa variazione era coincisa con la sostituzione di un poco denso popolamento planctonico estivo a Diatomee da parte di uno più denso a Cianoficee. Anche il limite di profondità della vegetazione rivierasca (piante radicate) diminuì corrispondentemente.

TRASPARENZA

La trasparenza di un lago è definita come la profondità alla quale un disco bianco (disco di Secchi) di 20 cm di diametro diviene invisibile dalla superficie. In pratica, questo valore è preso come la media tra la profondità di scomparsa, quando il disco venga immerso, e di ricomparsa, quando il disco venga riportato verso la superficie. Il metodo è ovviamente molto rozzo, ma spesso è l'unico a disposizione per lo studio ottico di un lago: esso venne impiegato per la prima volta dal Padre A. Secchi nel 1865, in occasione di una crociera nel Mediterraneo della pirocorvetta "Immacolata Concezione", appartenente allo Stato Pontificio.

La trasparenza rappresenta la profondità in metri, alla quale la differenza in luminosità tra il disco bianco e la luce diffusa verticalmente dall'acqua raggiunge la soglia della visione distinta per l'occhio umano.

Sia I l'intensità della luce che incide sulla superficie del lago; essa attraverserà lo spessore dell'acqua che la separa dal disco immerso e ritornerà quindi all'occhio dell'osservatore con un'intensità I' minore dell'originaria I , per le perdite dovute

- all'assorbimento nel tragitto dalla superficie al disco;
- all'assorbimento nel tragitto dal disco alla superficie;
- alla non totale riflessione da parte del disco.

Ma l'occhio dell'osservatore riceverà anche la luce che giunge dalla zona circostante al disco, di intensità I'' , e che corrisponde alla luce diffusa verso l'alto dal livello al quale si trova il disco, diminuita delle perdite per giungere da questo livello alla superficie. La I'' è evidentemente minore della I' perché non interviene l'effetto riflettente del disco.

Ora, se l'occhio umano può discernere un aumento della intensità di $1/k$ dell'intensità originaria, il limite della visibilità del disco sarà

$$(I' - I'')/I' = 1/k \quad (\text{secondo Hemholtz, } k = 133) \quad (3)$$

Abbiamo trascurato - nell'esposizione ora fatta - la luce riflessa dalla superficie del lago e la luce diffusa verso l'alto dai livelli sovrastanti a quello in cui si trova il disco, perché si sommano in egual misura sia alla luce proveniente dal disco, sia alla luce proveniente dalla zona circostante al disco, e non modificano quindi il risultato finale.

Dalla (3) risulta che qualsiasi fattore (ad esempio la torbidità) tendente ad aumentare I'' - vale a dire la luce diffusa verso l'alto dal livello al quale si trova il disco - deve essere compensato da un maggiore valore assunto da I' , vale a dire (per un'intensità costante di illuminazione I in superficie e per costante potere riflettente del disco) da un aumento nella trasmissione unitaria dell'acqua, o da una diminuzione della distanza che separa il disco dalla superficie del lago.

In generale, la trasparenza è abbastanza bene correlata con la trasmissione, per cui si può da quella dedurre un valore approssimativo di quest'ultima. Le maggiori trasparenze registrate sono di 40 m nel Crater Lake e di 41,6 nel Lago Masyuko, ambedue laghi a pareti molto ripide, in bacini di caldera, e quindi con modesto areale imbrifero. In laghi subalpini dalle acque molto limpide, come nel Lago di Garda, si possono incontrare trasparenze di 25 m; di consueto, però, nei laghi alpini il disco scompare tra i 10 e i 15 metri e, in laghi di pianura, da profondità di pochi centimetri (Lago Trasimeno) sino ad un massimo di una decina di metri.

La profondità alla quale il disco di Secchi scompare varia anche notevolmente con la stagione: nei laghi alpini è massima per lo più nell'inverno, quando la massa del plancton presenta un minimo ed il bacino di alimentazione del lago - irrigidito dal gelo non invia alle acque lacustri materiale in sospensione.

Quando la luce cade su singole piccole particelle in sospensione, essa viene riflessa in varie direzioni dalle loro superfici. Si dimostra che, se le singole particelle hanno dimensioni inferiori all'ordine di grandezza della lunghezza d'onda della luce, le gamme di minori lunghezze d'onda saranno maggiormente riflesse, rispetto a quelle di lunghezze d'onda maggiori. Le stesse molecole d'acqua sono - per tale motivo - la causa del colore azzurro, caratteristico dell'acqua pura.

COLORE DELL'ACQUA

Per **colore vero** dell'acqua si intende quella tonalità di colore impartita all'acqua da sostanze intrinseche all'acqua stessa, come sostanze colloidali e composti soluti. La valutazione delle tonalità di questa colorazione si fa normalmente in laboratorio su campioni opportunamente prelevati e quindi filtrati.

Per **colore apparente** si intende invece quello percepibile da chi osservi un lago dalla riva, o da una imbarcazione; esso dipende da tre ordini di cause:

1. le particelle sospese, siano esse rappresentate da organismi viventi, o no;
2. le condizioni esterne, come ad esempio il colore del cielo, delle sponde circostanti che si riflettono nel lago (rocce, boschi, ecc.), dei sedimenti di fondo in acque poco profonde;
3. le stesse cause, cui è dovuto il colore vero, che si sommano con le cause indicate ai punti 1 e 2.

Le sostanze, che possono produrre cospicue modificazioni del colore vero dell'acqua, sono:

- il **ferro**, come solfato ferroso e come ossido ferrico, ai quali si possono ricondurre - a seconda dell'ammontare dei contenuti - varie tonalità di gialli;
- le **sostanze umiche**, originate principalmente da depositi torbosi e che impartiscono una colorazione passante dal blu, al verde, al giallo e quindi al bruno ed al nero, a seconda della quantità;
- il **carbonato di calcio** che - se abbondante - sembra possa produrre una colorazione verde.

Differenze nella colorazione si possono produrre ritmicamente durante il cielo stagionale, in dipendenza appunto dei fenomeni biologici e chimico-fisici, che sono alla base della liberazione di queste sostanze. Inoltre, il colore vero dell'acqua può modificarsi variando la profondità dalla quale proviene l'acqua presa in esame, e ciò sembra dovuto ad un effetto di scoloramento ad opera del sole (radiazione ultravioletta), che si manifesta sopra tutto nelle acque più superficiali.

La determinazione del colore apparente si esegue normalmente con l'ausilio del disco di Secchi, calando il disco stesso a metà della profondità di trasparenza e confrontando, quindi, il colore apparente della colonna d'acqua soprastante il disco con serie di campioni standard colorati, ottenuti con miscele di soluzioni di particolari sali, come ad esempio il cromato di potassio, ed il solfato cobalto-ammonico (scala di Forel-Ule).

Il colore apparente dell'acqua di un lago può già prestarsi a fornire un giudizio sulla produttività del lago stesso: così, ad esempio, i laghi verdi-gialli (dal IX al XV tipo della scala di Forel-Ule) sono da considerarsi più produttivi di quelli di colore azzurro-verde (V-IX), e ciò in quanto gli stessi organismi planctonici partecipano nel determinare la colorazione apparente della massa d'acqua in cui vivono. Effetti straordinari in questo senso si hanno in occasione dei *flos aquae*, fioriture esplosive, ma in genere poco durature, di

vari organismi fitoplanctonici, come *Haematococcus*, *Euglena*, *Oscillatoria*, alle quali si devono i così detti "Blutseen" o "laghi di sangue", abbastanza frequenti tra i laghi della cerchia alpina.

Intense colorazioni di diversa tonalità sono poi possibili in ambienti speciali, come in acque solforose o salmastre, dove sono prodotte da tutt'altri organismi.

CAPITOLO VII

PROPRIETÀ TERMICHE DEI LAGHI

PREMESSE

La temperatura, che un lago assume in un determinato istante, dipende evidentemente dal suo bilancio termico, cioè dalla differenza fra gli apporti e le perdite di calore. Non è facile tener conto quantitativamente ed in modo esatto dei vari termini positivi e negativi di questo bilancio: ci limiteremo a fornire un'idea molto grossolana del fenomeno nel suo assieme, indicando le principali cause di apporto o di perdita di calore.

Potremo, ad esempio, suddividerle in cause che operano **al disopra**, oppure **al disotto** dello specchio d'acqua superficiale, così:

AL DISOPRA DELLO SPECCHIO D'ACQUA	
Apporti di calore	Perdite di calore
Radiazione solare Calore dell'atmosfera Piogge, condensazioni, ecc.	Irraggiamento verso l'atmosfera Evaporazione
AL DISOTTO DELLO SPECCHIO D'ACQUA	
Apporti di calore	Perdite di calore
Immissari Calore terrestre (e sorgenti termali) Processi biologici (metabolismo, movimenti)	Emissario Conduzione del fondo

È bene dire subito che il fattore di gran lunga più importante ed efficace - per l'apporto di calore in un lago - è la **radiazione solare**, coadiuvata - come vedremo - **dall'azione del vento**.

Funzione indiretta della radiazione solare sono poi anche - a ben considerare - tutte le altre cause indicate nel breve elenco precedente, nel quale abbiamo però trascurato vari fattori (come ad esempio il calore di soluzione) e ne abbiamo citati altri, che non hanno certo grande incidenza sull'apporto di calore (come, ad esempio, il movimento di organismi).

Nel seguito del capitolo noi considereremo come sorgente di calore soltanto la radiazione solare sulla superficie del lago: così facendo, l'errore è certamente lieve, perché la quasi totalità del calore immagazzinato in un lago deriva appunto - salvo rare eccezioni (ad esempio laghetti termali) - dalla radiazione solare, che incide su di esso.

Prima di iniziare lo studio delle proprietà termiche di un lago è opportuno ricordare, come è già stato detto, che la densità dell'acqua, alla pressione atmosferica, raggiunge il massimo valore ad una temperatura di circa 4 °C (più esattamente: 3,98 °C).

Quando una massa d'acqua, **che abbia una temperatura inferiore a 4 °C**, viene riscaldata **alla superficie**, il calore si distribuisce per **convezione**, attraverso tutta la massa d'acqua, fino a raggiungere una temperatura uniforme ad ogni profondità, di 4 °C. Il riscaldamento per convezione consiste nel fatto che, riscaldandosi da 0 a 4 °C, l'acqua aumenta continuamente di densità e si formano quindi - nella massa liquida - delle correnti di acqua più densa di quella circostante, che tendono perciò a scendere sul fondo.

Ma quando tutta la massa liquida (ad esempio un lago) è giunta alla temperatura uniforme di 4 °C e si continui a fornire calore, **sempre alla sua superficie**, soltanto gli strati più superficiali verranno riscaldati (legge esponenziale di penetrazione della radiazione); escludendo un piccolissimo trasporto di calore per **conduzione molecolare** (es.: riscaldamento ad una estremità di una sbarra metallica), il calore potrà essere distribuito in profondità soltanto da un **lavoro esterno** (rimescolamento meccanico, che è in natura prodotto dal vento).

IL PROCESSO DI RISCALDAMENTO DI UN LAGO TEMPERATO

Per fissare le idee, prendiamo in considerazione un lago, nel quale la temperatura della massa d'acqua sia inferiore a 4 °C durante l'inverno, almeno in qualche strato, e superiore durante l'estate; come vedremo nel capitolo relativo alla terminologia, un lago con tali caratteristiche è detto "di tipo temperato".

Ad un certo momento della primavera il lago presenterà una isoterma intorno a 4 °C e quindi tutta la massa d'acqua avrà all'incirca la stessa

densità: ciò significa - almeno in linea teorica - distribuzione perfettamente omogenea ed impossibile presenza di una qualsiasi stratificazione. A partire da questo momento - ed in assenza di vento - il lago si riscalda giorno per giorno attraverso l'assorbimento della radiazione solare, in forma grossolanamente esponenziale. Il riscaldamento diverrà quasi insensibile già a profondità molto modeste, perché la radiazione infrarossa - la più efficiente termicamente fermata nei primissimi strati d'acqua.

In presenza di vento, invece, si generano delle correnti, che promuovono un rimescolamento turbolento lungo la verticale e che tendono a distribuire il calore entro l'intera massa d'acqua; l'azione del vento permette quindi l'apporto di una molto maggiore quantità di calore nelle acque profonde. Tuttavia - malgrado la presenza di una sorgente di calore costante alla superficie - il riscaldamento sarà sempre minore, man mano che si considerino strati d'acqua sempre più profondi: esso diverrà insensibile, o quasi, al disotto di una determinata profondità, che sarà però sempre molto più considerevole rispetto al caso di un ipotetico lago, mai rimescolato dall'azione del vento.

L'apporto di calore al lago non è tuttavia continuo: infatti una parte di quello immagazzinato durante il giorno può essere persa durante la notte, attraverso processi di irraggiamento, di evaporazione e di conduzione. Si determina così un raffreddamento degli strati superficiali e si stabiliscono le condizioni necessarie alla formazione di correnti di convezione, per cui acqua più fredda - cioè più densa - viene portata a maggiore profondità. Si produce così - a poco, a poco - uno strato superficiale (epilimnio), di spessore variabile, nel quale si ha una temperatura all'incirca uniforme: da quanto si è detto risulta anche che l'omeotermia di questo strato superficiale sarà maggiore durante la notte e minore durante il giorno.

Mentre si svolge la fase di riscaldamento primaverile, in laghi molto profondi l'azione mescolatrice del vento non riesce mai a trasportare calore anche alle acque di fondo. In laghi moderatamente profondi è invece normale che - per il riscaldamento diurno, il raffreddamento notturno e la concomitante azione del vento - l'acqua si mantenga grossolanamente isoterma nella sua intera massa, sino a che la temperatura non sia salita di vari gradi al di sopra di 4 °C, determinando così una vicenda termica stagionale anche nell'ipolimnio. Poiché le differenze fra i valori della densità - per le acque le cui temperature diversificano di un grado - aumentano con l'aumentare del valore assoluto delle temperature, ne deriva che è richiesto un maggior lavoro per mescolare, ad esempio, strati d'acqua a 12 °C ed a 13 °C, che non strati d'acqua a 4 °C ed a 5 °C di temperatura: e, naturalmente ancora di più, se gli strati hanno temperature di 24 °C e 25 °C.

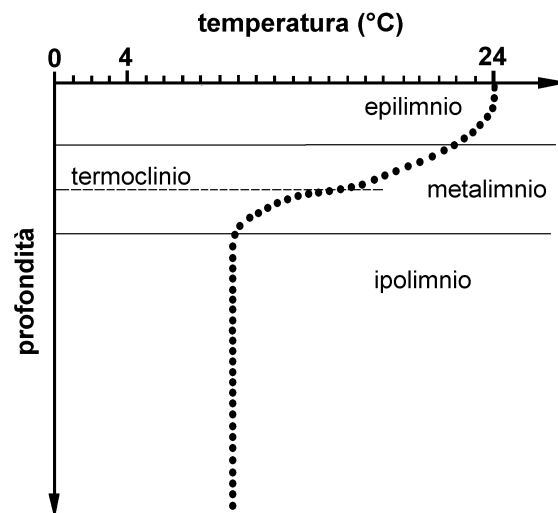


Fig. 13. Curva termica in un lago stratificato. (Spiegazioni nel testo).

Con il procedere della stagione, la temperatura atmosferica diviene progressivamente più elevata: si determina quindi una situazione, per cui il vento riesce a rimescolare sino al fondo - durante le ore notturne - soltanto le acque di laghi estremamente piatti; infatti per tutti gli altri laghi, che abbiano una profondità appena modesta, le differenze di densità fra i diversi strati divengono troppo grandi ed il lavoro del vento è insufficiente a far raggiungere la condizione di omeotermia all'intera massa d'acqua. Si ha, come risultato finale, che le acque di questi laghi, vengono ad essere divise in tre porzioni (Fig. 13) e precisamente:

- una porzione superiore più calda, l'epilimnio;
- una porzione più fredda e più profonda, l'ipolimnio;
- una porzione, costituita da uno strato di modesto spessore, che separa l'epilimnio dall'ipolimnio ed in cui si ha una brusca variazione di temperatura: il termoclinio o metalimnio (o strato di salto).

La relativa isotermia dell'epilimnio è dovuta in preponderanza al raffreddamento notturno ed alle correnti di convezione, da esso determinate.

DEFINIZIONE DEL TERMOCLINIO

Di solito si definisce "strato del termoclinio" quella regione in cui si ha un gradiente di temperatura maggiore di 1 °C per metro, ossia in cui la differenza di temperatura è maggiore di 1 °C per ogni metro di profondità.

Questo criterio è tuttavia relativo: così nei laghi di zone tropicali - cioè più caldi - una modificazione termica minore, può garantire la medesima stabilità (da intendersi, per ora, come la tendenza a mantenere le condizioni di stratificazione esistenti che una molto più grande variazione termica in un

lago freddo delle regioni temperate: ad esempio, la differenza di un grado fra 10 °C e 11 °C rappresenta una modificazione della densità uguale a quella che si ha con una variazione delle condizioni termiche di soli 0,4 °C, quando l'acqua ha una temperatura di circa 25 °C. Vi sono inoltre buoni motivi per ritenere che il processo fisico di riscaldamento degli strati, in cui si hanno più brusche variazioni di temperatura, sia diverso da quello che governa il riscaldamento della più grande massa ipolimnica.

Forse la definizione più soddisfacente del termoclinio è: "quel piano orizzontale che passa per il punto di flesso di una curva termica"; la definizione è naturalmente da ritenersi schematica e, per una sua migliore comprensione, si ricorda che "punto di flesso" di una curva è quello in cui la sua derivata cambia di segno.

Col procedere della stagione - e proprio a causa del suo stesso meccanismo di formazione il metalimnio va sempre più approfondendosi; non si deve tuttavia immaginare che in un grande lago il metalimnio sia uno strato perfettamente orizzontale, che non si modifichi mai di spessore e che soltanto si sposta verso il basso - parallelamente a se stesso - in funzione stagionale. Al contrario, il metalimnio si trova generalmente a profondità diverse - se pure non eccessivamente diverse - nel medesimo lago e nel medesimo istante, ed anche in ore diverse dello stesso giorno. Non ci soffermeremo qui ad esaminare le cause - molteplici ed oltremodo complesse di queste variazioni; basti accennare alla influenza delle sette termiche (o sette interne), della temperatura degli immissari, delle modalità di trasferimento del calore da strato a strato.

IL RAFFREDDAMENTO AUTUNNALE DI UN LAGO

Il lago, termicamente stratificato nel pieno dell'estate, comincia durante la notte a perdere più calore di quanto ne acquisti di giorno: l'epilimnio si estende così progressivamente in profondità per i moti convertivi di raffreddamento e - in notti successive - la temperatura di superficie si va identificando con quella propria di strati sempre più profondi. È per questo motivo che i termoclini più evidenti si hanno spesso solo nella tarda estate ed all'inizio dell'autunno. Naturalmente sarà molto diverso il comportamento di piccoli laghi piatti, in cui non si possono addirittura distinguere epi- ed ipolimnio, di laghi di montagna con ben diverse condizioni climatiche, di grandi laghi profondi, con masse d'acqua notevolissime e conseguente "inerzia termica" elevata; pur senza entrare in dettagli, si intende qui mettere in evidenza gli stretti rapporti che esistono fra termica dei laghi, vicende climatiche e morfologia della cuvetta lacustre.

Quando le temperature dell'epilimnio che - come abbiamo visto - è andato aumentando di spessore, si avvicinano a quelle del medio o del più profondo

ipolimnio, il rimescolamento diviene nuovamente facile, anche per il fatto che le differenze di densità per 1 °C divengono minori in acque fredde. È per tale motivo che i piccoli bacini entrano in completa circolazione intorno ai 10 °C e rimangono in tali condizioni per diverse settimane con temperature di isoterma progressivamente minori.

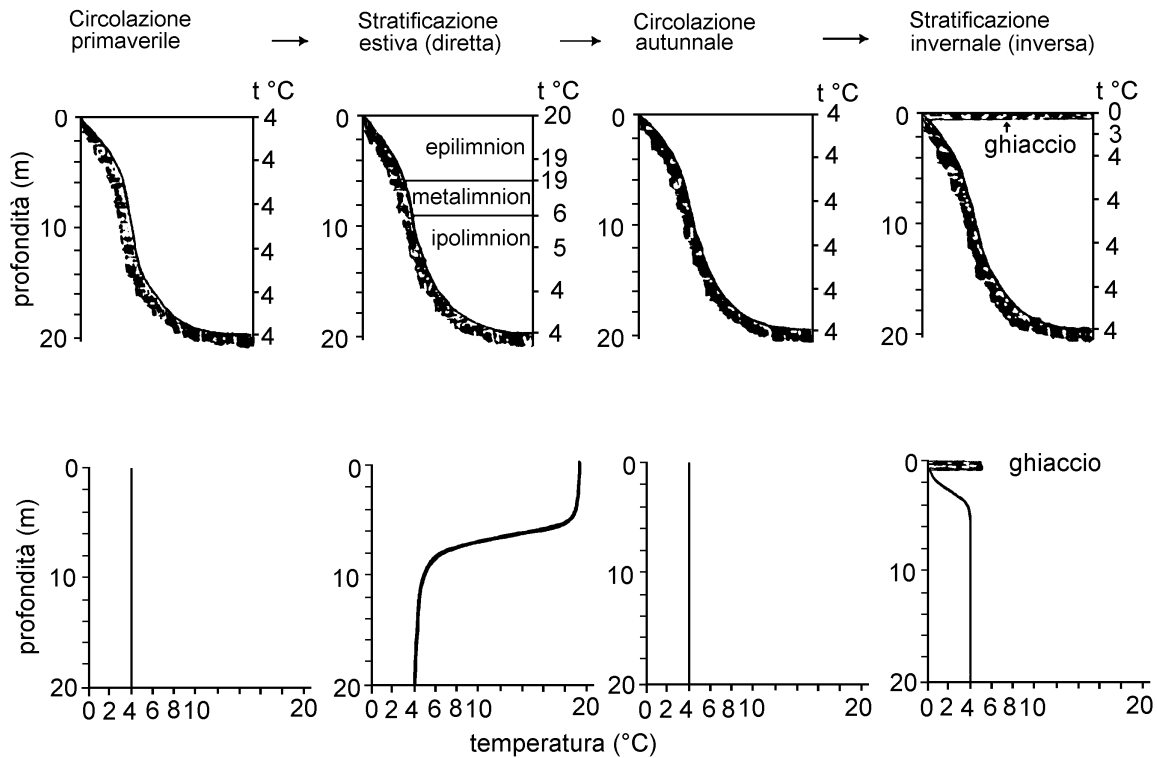


Fig. 14. Spiegazioni nel testo.

Allorché l'intera massa d'acqua giunge a 4 °C, un ulteriore raffreddamento della superficie provoca una diminuzione del valore della densità (acque con temperature inferiori ai 4 °C) ed il lavoro del vento opera qui nel rimescolare acque più fredde superficiali con acque alquanto più calde (4 °C) e sottostanti. Si verificano frequentemente casi di piena circolazione in presenza di vento con isoterma anche a 2 °C. In assenza di vento, un lago isoterma a 4 °C gela per sottrazione di modeste quantità di calore: l'acqua man mano più fredda (da 4 °C a 0 °C) galleggia su quella a 4 °C.

Quando si ha il congelamento della superficie del lago, l'acqua sottostante sarà quindi all'incirca isoterma a tutte le profondità, con un brusco gradiente termico positivo appena al disotto della faccia inferiore della copertura di ghiaccio, al cui livello l'acqua misura 0 °C; in queste condizioni (stratificazione termica inversa) cessa ogni circolazione, eccetto quella, modesta, determinata dagli immissari. La figura 14 riporta l'andamento termico

stagionale di un teorico lago temperato, che geli durante l'inverno e nel quale l'ipolimnio non modifichi la sua temperatura.

I nostri grandi laghi subalpini non gelano, a causa delle condizioni climatiche regionali e della grande massa d'acqua ipolimnica. A titolo di esempio, perché il Lago Maggiore potesse gelare, esso dovrebbe anzitutto ridurre la temperatura di circa 6,2 °C delle sue acque ipolimniche a 4 °C; tenendo conto del volume dell'ipolimnio, il lago dovrebbe dissipare circa 72×10^{12} grandi calorie (kcal) in più di quelle in media attualmente dissipate: ciò comporterebbe un lavoro pari a quello che sarebbero in grado di produrre circa 10^8 tonnellate di carbon fossile.

TERMINOLOGIA SULLA BASE DELLE VICENDE TERMICHE

I laghi sono stati classificati in molti modi diversi dai vari Autori; come sempre - quando si tratta di classificazione - le differenti suddivisioni presentano ciascuna vantaggi e svantaggi e spesso sono di dubbia utilità, perché è sempre molto difficile ridurre entro rigidi schemi fenomeni che presentano ampia variabilità. Noi esporremo qui una sola classificazione, non esente essa pure da critiche, ma che ha il vantaggio di essere semplice e di contraddistinguere abbastanza bene i vari tipi di laghi.

1. *Laghi di tipo polare*

La temperatura dell'intera massa d'acqua è permanentemente inferiore a 4 °C. L'isotermia (piena circolazione) non è mai presente, perché la superficie del lago è costantemente gelata; si ha quindi una stratificazione termica inversa permanente (laghi **amittici**).

2. *Laghi di tipo sub-polare*

In essi compare un breve periodo di acque prive di ghiaccio in cui si registrano temperature in superficie superiori a 4 °C. Si avrà dunque un solo periodo estivo di isotermia (laghi **monomittici freddi**: figura 15,a).

3. *Laghi di tipo temperato*

La temperatura della massa d'acqua - almeno in qualche strato - è inferiore a 4 °C durante l'inverno, e superiore a 4 °C durante l'estate. Si hanno due periodi di isotermia: in primavera ed in autunno (laghi **dimittici**: figura 15, b).

4. *Laghi di tipo sub-tropicale*

La temperatura dell'acqua di fondo è sempre superiore a 4 °C, ma vi è una ben definita stratificazione termica: un solo periodo (fine inverno) di piena circolazione. Sono di questo tipo i nostri grandi laghi subalpini (laghi **monomittici caldi**: figura 15, c).

5. Laghi di tipo tropicale

L'intera massa d'acqua ha permanentemente una temperatura superiore a 4 °C; non esiste una ben definita stratificazione termica e vi sono soltanto lievi differenze di temperatura fra epilimnio e ipolimnio, durante il corso dell'anno (laghi **anisomittici**).

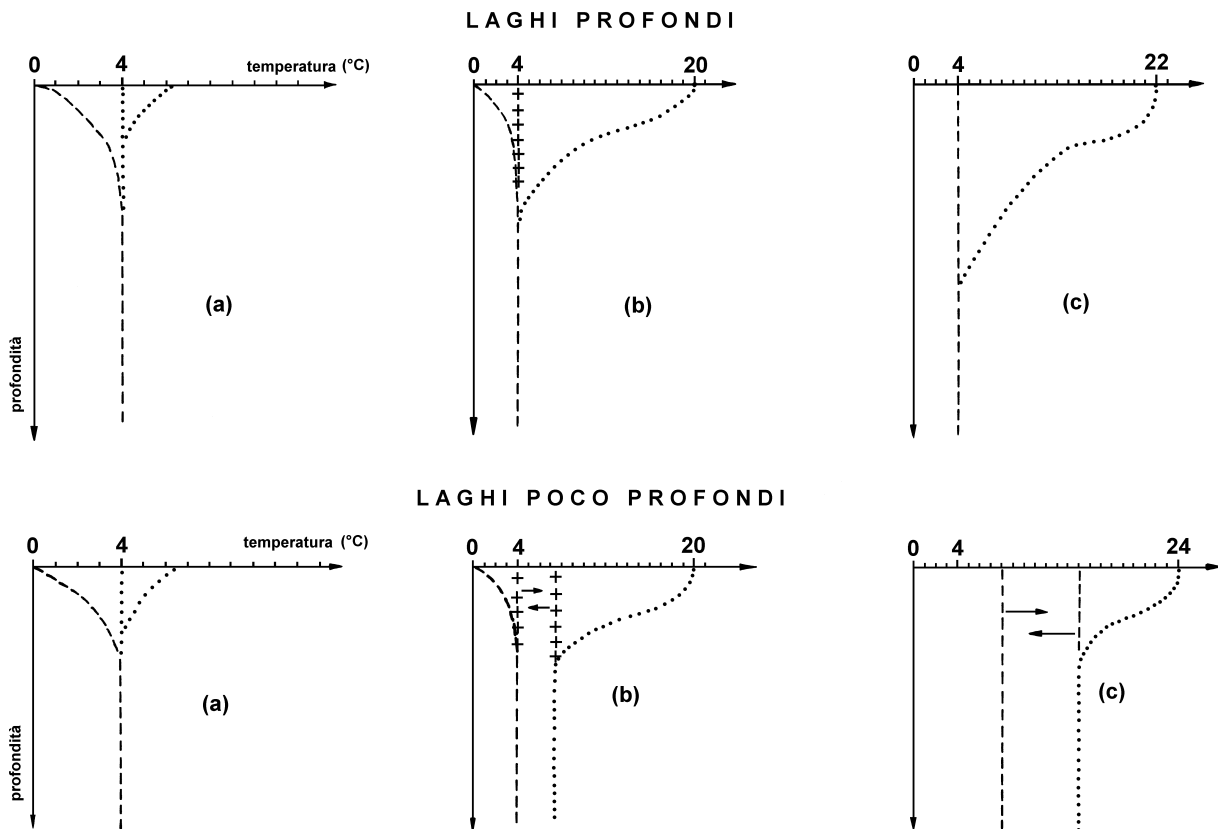


Fig. 15. Schema della struttura delle distribuzioni di temperatura in laghi profondi (alto) e poco profondi (basso) di diverso tipo: (a), sub-polare (monomittico freddo); (b) temperato (dimittico); (c), sub-tropicale (monomittico caldo). ---- inverno; ++++ primavera e autunno; estate. Le frecce indicano l'intervallo termico entro il quale è possibile la piena circolazione (isotermia).

A maggior chiarimento aggiungeremo qualche osservazione.

È evidente che ogni lago temperato, con acqua di fondo costantemente intorno ai 4 °C e nel quale l'acqua di superficie passi da una temperatura inferiore a 4 °C ad una temperatura superiore a 4 °C, avrà un periodo di piena circolazione. Potrà verificarsi una eccezione in quei laghi, nei quali l'acqua di fondo acquisti - per accumulo di soluti - una densità di origine chimica superiore a quella dovuta alla propria temperatura; quest'acqua, quindi, pur essendo isoterma con gli strati sovrastanti, non potrà mescolarsi

ad essi. Una tale eccezione complica la classificazione basata sul comportamento termico dei laghi, che deve perciò prendere in considerazione soltanto **laghi con piena circolazione quando isotermi (laghi olomittici)**. I laghi, nei quali l'acqua di fondo non entra mai in circolazione (**laghi meromittici**), possono avere caratteristiche termiche assai varie.

È anche interessante notare che in un lago, nel quale la temperatura di fondo non superi mai 4 °C, non si avrebbe un aumento nella quantità di calore catturata durante l'estate, se noi potessimo aumentare la profondità del lago stesso; la quantità di calore catturata potrebbe invece crescere se si potesse aumentare la profondità di laghi in cui la temperatura delle acque di fondo fosse superiore a 4 °C. Queste considerazioni possono servire di base per un'altra classificazione dei laghi, che qui non esporremo: ma stanno a dimostrare una volta di più la stretta correlazione fra termica dei laghi, morfologia del loro bacino e condizioni climatiche.

RISCALDAMENTO INVERNALE DELLE ACQUE DI FONDO

Non di rado si nota - durante la stagione invernale - che le acque a contatto del fondo assumono una temperatura alquanto superiore a quella presentata all'inizio del congelamento della superficie del lago. Le cause di ciò sono differenti, a seconda che la temperatura delle acque immediatamente sovrastanti al fondo raggiunga - ma non superi - i 4 °C, oppure superi i 4 °C, e precisamente:

1. Aumento sino e non oltre i 4 °C

A) Poiché la temperatura dell'acqua di fondo (almeno per i nostri climi e per i laghi non troppo profondi) è più elevata in estate che non d'inverno, i sedimenti di fondo continueranno a cedere calore anche durante la stagione invernale; infatti il raffreddamento dei fondi - a differenza di quello dell'acqua - avviene per conduzione termica: ed è quindi più lento.

B) Oppure: il sole può riscaldare - attraverso la copertura di ghiaccio - l'acqua di bassi fondali, sino a farle raggiungere la temperatura di 4 °C; l'acqua avrà allora il massimo valore di densità e potrà scivolare lungo le sponde della cuvetta lacustre, sino a raggiungere il fondo.

2. Aumento a temperature superiori a 4 °C

La causa non può essere che una sola, e cioè: l'acqua di bassi fondali - riscaldata per il processo di cui al precedente paragrafo B - può sciogliere quantità maggiori o minori di sali (bicarbonati, silicati, ecc.), provenienti dai sedimenti.

In rapporto con la concentrazione di questi soluti varierà anche la temperatura di massima densità, che non sarà più di 4 °C, ma superiore; si determineranno così delle correnti di densità, in parte termiche ed in parte chimiche, che porteranno quest'acqua sul fondo.

BILANCIO TERMICO DEI LAGHI

Ogni anno viene immagazzinata nei laghi una certa quantità di calore, a partire dal periodo delle più basse temperature (di solito subito dopo il gelo) sino a giungere a quello delle temperature più elevate (cioè durante la stagione estiva). È possibile stabilire la quantità di calore assunta, anno per anno, da un lago.

La distribuzione di questo calore avviene secondo due modalità differenti:

- A. fino a che il riscaldamento si attua in acque più fredde di 4 °C, la distribuzione del calore avviene preponderantemente attraverso fenomeni convettivi;
- B. sopra ai 4 °C deve invece intervenire il lavoro del vento, perché il calore possa essere distribuito anche in strati prossimi alla superficie (prescindendo dal minimo apporto dovuto alla conduzione ed all'assorbimento esponenziale della radiazione).

È così possibile calcolare il bilancio termico totale, che comprende il riscaldamento invernale (da temperature inferiori a 4 °C fino a 4 °C) ed il riscaldamento estivo, o calore distribuito dal vento (da 4 °C fino alle massime temperature osservate).

Il bilancio termico potrebbe essere calcolato per l'intero lago, ma di solito - allo scopo di poter più facilmente instaurare confronti fra laghi diversi - si procede in uno dei seguenti modi:

1. Metodo di Forel

Si calcola il bilancio in calorie di una ipotetica colonna d'acqua verticale, dalla superficie al punto più profondo del lago, e con area di sezione unitaria.

2. Metodo di Birge

Il calore ricevuto dall'intero lago viene stimato sommando i prodotti parziali ottenuti moltiplicando i valori in cm^3 dei successivi strati d'acqua per l'escursione termica media, verificatasi negli stessi strati, e dividendo per l'intera area del lago espressa in cm^2 .

Il 2° metodo è corretto, anche se a prima vista sembra non esserlo, perché nessun lago ha pareti verticali e fondo parallelo alla superficie; ma la

radiazione, che colpisce i bassi fondali, riscalda anche i sedimenti di fondo ed è riflessa dai sedimenti all'acqua. Si hanno valori più esatti col metodo di Birge che con quello di Forel. Da notarsi che, in definitiva, anche il metodo di Birge conduce al bilancio in calorie di una colonna d'acqua di sezione unitaria: infatti si dividono le calorie per cm^3 dell'intero volume di acqua del lago per i cm^2 dell'area superficiale del lago stesso e si ottiene quindi il valore delle calorie (piccole calorie) contenute in una colonna di sezione 1 cm^2 e avente per altezza la profondità media del lago (per lo stesso metodo di calcolo), anziché la profondità massima come nella metodica di Forel.

I grandi laghi europei trans- e cisalpini hanno bilanci annuali attorno alle 40.000 calorie (grammo-calorie) per cm^2 ; l'apporto calorifico estivo è normalmente superiore alle 30.000 calorie. Per il Lago Maggiore il bilancio termico annuo si aggira fra le 34.000 e le 38.000 calorie, a seconda delle condizioni meteorologiche delle singole annate. Pare che il limite superiore di un bilancio termico possa aggirarsi attorno alle 50.000 calorie, di cui circa 40.000 per il calore estivo (calore distribuito dal vento). È importante osservare che i bilanci termici maggiori si hanno nella regione temperata.

Anche l'altitudine ha notevole influenza: laghi norvegesi di pianura hanno un apporto di calore estivo di 20.000-25.000 calorie per cm^2 ; tale apporto è ridotto a 5.800-8.500 calorie per cm^2 nei laghi situati a quote maggiori di 1000 metri - sempre in Norvegia - e ciò a causa delle perdite dovute all'irraggiamento.

Variazioni delle temperature medie estive non hanno grande effetto nel modificare i singoli bilanci termici di un lago, ma solamente nel determinare una più o meno evidente variazione delle temperature delle acque superficiali; questo perché i laghi delle regioni temperate vengono riscaldati molto più rapidamente all'inizio dell'estate, che non quando l'estate è al suo colmo ed è diminuita la differenza di temperatura tra atmosfera e acqua. Si tenga anche ben presente la grande importanza che ha il vento - specialmente durante la primavera e l'autunno - per il trasporto di calore in profondità (formazione ed abbassamento del termoclinio).

Dalle molteplici considerazioni esposte sulla termica dei laghi, risulta evidente una assai maggiore uniformità del clima lacustre (cioè di quello esistente entro le acque lacustri) rispetto al clima terrestre, anche in laghi diversi per altitudine e per posizione latitudinale; questa è probabilmente una fra le cause più importanti che consentono la grande diffusione - spesso cosmopolita - di buona parte degli organismi, che vivono nelle acque dolci.

Prima di chiudere l'argomento bilancio termico crediamo opportuno mostrare, con un breve calcolo approssimato, quanto sia grande - e probabilmente in misura inaspettata - l'energia accumulata durante l'anno in uno dei nostri laghi subalpini. Possiamo prendere come esempio il Lago

Maggiore, ammettendo un bilancio termico annuo di circa 35.000 piccole calorie per cm^2 , pari a $3,5 \times 10^{11}$ grandi calorie (kcal) per km^2 . Poiché la superficie del Lago Maggiore misura circa 212 km^2 il suo bilancio termico complessivo annuo risulterà dunque di:

$$212 \times 3,5 \times 10^{11} = 7,4 \times 10^{13} \text{ kcal} \quad (1)$$

In base alle ben note relazioni fra le unità di lavoro e di potenza, l'espressione (1) equivale a:

$$8,6 \times 10^{10} \text{ kWh (kilowatt-ora)} \quad (2)$$

Per farci un'idea di che cosa significhi una potenza di questo ordine di grandezza, diremo che una fra le nostre grandi centrali elettriche alpine può avere una potenza installata intorno ai 300 MW (MW = megawatt = 10^3 kW): ebbene, una tale centrale dovrebbe lavorare ininterrottamente per oltre 32 anni, se dovesse sviluppare la medesima potenza che il calore immagazzinato in un solo anno nel Lago Maggiore sarebbe in grado di produrre (sempre in linea puramente teorica, con rendimenti cioè del 100 per cento).

Secondo un altro punto di vista, possiamo anche dire che le calorie indicate nella (1) corrispondono a quelle svolte dalla combustione di 10×10^6 tonnellate di buon carbon fossile. A sua volta una tale quantità di calore permetterebbe (sempre in via teorica e con rendimento 100%) di innalzare a 100 metri di altezza un peso di $29,8 \times 10^{10}$ tonnellate, pari all'incirca ad 8 volte il volume delle acque dell'intero Lago Maggiore (circa $37.700 \times 10^6 \text{ m}^3$).

LAVORO DEL VENTO

Si è visto che il notevole aumento della temperatura media dei laghi durante il procedere delle stagioni - dalla primavera all'autunno - è dovuto essenzialmente al vento. In un lago immaginario, dove il vento non spirasse mai, si avrebbe superiormente - durante l'estate - solo un piccolissimo strato di acqua ad alta temperatura (sin dove la radiazione calorifica può giungere direttamente) ed inferiormente uno sviluppatissimo ipolimnio, con minimi spostamenti di temperatura, perché provocati soltanto dalla conduzione termica (bassissima per l'acqua).

Il lavoro del vento si può determinare facilmente, calcolando per gli strati successivamente più profondi i prodotti

(volume dello strato) \times (differenza tra i valori estremi di densità occorsi nello strato durante l'anno)

e facendone la sommatoria. Se, ad esempio, i volumi sono espressi in dm^3 e le profondità degli strati in m, il lavoro risulterà in kgm.

Nei grandi laghi, che abbiano una temperatura di fondo costante sui 4 °C, l'assorbimento di una caloria (piccola caloria o grammo-caloria) richiede una prestazione di lavoro da parte del vento di circa 100 erg (1 erg = $1,02 \times 10^{-8}$ kgm circa). Se invece la temperatura di fondo è superiore a 4 °C, il lavoro richiesto è minore, perché la prestazione del vento non può essere completamente utilizzata.

Si tenga poi presente che l'esistenza dei venti è condizionata alle differenze di temperatura nell'atmosfera, ed è quindi anche essa - in ultima analisi - funzione della radiazione solare (non però, od in minima parte, di quella rata di radiazione che incide sulla superficie del lago).

STABILITÀ DI UN LAGO

Il termine "stabilità" ha - per il limnologo - due significati:

1. la stabilità di un singolo strato, di determinato spessore, situato ad una certa profondità;
2. la stabilità dell'intero lago.

Più importante è la stabilità indicata nel paragrafo 2, ossia quella relativa all'intero lago, che può essere definita come il lavoro richiesto per mescolare il lago fino a condizioni di isotermità: essa fornisce la misura della resistenza, che la stratificazione densimetrica offre all'azione rimescolatrice del vento, e quindi la misura del grado di preclusione, in cui si trovano le acque ipolimniche.

La stabilità è anche misurata dal lavoro necessario per sollevare il centro di gravità del lago dalla profondità in cui esso si trova nel caso di lago stratificato, a quella in cui esso si verrebbe a trovare dopo un completo rimescolamento, e quindi dal lavoro necessario per sollevare dello stesso intervallo di altezza tutto il peso del lago. La stabilità, trattandosi di un lavoro - ossia del prodotto di una forza (kg) per uno spazio (m) - viene espressa in kilogrammetri (kgm).

Si immagini un lago a sponde verticali, di profondità h ; la figura 16/A ne mostra la sezione trasversale e si può pensare - per semplicità - che le acque abbiano spessore unitario (nella direzione perpendicolare al piano del disegno): in tal modo i valori numerici delle aree della sezione vengono a corrispondere ai relativi volumi.

Se la densità D delle acque è uguale ovunque (isotermità), la retta su cui giace il centro di gravità della sezione è evidentemente la $n-n$, passante per $h/2$; se invece esiste un termoclinio alla profondità z , il centro di gravità si trova più in basso, perché l'ipolimnio è più freddo e quindi più denso. La figura 16/B rappresenta il diagramma delle densità, con la densità D_2 dell'ipolimnio maggiore della densità D_1 dell'epilimnio.

Per riportare il centro di gravità sulla retta n-n occorre (figura 16/C) spostare verso l'alto il rettangolo ABCE di una lunghezza $z/2$, per evidenti ragioni di simmetria. Il lavoro occorrente, e cioè la stabilità S , sarà dato dal valore dell'area ABCE (si ricordi che essa ha spessore unitario e che quindi rappresenta anche il volume ABCE), moltiplicato per lo spazio $z/2$ percorso; ma l'area ABCE (Fig. 15/B) non è altro che $(D_2 - D_1) \times (h - z)$, per cui si avrà in definitiva

$$S = (D_2 - D_1) \times (h - z) \times z/2 \quad (3)$$

che è appunto l'espressione della stabilità.

Con l'approfondirsi del termoclinio (cioè crescendo z), S aumenta e raggiunge il suo massimo valore per $z = h/2$ e poi diminuisce, sino ad annullarsi per $z = 0$ e per $z = h$. La curva della figura 16/D, relativa ad un ipotetico lago profondo 60 metri, mostra chiaramente questo andamento; essa fu tracciata partendo dall'equazione (3) così trasformata

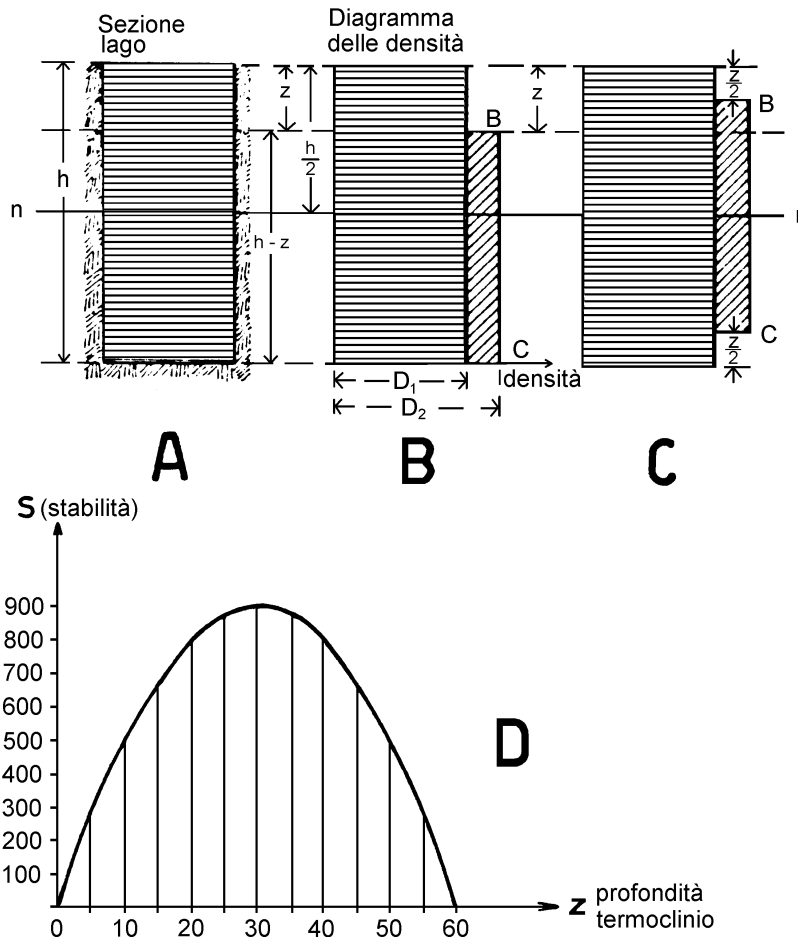


Fig. 16. h : profondità del lago; z : profondità del termoclinio; D_1 e D_2 : rispettivamente, densità dell'epilimnio e dell'ipolimnio.

$$S = (D_2 - D_1)/2 \times (h - z) \times z \quad (4)$$

Ma $(D_2 - D_1)/2$ è una costante (in un determinato istante), che possiamo per semplicità considerare uguale a uno, ottenendo

$$S = hz - z^2 \quad (5)$$

La curva della figura 16/D è appunto tracciata secondo la (5), ponendo il valore 60 della profondità al posto di h ; si vede che la stabilità S ha un massimo per il valore 30 di z (termoclinio alla profondità di metri $30 = h/2 = 60/2$) e che S si annulla per $z = 0$ e $z = 60$, ossia per termoclini posti alla profondità di zero e di 60 m: il che vale a dire per termoclini inesistenti (isotermia).

Al medesimo risultato si giunge calcolando il massimo della funzione (5) col solito metodo dell'analisi matematica, cioè uguagliando a zero la derivata prima della $hz - z^2$, che è $h - 2z$; dalla risoluzione dell'equazione

$$h - 2z = 0$$

si ottiene appunto $z = h/2$ (nel nostro caso 30); sostituendo questo valore di z nella (5), si vede che ad esso corrisponde il valore massimo $h^2/4$ della stabilità S (nel nostro caso 900, come mostra la figura 16/D).

Il caso ora visto è puramente teorico e si riferisce - come detto - a un assurdo lago con sponde verticali e fondo orizzontale. In pratica occorre naturalmente per valutare la stabilità in un determinato momento stagionale tener conto dei volumi compresi fra le successive isobate, moltiplicandole poi per le rispettive densità.

Per termoclini poco profondi (primavera, con forti riscaldamenti in superficie) la stabilità è piccola ed il termoclinio scompare facilmente; in estate invece, con termoclini profondi, la stabilità è grande e la stratificazione può mantenersi per lungo tempo.

Quanto abbiamo esposto circa la stabilità, ci permette ora di comprendere come sia talvolta possibile l'esistenza di termoclini plurimi: periodi di riscaldamento con temperature via via crescenti, seguiti da forte vento e da periodi di raffreddamento, possono provocare lo sprofondarsi di successivi strati d'acqua aventi ciascuno le caratteristiche di un termoclinio. In genere il primo termoclinio (intendendosi per primo quello meno profondo) è il più marcato e può formarsi a profondità comprese fra i 10 e i 20 metri - con ampia variabilità - in laghi sufficientemente trasparenti: il, o i termoclini più profondi saranno meno pronunciati, come mostra schematicamente la figura 17.

Ciò che impedisce il rimescolamento dei singoli strati, consentendo quindi la permanenza di più di un termoclinio, è appunto la "stabilità" degli strati stessi, che il lavoro del vento diventa in un certo momento insufficiente a vincere.

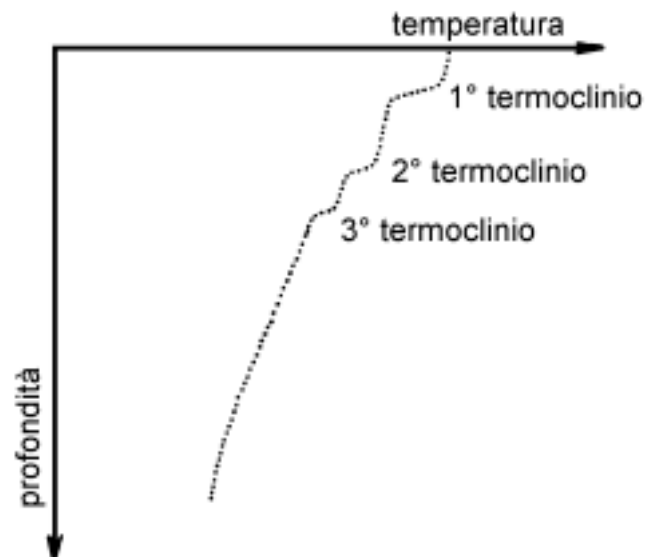


Fig. 17. Spiegazioni nel testo

TEMPERATURE DELLE ACQUE BATIALI IN LAGHI MOLTO PROFONDI

La temperatura di massima densità dell'acqua, alla pressione di 1 atmosfera è - come già si è detto - di circa 3,98 °C (alcuni Autori ritengono più rispondente al vero il valore 3,94 °C). Coll'aumentare della pressione, diminuisce la temperatura alla quale si verifica la densità massima: tuttavia le determinazioni dirette ed indirette della temperatura alle alte pressioni, effettuate in laboratorio, sono spesso discordanti fra loro. È noto con certezza che alla pressione di 600 atmosfere la temperatura di massima densità dell'acqua è di 0 °C, ma nessun dato sperimentale ci consente di concludere che la diminuzione di temperatura - fra 3,98 °C a 1 atm e 0 °C a 600 atm - sia rappresentabile con una interpolazione lineare. Secondo vari Autori la temperatura di massima densità per uno strato d'acqua a 1000 metri di profondità (su cui grava quindi una pressione di circa 100 atm, oltre alla pressione atmosferica) sarebbe compresa fra 1,87 °C e 2,90 °C.

Malgrado l'incompletezza delle nostre conoscenze su questo argomento, risulta evidente che in laghi molto profondi possiamo ragionevolmente attenderci temperature delle acque di fondo inferiori a 3,98 °C, perché sottoposte a forti pressioni. Così infatti avviene per il Crater Lake, dove si misurano 3,5 °C a 300 metri di profondità e per il Lago Baikal, dove a 1000 metri si hanno temperature di 3,2 °C in febbraio e di 3,39 °C in agosto.

È interessante notare che a questa profondità di 1000 metri la temperatura di massima densità del Lago Baikal corrisponde all'incirca a quella fornita dall'interpolazione lineare dei valori di 0 °C a 600 atm e di 3,98 °C a 1 atm: ma che non si tratti di funzione lineare è confermato dal fatto che a 1600 m - nello stesso Baikal - la temperatura è di 3,18 °C (mentre dovrebbe risultare di

circa 2,91 °C, nel caso di funzione lineare). Fra la profondità di 1600 m e quella massima di 1741 m, l'andamento della temperatura delle acque del Baikal subisce un'inversione e aumenta di nuovo, raggiungendo i 3,23 °C: ciò è probabilmente dovuto in gran parte al calore terrestre.

È poi facilmente intuibile che la temperatura delle acque profonde può essere influenzata - oltre che dalla pressione - anche da parecchi altri fattori: tra i più importanti deve, ad esempio, considerarsi il fatto che il volume complessivo delle acque superficiali, raffreddato a circa 0 °C durante l'inverno, può essere insufficiente a raffreddare l'intero volume delle acque profonde sino alla temperatura di massima densità, corrispondente alla pressione cui sono sottoposte. Deve anche aggiungersi che, come sappiamo, la stabilità di queste acque profonde - a causa della loro bassa temperatura assai piccola: ciò consente un facile mescolamento con le acque sovrastanti, che viene di conseguenza a mascherare l'effetto della pressione sulle curve di temperatura. Non devono poi trascurarsi le variazioni di densità dovute ai soluti, molto spesso abbondanti nelle acque profonde, e che permettono stratificazioni diverse da quelle dovute soltanto alla temperatura (stratificazioni di origine chimica).

Si noti che tutti questi fattori agiscono nel senso di far aumentare la temperatura di massima densità delle acque molto profonde, rispetto ai valori che potremmo attenderci in base alle pressioni ivi esistenti.

CURVE TERMICHE ANOMALE

Nei laghi non si verifica sempre una regolare seriazione dei valori della temperatura dalla superficie al fondo. Le cause di queste irregolarità sono quasi sempre di natura chimica (irregolarità nella stratificazione chimica e conseguente modificazione dei valori della densità ai livelli interessati).

Si possono distinguere diverse situazioni termiche anomale:

1. Dicotermia

Durante la stratificazione estiva il minimo di temperatura non si trova alla massima profondità, ma ad un livello intermedio.

Questa anomalia - molto frequente - deve spesso attribuirsi alla presenza di immissari, le cui acque fredde si inseriscono fra uno stato superiore di acqua del lago più calda e più leggera ed uno strato inferiore pure più caldo, ma di densità maggiore per la presenza di soluti. Il fenomeno può essere transitorio, però può anche divenire permanente, come dimostrano esempi ben conosciuti.

2. *Mesotermia*

Il massimo di temperatura non si trova in superficie, ma ad un livello intermedio. Il fenomeno si verifica in genere nella tarda estate od al principio dell'autunno e l'origine ne può essere diversa; ad esempio:

- a. Apporto idrico in parte costituito da sorgenti minerali, aventi una temperatura più elevata di quella dell'acqua di fondo del lago. L'acqua della sorgente va a stratificarsi a quel livello, nel quale trova un'uguale densità: la sua stabilità è sufficiente a mantenerne la stratificazione fino a che l'acqua di superficie non sia stata considerevolmente raffreddata.
- b. Esistenza di un immissario con acque più calde e più mineralizzate di quelle dell'ipolimnio profondo; tutto avviene come nel caso precedente, perché l'acqua dell'immissario ha la medesima densità di uno strato del lago a temperatura inferiore.
- c. Laghi salati o pozze costiere, come quelle usate per l'allevamento delle ostriche sulle coste norvegesi. Dopo una pioggia abbondante, la radiazione solare può riscaldare l'acqua salata, attraverso il piccolo strato di acqua dolce sovrastante, che perde poi calore durante la notte, raffreddandosi. L'acqua salata sottostante non può invece perdere calore né per irraggiamento, né per evaporazione, ma soltanto accumulare il calore diurno della radiazione solare: il mescolamento con lo strato superficiale di acqua dolce è impedito dalla differenza di densità e può verificarsi mesotermia, con temperature notevolmente elevate.

3. *Poichilotermia*

È fenomeno molto raro ed è caratterizzato dalla coesistenza nel lago di più strati alla temperatura massima, con più strati alla temperatura minima.

CAPITOLO VIII**IL REGIME TURBOLENTO DELL'ACQUA**

Sono chiamati ideali i fluidi che non oppongono al moto resistenze interne o attriti. I fluidi reali sono invece soggetti sempre ad attriti più o meno notevoli connessi con la natura, lo stato fisico e la velocità di ogni fluido. Attraverso la superficie limite di due strati di liquidi contigui si determinano continui scambi molecolari; da questi fenomeni ha origine l'attrito interno o viscosità, quando si ha uno scorrimento di uno strato d'acqua rispetto all'altro. L'attrito interno è proporzionale all'area della superficie su cui agisce ed al gradiente di velocità interessante gli strati d'acqua in movimento.

Prima di iniziare la descrizione dei vari tipi di movimenti che interessano le acque lacustri occorre tener presente, oltre al fenomeno fisico suddetto, anche il generale regime che li caratterizza; è opportuno quindi prendere in esame il fenomeno della turbolenza, che interessa praticamente ognuno di questi moti.

REGIME REGOLARE O LAMINARE

Viene spontaneo ritenere che le correnti lacustri si comportino come se esse fossero costituite integralmente da trasferimenti ordinati di masserelle d'acqua, da un flusso, cioè, entro il quale tutti i filetti liquidi percorrano traiettorie regolari e parallele, senza variazione locale e casuale della velocità. Questo è definito regime regolare od ordinato, od anche regime laminare (poiché tale è il moto di una sottile lamina d'acqua, che tranquillamente scorra sopra una superficie piana). Se l'acqua di una tale corrente fosse colorata, come effettivamente si può ottenere in un modello sperimentale, si potrebbe osservare una separazione abbastanza netta tra il colore dell'acqua in moto e la limpidezza della circostante acqua tranquilla. Così pure, se con adatti accorgimenti tecnici si provveda a caricare di colore un solo filetto dell'acqua fluente, si vedrebbe che, durante il moto, esso mantiene la propria colorazione senza cederla o diffonderla ai filetti adiacenti, che si

muovono con esso. Questo regime di corrente è però, nella realtà naturale, un'assoluta eccezione. In esperimenti di laboratorio si è dimostrato che il fluire delle acque entro condotte avviene con tali caratteristiche solo quando la velocità della corrente è inferiore ad un certo valore critico. Le leggi che regolano tale fenomeno sono state studiate da Reynolds ed espresse successivamente in formule. È della massima importanza per il limnologo sapere che da tali studi è risultato che tanto più ampia è la sezione della condotta, tanto minore è la velocità critica, oltre la quale il moto non è più laminare. Così, ad esempio, un tubo del diametro di un centimetro ha una velocità critica di 18 cm/sec ed un tubo del diametro di un metro, di due mm/sec; per un lago profondo un metro, è stata calcolata una velocità di 3 mm al secondo.

REGIME TURBOLENTO

Al di sopra della velocità critica, le condizioni dell'acqua in moto cambiano radicalmente: al movimento generale di trasporto della corrente regolare, si sovrappone un'agitazione vorticoso degli elementi liquidi.

Mentre nel regime regolare tutte le particelle d'acqua seguono traiettorie parallele e contenute, per così dire, entro la sezione della corrente, nel regime turbolento particelle d'acqua possono abbandonarla e penetrare nell'acqua che le attornia, trasportando, oltre a se stesse, le connesse proprietà dell'acqua in moto, che hanno abbandonato. Si determina così la possibilità di un trasporto di caratteristiche fisiche e chimiche entro la massa d'acqua di un lago.

Osservando lo scorrere di un ruscello nel suo letto, si può vedere che, a livello di ogni irregolarità delle sue pareti, l'acqua fluente forma dei vortici, i quali poi si staccano dal punto dal quale si sono originati, vengono travolti dalla corrente generale, si ingrandiscono man mano durante questo trasferimento, e finalmente, vengono a sbollire alla superficie, rigonfiandola e dissolvendosi. In una corrente sublacustre, ove non esistono gli attriti delle sponde e della stessa superficie dell'acqua, i moti vorticosi che vi si ingenerano possono dilagare più ampiamente e durare più a lungo nel tempo, così come nello spazio.

IMPORTANZA DELLA TURBOLENZA

I vortici turbolenti sono orientati a caso con i loro assi in tutte le direzioni dello spazio. Si è però visto che lo sviluppo delle componenti verticali dei vortici è molto più modesto di quello delle componenti orizzontali. Le ragioni di ciò risiedono nel fatto che, nel primo caso, i valori delle quantità di moto entrano anche in rapporto con la forza di gravitazione, ciò che non avviene nelle componenti orizzontali, ed inoltre per il fatto che lo spazio orizzontale nelle

acque di un lago, rispetto ad un punto, si presenta sempre più omogeneo dello spazio lungo la verticale (sopra e sottostante), e ciò perché le caratteristiche fisiche e chimiche delle acque sono stratificate lungo la verticale.

È chiara quindi l'influenza di fatti turbolenti nella omogeneizzazione continua degli strati liquidi ai diversi orizzonti, con possibilità quindi di correlazioni tra le dimensioni e gli insediamenti delle aree delle fasce della cuvetta comprese tra due isobate e proprietà dell'acqua dello stesso strato.

Ma anche imponente è l'azione dei fatti turbolenti nel determinare il trasporto delle caratteristiche fisiche e chimiche lungo l'asse verticale. Da calcoli teorici risulta che, in una raccolta d'acqua, ove il trasferimento del calore avvenisse solamente per conduttività termica molecolare dell'acqua, a soli 2,80 metri di profondità si ridurrebbe ad un decimo il valore dell'escursione termica annua, propria del livello superficiale dell'acqua, mentre invece, quando si tenga conto anche dell'effetto della turbolenza, tale profondità critica scende a ben 73 metri.

Qualsiasi moto delle acque di un lago, che assuma forma di corrente, nel quale vi sia cioè un trasporto materiale di particelle d'acqua in una certa direzione, è accompagnato dalla turbolenza così che questo fenomeno si presenta come la condizione ordinaria delle acque lacustri in movimento.

Per ciò che è stato detto prima, nella turbolenza non sono i fatti molecolari quelli che contano, non si tratta cioè di molecole che si staccano dall'acqua in moto per penetrare nell'acqua quieta circostante, ma di vere e proprie masserelle liquide, più o meno grandi, ma sempre immensamente superiori alle dimensioni molecolari.

È allora facile rendersi conto dell'importanza assunta dal moto turbolento, che si sovrappone o si sostituisce al moto ordinato: si tratta di masse d'acqua, che, staccandosi sotto forma di vortici dalla regione di corrente, si diffondono nell'ambiente circostante e operano in tal modo un mescolamento dell'acqua della regione di corrente con l'acqua che la attornia.

MOVIMENTI DELLE ACQUE LACUSTRI

I "grandi movimenti" delle acque lacustri si sogliono distinguere in due categorie: movimenti ritmici, o dotati di una periodicità caratteristica, e movimenti aritmici. I primi comprendono i fenomeni dell'ondazione: onde progressive e onde stazionarie (a seconda che si trasmettono o no a distanza); i secondi comprendono correnti di vario tipo.

ONDE PROGRESSIVE

Sui laghi il vento cede una parte della sua energia alla massa d'acqua con cui entra in contatto, generandovi il moto ondoso, e cioè una successione di oscillazioni più o meno ampie e regolari che convogliano, lungo la stessa direzione del vento, l'energia assorbita senza provocare per altro traslazioni sensibili nel liquido che ad esse partecipa.

Le dimensioni delle onde crescono con l'aumentare dell'energia che esse convogliano e le loro caratteristiche finali sono pertanto una funzione della velocità del vento che le genera e della ampiezza dello specchio d'acqua sul quale se ne sviluppa l'azione. Elementi caratteristici di un'onda sono (Fig. 18):

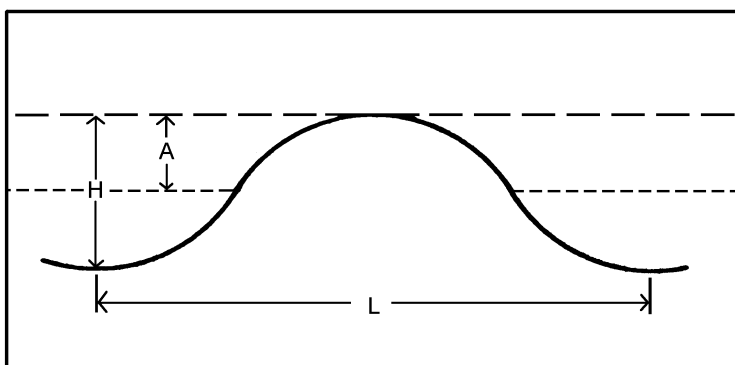


Fig. 18. Caratteristiche dell'onda. (L , lunghezza; H , altezza; A , ampiezza).

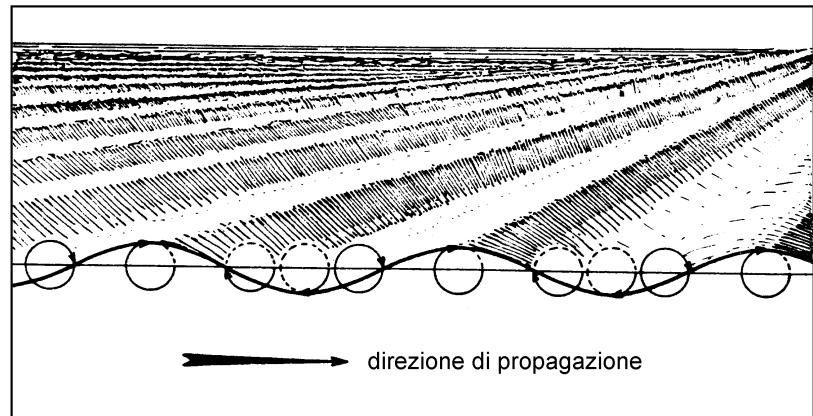
- a) la **lunghezza d'onda** (L), la distanza, espressa in metri, tra le creste o i cavi di due onde successive;
- b) l'**altezza** (H), distanza verticale tra il sommo della cresta e il fondo del cavo (la metà di questo valore è l'**ampiezza** della onda, A);
- c) la **velocità di propagazione** (V), lo spazio percorso dalla cresta o dal cavo di una determinata onda nell'unità di tempo;
- d) il **periodo** (T), l'intervallo di tempo intercorso tra il passaggio in uno stesso punto di due creste o cavi successivi. In altri termini esso è esprimibile con il rapporto $T = L/V$;
- e) la **ripidità dell'onda** (d), il rapporto tra l'altezza e la lunghezza dell'onda.

Secondo la teoria trocoidale, l'onda di acque alte trae origine dal movimento degli elementi liquidi superficiali della massa d'acqua che descrivono, nel piano verticale, orbite circolari di diametro uguale all'altezza dell'onda. Ciascun elemento, dopo aver percorso un circolo completo, ritorna alla sua posizione iniziale cosicché è soltanto la forma dell'onda, non la massa del liquido, che è in movimento. Questo moto si trasmette, nella direzione della progressione dell'onda, alle particelle vicine con un certo ritardo di fase, in modo che, mentre la particella, la quale si trova al sommo della cresta è animata dal moto orizzontale del moto ondoso, quella che si trova all'imo dell'avvallamento è animata da un moto orizzontale nel senso opposto, vale a dire che ogni particella descrive la sua orbita circolare, di raggio determinato, in un tempo che corrisponde al periodo dell'onda (condizioni valide se l'ampiezza dell'onda è piccola rispetto alla sua lunghezza).

Il profilo dell'onda teorica (Fig. 19) corrisponde come forma alla traiettoria che descriverebbe un punto situato sopra un cerchio, che ruoti spostandosi lungo una linea orizzontale nel senso del moto dell'onda e con la sua stessa velocità. Tale profilo corrisponde appunto ad una trocoide.

Quando la velocità orbitale delle particelle liquide della cresta dell'onda, che ruotano nel senso del moto, supera la sua velocità di propagazione, l'onda diviene instabile e frange: è allora che le particelle d'acqua subiscono degli spostamenti nella direzione del vento. Questo avviene teoricamente quando la lunghezza d'onda diminuisce fino a diventare uguale a sette volte la sua altezza, cioè per un valore di d uguale a 0,143. Questo fenomeno si determina in genere allorquando l'azione del vento si esplica su onde già formate.

Fig. 19. Schema di moto ondoso in acque alte.



Il movimento orbitale delle particelle superficiali viene trasmesso anche nel senso della profondità, cioè dalle particelle sottostanti a quelle superficiali. La teoria trocoidale dimostra che nel moto ondoso in acque profonde le orbite circolari percorse dalle particelle d'acqua hanno, nel senso verticale, diametri decrescenti con legge esponenziale per cui si annullano rapidamente con la profondità (il raggio dell'orbita si riduce della metà ogni qualvolta la profondità aumenta di $1/9$ di L). Da tale circostanza è stata tratta la conclusione, generalmente accettata, che l'azione del moto ondoso sul fondo possa considerarsi trascurabile a profondità superiori a 10-12 m. Nel Lago di Costanza si è potuto constatare sperimentalmente un'eco dell'ondazione superficiale fino a -9 m.

Quando la profondità della massa liquida, nella quale un'onda si sposta, diminuisce in modo tale che il moto delle particelle degli strati inferiori interessi il fondo (ciò avviene quando la profondità del fondo è inferiore a $1/2$ di L), la forma dell'onda si modifica. Le traiettorie delle particelle d'acqua da circolari diventano ellittiche. Queste ellissi diventano sempre più schiacciate avvicinandosi al fondo, fino a che in prossimità di questo, la componente verticale del moto ondoso si annulla e le particelle si spostano alternativamente avanti ed indietro con traiettorie orizzontali praticamente rettilinee. Si determina così una progressiva deformazione del profilo dell'onda che si accentuerà fino a quando avrà luogo un frangente (Fig. 20).

Quest'ultimo fenomeno dipende da numerosi fattori e soprattutto: dalla pendenza e dalla natura più o meno omogenea del fondo, dalla ripidità dell'onda all'arrivo in acque basse, dall'azione del vento. In acque basse l'onda mantiene il suo periodo, diminuisce la lunghezza e la velocità, mentre aumenta l'altezza.

L'acqua interessata dal moto ondoso dopo il frangente tende a risalire il pendio fino a che, annullata la sua forza viva, ritorna verso il largo.

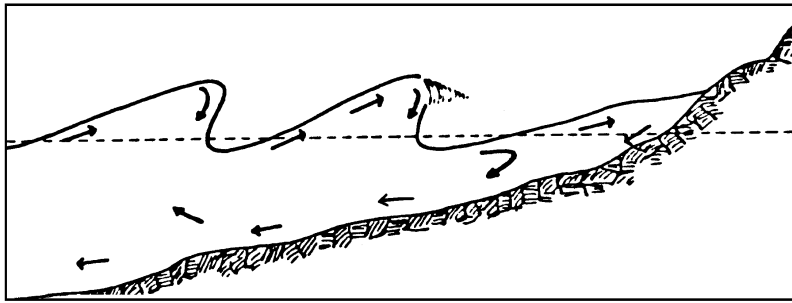


Fig. 20. Schema di moto ondoso in acque basse.

A questo particolare meccanismo dell'ondazione sulla costa sono dovute le azioni di scolpimento del profilo rivierasco che in via generale determinano la formazione di un apparato costiero. Nelle acque litorali e specialmente quando la riva si estende in dolce pendio, il moto ondoso, trasformandosi in un continuo andirivieni di tutta la massa liquida dalla superficie al fondo, determina una continua agitazione delle acque che impedisce tra l'altro la sedimentazione delle particelle che l'acqua tiene in sospensione così che, a partire da una certa profondità, corrispondente a quella dove il moto ondoso è ancora efficace, lo scanno e la gronda non si innalzano più per effetto della sedimentazione, ma possono solamente estendersi verso il largo.

In generale, l'ondazione superficiale, che riveste nel mare grande importanza, può diventare ragguardevole anche nei grandi laghi profondi; nei bacini del sistema del S. Lorenzo si sarebbero osservate onde con un'altezza sino a 5 - 6 m. Nel Lemano le onde più importanti raggiungono un'altezza di m 1,70, una lunghezza di m 35, un periodo di 4,7 secondi e una velocità di 7 m/sec (Forel). Si tratta però di ondate eccezionali; normalmente l'ondazione lacustre assume valori più modesti ed interessa quantità d'acqua limitate.

Il moto ondoso superficiale ha una certa influenza sulla termica delle acque lacustri; l'azione del vento, accompagnata all'agitazione superficiale delle acque, ne opera il raffreddamento, modificando così le condizioni di equilibrio termico con le acque sottostanti.

SESSE SUPERFICIALI

Le sesse superficiali sono movimenti pendolari della intera massa d'acqua di un lago, che si rivelano come oscillazioni della superficie lacustre intorno ad un asse giacente sulla superficie stessa. Tale fenomeno è chiaramente percepibile se, avendo una vasca parallelepipedica contenente una certa quantità di acqua, la si solleva da un lato e la si riadagia sul piano orizzontale. Sotto l'effetto di questo impulso la superficie dell'acqua si innalza prima da una parte e contemporaneamente si abbassa da quella opposta;

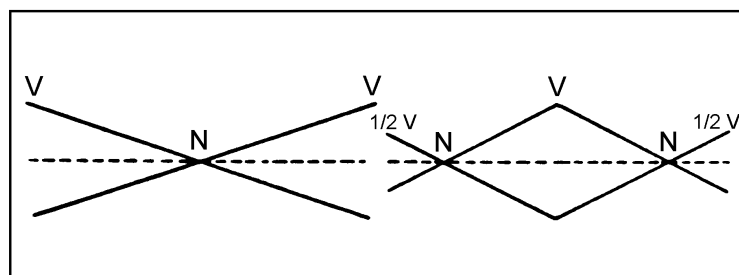
successivamente le posizioni si invertono, per ritornare poi alle condizioni precedenti; così di seguito, smorzandosi gradualmente, questo movimento continua fino a che l'acqua non riprende il suo stato di quiete. Questa oscillazione avviene attorno ad una retta orizzontale ed i massimi spostamento verticali si hanno alle estremità della superficie dell'acqua, mentre i punti intermedi compiono traiettorie sempre minori man mano che si avvicinano all'asse sopraddetto.

Analogamente a quanto detto sopra, sebbene in modo più complesso, si comportano le acque dei laghi con innalzamenti ad una estremità, contemporanei abbassamenti all'altra e viceversa. Queste periodiche diminuzioni di livello delle acque lasciano ritmicamente allo scoperto tratti di spiaggia ("a secco" dal cui termine in francese "seiche", dato al fenomeno dai pescatori del Lemano, proviene il nome usato nella terminologia scientifica per indicare questi movimenti). A differenza del moto ondoso, in questo fenomeno le particelle d'acqua sono animate, nel piano verticale, da un movimento di va e vieni, compiuto da tutti gli elementi liquidi contemporaneamente, con ampiezza massima all'estremità del lago e ampiezza nulla nella zona dell'asse.

I due punti estremi di massima oscillazione si dicono ventri (o antinodi) ed il punto centrale, dove questi movimenti pendolari si annullano, nodo. Per periodo di una sessa superficiale si intende l'intervallo di tempo compreso tra due alti o bassi livelli successivi e per ampiezza il dislivello tra la massima e la minima altezza successiva raggiunta dalle acque.

Oltre alla sessa del tipo ora descritto, chiamata uninodale, ne esistono anche altre a più nodi, come la binodale che determina una suddivisione del lago in tre parti di cui quella centrale è di lunghezza e ampiezza doppie e di fase opposta rispetto a quelle estreme (Fig. 21). La trinodale divide il lago in quattro parti di cui le due centrali hanno lunghezza e ampiezza doppie delle estreme, e così via.

Fig. 21. Nomenclatura delle sesse superficiali uninodali e binodali; N: nodi; V: ventri.



In base a ricerche sperimentali effettuate su serbatoi modello, si è stabilito che in uno stesso lago, qualunque sia l'ampiezza dell'oscillazione, rimane invariato il periodo che, d'altra parte, è direttamente proporzionale alla lunghezza e inversamente alla profondità del bacino; in altri termini il periodo dipende dalla forma della conca lacustre. Inoltre in un bacino a larghezza variabile, l'ampiezza dell'oscillazione è maggiore dove la cuvetta lacustre è più stretta; infine la densità del liquido non ha influenza sul periodo di oscillazione.

Sono state proposte per il calcolo del periodo varie equazioni matematiche, talune alquanto complesse, anche per la necessità di introdurre il coefficiente di turbolenza, basate sulla legge che regola il moto pendolare. Merian, prendendo in considerazione un bacino regolare, di forma cioè rettangolare con fondo uniforme ed orizzontale ha formulato la seguente relazione:

$$T_n = \frac{1}{n} \times \frac{2L}{\sqrt{gz_m}}$$

dove T è il periodo, n la nodalità, L la lunghezza del bacino, g l'accelerazione di gravità e z_m la profondità media.

I risultati teorici si sono generalmente rivelati soddisfacentemente simili a quelli osservati con la registrazione delle modificazioni di livello delle acque, registrazioni ottenute con l'ausilio di limnografi o idrometrografi. Questi strumenti sono costituiti essenzialmente da un galleggiante, i cui spostamenti sono trasmessi ad uno stilo scrivente su carta di registrazione montata su un tamburo mosso ad orologeria. Dall'esame dei limnogrammi si deduce la presenza di eventuali sesse, che sovente sono difficilmente distinguibili per il sovrapporsi degli effetti di altre onde stazionarie e del moto ondoso. Talvolta nei diagrammi suddetti si riscontrano oscillazioni accoppiate con differenti altezze (sesse dicrote), prodotte dall'interferenza di due fatti ondulatori.

La sessa di maggior ampiezza, 4,87 m, è stata rilevata sul Lago Erie nel 1892. Nell'Aral sono state osservate uninodali con periodi di circa 22 ore, mentre per la maggior parte dei laghi i valori sono dell'ordine di alcune decine di minuti.

I bacini vallivi, lunghi e profondi, presentano, per la loro stessa forma, condizioni particolarmente favorevoli all'innescò di questi fenomeni; i moti delle acque seguono in genere l'asse longitudinale del lago, sebbene non infrequenti siano però anche le sesse trasversali. Nei laghi italiani le ricerche sperimentali sono state alquanto scarse, mentre più numerosi e approfonditi sono stati gli studi teorici. Nel Benaco, nel Verbano e nel Lario le sesse uninodali hanno un periodo leggermente superiore ai 40 minuti. Nel Lago di Garda, in particolare, vi è una sessa uninodale che rappresenta la principale oscillazione longitudinale del bacino, con un periodo di 42,3 minuti; una sessa

binodale con un periodo di 22,6 minuti; una trinodale con un periodo di 15,7 minuti. La linea uninodale attraversa il lago all'altezza di Gardone, le due binodali all'altezza di Bardolino a Sud ed Ascensa a Nord.

Qualunque causa, capace di modificare il livello delle acque di una o più determinate zone del lago, può dar luogo ad una sessa che può essere di diversa nodalità a seconda della parte del bacino in cui agisca il fattore innescante il fenomeno. Il vento, spirando costantemente in una direzione, può provocare un accumulo di acqua verso l'estremità sottovento del bacino, dando inizio, al cessare della sua azione, ad una serie di oscillazioni della superficie lacustre tendenti a stabilire l'equilibrio. Questo ultimo può essere perturbato anche spesso da una differenza locale della pressione barometrica, connessa con temporali, tempeste, ecc. Moti di sessa si possono innescare abbastanza facilmente con una piccola variazione barica; ad esempio sul Lemano, nel 1841, si formò una grande sessa dell'ampiezza di circa 2 metri probabilmente connessa con una variazioni di pressione di appena 8 mm di Hg. Un'ultima causa, che può dar luogo a questo fenomeno, può essere anche uno scroscio di pioggia violento e localizzato.

La sessa naturalmente ha inizio solo al termine del fenomeno che l'ha provocata, poiché infatti fino a che il fattore innescante è presente la superficie lacustre subisce e mantiene un'inclinazione; è solo al cessare dell'azione perturbatrice che si instaura una serie di oscillazioni della massa d'acqua tendenti a ristabilire l'equilibrio.

Ogni sessa, provocando uno spostamento periodico delle acque, genera dei moti di corrente, diretti alternativamente in senso opposto, che sono sempre molto deboli (pochi cm/sec) ed il più sovente mascherati da movimenti di altra origine.

SESSE INTERNE

Internamente alla massa d'acqua lacustre si possono determinare onde stazionarie, generalmente non rilevanti in superficie, che prendono il nome di sesse interne. Analogamente per quelle descritte nel precedente paragrafo, anche in questo caso una superficie che entra in oscillazione - quella cioè separante due strati d'acqua sovrapposti di diversa densità - e generalmente situata nello strato metalimnico.

Il vento, spirando nella stessa direzione per un periodo di tempo abbastanza lungo, accumula, per così dire, le acque superficiali a uno degli estremi del lago. La pressione esercitata in tale estremo da un accresciuto spessore di acque epilimniche, provoca lo sprofondamento della zona di separazione tra epilimnio e ipolimnio, cioè del termoclinio, il quale, in un lago quieto, dovrebbe teoricamente giacere in un piano orizzontale. Cessata l'azione del vento, le acque epilimniche tendono a riprendere la loro

precedente distribuzione di equilibrio ed il termoclinio risale. Si innesca così l'oscillazione della zona metalimnica, la quale prosegue allo stesso modo della oscillazione della superficie libera, ma in genere con periodi ed ampiezze molto maggiori.

Lungo una determinata verticale si osserverà così una sorta di pulsazione delle acque del lago; un punto collocato su tale verticale si innalzerà e si abbasserà ritmicamente, le ampiezze di oscillazione saranno massime nelle parti estreme del bacino, (ventri) e si annulleranno al centro (nodi). Oltre a quella ora descritta, l'uninodale, esistono anche sesse interne plurinodali, come la binodale, la trinodale, ecc.

Le masse d'acqua interessate da tale pulsazione si spostano quindi alternativamente in alto e in basso insieme con le loro caratteristiche fisiche, chimiche e biologiche, le quali di conseguenza possono essere prese come spie del movimento delle acque.

È appunto in base alle variazioni di temperatura che le sesse interne furono scoperte (e perciò vengono anche denominate sesse termiche). La prima corretta interpretazione ne fu data per quelle osservate nel Loch Ness al livello del termoclinio con ampiezze di 30 m e periodi di circa 30 giorni.

Per il calcolo teorico pratico del periodo delle sesse interne in un bacino viene usata la seguente relazione matematica, considerando il lago diviso in due strati omogenei a differente densità:

$$P = \frac{2L}{n \times \sqrt{\frac{g(d_b - d_a)}{\frac{1}{b} - \frac{1}{a}}}}$$

dove L è la lunghezza dell'asse mediano al livello del termoclinio; a e b sono gli spessori dell'epi- ed ipolimnio; d_a e d_b sono le densità dell'acqua in corrispondenza dei valori termici medi dei due strati (approssimazione valida se il contenuto in sali disciolti delle acque non è elevato, caso comune alla maggior parte dei laghi, perché allora si può ritenere la densità funzione soltanto della temperatura); g è l'accelerazione di gravità; n è la nodalità della sessa.

Dalla suddetta relazione si deduce che il periodo è direttamente proporzionale alla lunghezza del lago, cioè cresce con l'aumentare di questa. Inoltre P aumenta con il diminuire della differenza di densità dei due strati; al limite diventa infinito.

In natura, però, quando la stabilità diviene troppo piccola, il vento opera un mescolamento tra i due strati. Un aumento dello strato epilimnico provoca una diminuzione del periodo, incrementata anche da un minor valore assunto da L. Ciò dovrebbe riscontrarsi in autunno con l'approfondimento del termoclinio; ma contemporaneamente in questa stagione diminuisce la

differenza $d_b - d_a$ ed è quest'ultimo fattore che risulta preponderante. Da ultimo essendo P inversamente proporzionale ad n , esso diminuisce con l'aumentare della nodalità della sessa.

Le ricerche sperimentali sulle sesse interne sono basate sulla contemporanea registrazione della temperatura delle acque, in zone opportunamente scelte. I termogrammi si presentano in genere di ardua interpretazione, poiché al fenomeno in esame possono sovrapporsi sesse di altra nodalità o trasversali; possono inoltre interferire le correnti connesse con queste sesse, capaci di operare un mescolamento delle acque. In laghi di grandi dimensioni anche l'effetto geostrofico (si veda il paragrafo seguente) può avere una notevole influenza, determinando la rotazione del piano di oscillazione delle sesse. Un ulteriore fattore di complicazione è dato dalla variabilità della causa motrice, il vento, che sovente presenta mutamenti di direzione e di intensità.

Le sesse interne sono tra i movimenti più importanti delle masse d'acqua lacustri, poiché esse producono, come già si è detto, variazioni nelle caratteristiche chimico-fisiche e biologiche di un lago. La loro presenza può provocare una locale variazione della produttività attraverso la variazione dello spessore dello strato epilimnico. Si è anche riscontrato che i movimenti delle isoterme sono accompagnati da rarefazioni, rispettivamente addensamenti, del popolamento planctonico.

CORRENTI

Il moto delle masse d'acqua nei laghi, come si è detto precedentemente, è generalmente caratterizzato dalla turbolenza; questo fenomeno fa sì che in ogni punto, oltre che ad una corrente media stabile in una determinata direzione, si abbiano anche moti istantanei con velocità variabili ed in ogni direzione. Ogni movimento deve quindi essere considerato alla luce di questa caratteristica fisica agevolante l'estendersi delle correnti, che in presenza di moti laminari risulterebbero più circoscritte.

Occorre inoltre considerare che le masse liquide in movimento sulla superficie terrestre sono soggette, a causa della rotazione della terra, ad una forza centrifuga o forza di Coriolis che agisce su un corpo in movimento deviandone gradualmente la traiettoria verso destra nell'emisfero Nord e verso sinistra nell'emisfero Sud (effetto geostrofico); tale fenomeno si manifesta anche in laghi di dimensioni non eccessivamente grandi.

Il principale fattore determinante la formazione delle correnti è senza dubbio il vento. Quando esso soffia sulla superficie dei laghi, oltre a provocare il fenomeno dell'ondazione, che, come si è già detto, non implica praticamente spostamenti orizzontali di masse d'acqua, esercita un impulso meccanico grazie al quale le particelle liquide sono strappate dalla loro

giacitura e trasportate nella direzione verso la quale spirava. Ne nasce così una **corrente superficiale di deriva**, che può essere interpretata come un trascinamento meccanico di masse di acqua e che mette in movimento anche masse liquide subsuperficiali, sebbene il moto diminuisca rapidamente con la profondità.

Se il vento è moderato e spirava di poco inclinato rispetto allo specchio lacustre, la corrente interessa soltanto gli strati d'acqua più superficiali e probabilmente si spegne al cessare dell'azione di questo fattore meteorologico. Se il vento è forte e incide sullo specchio lacustre con una notevole inclinazione, il moto si propaga maggiormente in profondità e può perdurare per un certo periodo di tempo al cessare del vento.

Allora gli strati più superficiali vengono forzati contro quelli sottostanti e penetrano in essi, anche se gli strati superficiali siano più caldi e leggeri di quelli sottostanti, più freddi e densi. È il vento che fornisce il lavoro necessario per vincere la resistenza opposta dalle differenze di densità.

Secondo la teoria, in un liquido omogeneo ed abbastanza profondo, il vento dà origine ad una corrente di deriva superficiale deviata, per effetto della forza di Coriolis, di 45° verso destra rispetto al vento nel nostro emisfero. La velocità diminuisce con legge esponenziale con l'aumentare della profondità; contemporaneamente la deviazione aumenta gradualmente fino a che la corrente assume una direzione opposta a quella in superficie; in corrispondenza a questa profondità la velocità del moto è ridotta ad un venticinquesimo di quella iniziale.

Le condizioni reali del fenomeno presentano però differenze abbastanza notevoli rispetto alla teoria su esposta. Infatti la deviazione della corrente rispetto al vento non è costante: varia alquanto con la latitudine e con le caratteristiche morfologiche del bacino, e cresce con l'aumentare del vento.

La velocità della corrente, sebbene sia legata a quella del vento, varia in dipendenza delle diverse situazioni morfologiche; tuttavia si può asserire che essa assume un valore medio che è circa il 2% di quella del vento.

Il regime delle correnti, destinate dall'azione diretta del vento, è diverso da lago a lago e non si lascia ricondurre ad uno schema generale. La loro efficacia ed intensità dipendono, come è ovvio, dalla grandezza e dalla forma del bacino lacustre e dall'orientamento di questo rispetto ai venti dominanti. Ad esempio, i grandi laghi marginali italiani, con la loro direzione meridiana, sono soggetti a venti dominanti provenienti da Nord e da Sud; tali venti essendo in genere incanalati nella valle lacustre, sono caratterizzati da una notevole intensità, in special modo quelli da settentrione. I moti inoltre dipendono dalla ventosità generale della regione in cui il lago giace, dal fatto che lo specchio lacustre sia più o meno protetto contro lo spirare dei venti, dalla mobilità delle acque del lago, la quale è maggiore per bacini la cui

conca sia unitaria e di forma semplice, e minore per quei laghi che siano articolati in molti bracci o insenature, o la cui conca sia interrotta da soglie o rilievi sottolacustri.

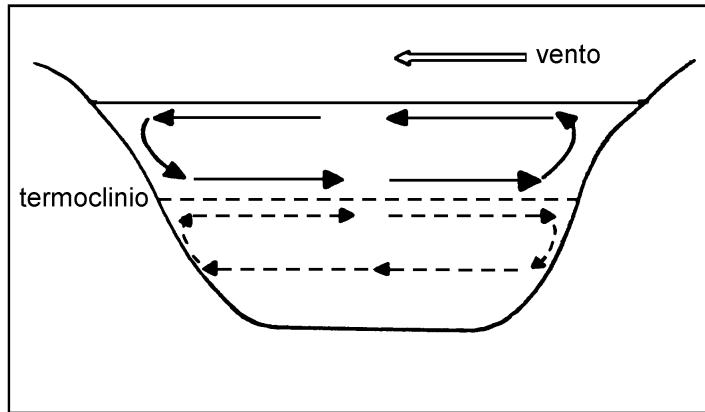
Per il principio della continuità che governa le correnti, l'acqua non lascia vuoti dietro di sé; quella che esce da un intorno spaziale viene sostituita da altra che vi entra. Poiché d'altra parte l'acqua è incompressibile, i volumi delle masse liquide richiamate sono uguali a quelli dell'acqua in uscita. Così, ad occupare il posto delle masse liquide spostate dal vento, altra acqua viene richiamata dagli strati circostanti e, soprattutto, da quelli più profondi e tranquilli, sottratti all'azione diretta del vento. A questo modo si generano controcorrenti, il cui andamento non è prevedibile in via generale, ma il cui risultato è un rimescolamento delle acque degli strati superiori del lago, sin dove l'azione del vento si è fatta sentire. Tale rimescolamento disturba le precedenti condizioni di equilibrio degli strati d'acqua e può innescare una circolazione che dura a lungo, anche quando l'azione diretta del vento sia cessata da lungo tempo.

Quando il lago è stratificato, il termoclinio costituisce una sorta di zona di separazione di acque a diversa densità. Il vento, che agisce sullo specchio lacustre, accumula acque nella zona sottovento, innescando una controcorrente che ha luogo nella parte più bassa dell'epilimnio. Questo moto di compensazione non si spinge più in basso perché dovrebbe vincere la resistenza addizionale che incontra al livello del termoclinio. Però la corrente di ritorno trascina con sé parte dell'acqua più densa, instaurando così nell'ipolimnio un altro sistema di movimenti, caratterizzati da minori velocità, ma interessanti più cospicue masse d'acqua; di questi moti, quello immediatamente sotto il termoclinio è diretto nello stesso senso del movimento di compensazione dello strato epilimnico, mentre quello più profondo porta le masse liquide nello stesso senso della corrente superficiale di deriva (Fig. 22).

In presenza di venti molto forti le acque metalimniche e tal volta anche quelle ipolimniche possono giungere in superficie determinandosi una forte inclinazione del piano metalimnico che viene a contatto con la superficie nella zona sopravvento.

Si ha allora un ampio e generale rimescolamento delle masse d'acqua, che, alla fine, aumenta lo spessore, ma anche la densità, dello strato epilimnico.

Fig. 22. Schema teorico del movimento delle acque in un lago stratificato.



È a seguito di tali situazioni che in un lago termicamente stratificato, il vento, determinando un ispessimento dell'epilimnio nella parte sottovento del bacino, provoca, al suo cessare, l'instaurazione di un sistema di oscillazioni (sesse interne) al livello del termoclinio, che determina la formazione di correnti prevalentemente orizzontali, moventisi alternativamente e periodicamente in direzioni opposte, al mutare del senso dell'inclinazione del termoclinio (**correnti di sesse interne**).

Quando un liquido è soggetto a differenti temperature, le parti più calde di esso, più leggere, tendono a disporsi superiormente a quelle più fredde, quindi più dense. In tal modo possono originarsi delle **correnti di convezione**, che si riscontrano frequentemente nei laghi durante i periodi di piena circolazione delle acque. Il raffreddamento notturno delle masse liquide superficiali fa sì che queste tendano a penetrare in profondità, determinando contemporaneamente una risalita delle acque meno fredde in superficie.

Alla convezione sono da riferirsi anche i moti di corrente legati ad un diverso riscaldamento del sole sulle acque lacustri, provocato dalla presenza di nubi o da rilievi montuosi che, creando aree d'ombra, determinano zone superficiali lacustri più fredde. Allora ha luogo una corrente superficiale diretta dalle zone più calde verso quelle più fredde ed una corrente profonda moventesi in senso opposto.

Le acque convogliate da un fiume o da un torrente immissario di un lago sono consuetamente più fredde e più cariche di materiale minerale sospeso, quindi più dense, delle acque superficiali del lago nella regione dove avviene lo sfocio (il che è particolarmente vero per la stagione estiva). La corrente d'acqua fredda, giunta al lago, si immerge quindi scivolando lungo il profilo della costa sommersa, sino alla profondità alla quale le densità dell'acqua fluviale e dell'acqua lacustre si uguagliano; da quel momento la corrente

decorre orizzontalmente, sino a quando venga smorzata e finalmente estinta dalla resistenza meccanica della massa acquea lacustre (**correnti dovute all'immissario**). Anche in questo caso il termoclinio può rappresentare un piano di scorrimento per la corrente fluviale e di conseguenza anche la commissione delle acque fluviali con le lacustri può essere limitata alle sole acque epilimniche.

Questi fenomeni diventano particolarmente importanti in seno ai grandi laghi che accolgano il corso di grandi fiumi; è celebre il caso del Reno e del Lago di Costanza, nel quale bacino il corso subacqueo delle acque fluviali può essere seguito talora a grande distanza al largo della foce, grazie alla diversa colorazione delle due acque. Sui fondi lacustri, al largo dello sfocio, la corrente immissaria del Reno, che si avvicina alla riva destra del lago a causa dell'effetto geostrofico, corre entro un vero e proprio letto (cañon) scavato entro le melme del fondo del lago, ciò che è possibile in quanto mentre nel filone centrale della corrente sottolacustre non può aver luogo sedimentazione delle torbide convogliate dall'acqua fluviale, a causa della sua stessa velocità, tale sedimentazione avviene invece ai margini della corrente, ove la velocità diminuisce e il materiale sospeso può depositarsi sotto forma di un argine, che aumenta il rilievo del letto fluviale sottolacustre.

Nella stagione invernale, quando l'acqua fluviale e l'acqua superficiale del lago si trovino alla stessa temperatura, non si verifica il "tuffo" della corrente fluviale e si può avere invece un movimento superficiale.

Anche un emissario, veloce di corso e di buona portata, può provocare una corrente di richiamo nello specchio di un lago che esso emunge, moto di varia importanza, ma raramente molto cospicuo (**corrente di emissario**).

L'emunzione di un lago da parte del suo emissario riveste minore importanza dal punto di vista idraulico vero e proprio (sottrazione di masse d'acqua) rispetto a quegli altri fenomeni che le sono inevitabilmente connessi: sottrazione al lago di acque superficiali, quindi calde, e di conseguenza perdita, da parte del bacino, di energia termica; sottrazione inoltre al lago di sostanza vivente sospesa nell'acqua (plancton superficiale e sub-superficiale) in quantità talora ragguardevole.

Questi fenomeni sono, nell'economia generale del lago, certamente più importanti dei modesti movimenti che il risucchio dell'emissario può suscitare nella massa d'acqua a monte.

I sedimenti trasportati al lago dagli immissari vengono depositi principalmente alla foce e formano i delta lacustri. Questi delta sono limitati verso il largo da una scarpata che collega tali depositi con la platea di fondo del lago. Quando questo pendio supera l'inclinazione massima, oltre la quale i depositi non si mantengono in posto (angolo di riposo dei sedimenti), si determinano frane subacquee. Tali fenomeni danno origine alle **correnti di**

torbida; i cedimenti improvvisi mettono in moto una grande quantità d'acqua, la turbolenza trascina in sospensione sabbie ed argille. Si viene così a formare una specie di nuvola torbida che, per il materiale solido contenuto, si comporta come un liquido più pesante dell'acqua. Questa corrente non si arresta al piede della scarpata, ma continua a propagarsi lungo il fondo lacustre, anche se l'inclinazione di questo è minima.

Poiché per la sua densità l'acqua torbida assume un carattere viscoso, malgrado la non elevata velocità, questa corrente può trasportare a grandi distanze anche materiali solidi di notevoli dimensioni; questi moti assumono quindi una notevole importanza per la distribuzione dei sedimenti sui fondi lacustri.

Lo studio delle correnti lacustri si avvale di varie metodiche impiegate nelle analoghe ricerche oceanografiche.

Osservazioni attendibili si possono ottenere con l'immissione in acqua di crociere da deriva (lamiere, metalliche disposte a croce e sostenute da boe) e sull'osservazione dei loro spostamenti, per rilevare le caratteristiche (velocità e direzione) delle componenti orizzontali dei moti di corrente. Più precisi risultati si ottengono con l'impiego di correntometri, costituiti essenzialmente da un mulinello; il numero di giri compiuto da questo, in un determinato intervallo di tempo, permette di risalire al valore della velocità della corrente. Tecniche più recenti si basano sull'immissione in acqua e sul susseguente esame della distribuzione di sostanze coloranti e di radioisotopi.

LO STATO MEROMITTICO

Quando uno strato di acqua più densa o genericamente più concentrata permane sul fondo di un lago per più di un anno, senza che si possa stabilire un periodo di piena circolazione, il lago viene definito meromittico (che si mescola, cioè, solo in parte) a differenza dei laghi consueti che sono invece detti oloimittici. La massa d'acqua di fondo, che non entra in circolazione, è detta monimolimnio; gli strati superiori, che possono essere liberamente mescolati, prendono il nome di mixolimnio. Lo strato, nel quale si ha la maggiore variazione (gradiente) nella concentrazione dei sali disciolti e del materiale in sospensione, in analogia con il termine termoclinio, viene detto chemoclinio. Sempre in correlazione a quanto è stato detto a proposito delle proprietà termiche, si può definire la stabilità meromittica come la quantità di lavoro necessaria a mescolare un lago meromitticamente stratificato, sino a raggiungere per l'intera massa delle sue acque una densità uniforme.

Perché la meromissi sia mantenuta è necessario che vi sia una certa stabilità di stratificazione, che rallenti i fenomeni di diffusione tra monimolimnio e mixolimnio, o che addirittura esista un rimpiazzamento di quei costituenti chimici che hanno lasciato il monimolimnio.

I laghi meromittici sono tutti relativamente improduttivi: l'isolamento del monimolimnio, la conseguente scomparsa dell'ossigeno ed i processi di decomposizione anaerobica che vi avvengono, determinano la comparsa di varie sostanze riducenti (H_2S , NH_4^+ , Fe^{++} , ecc.). I sedimenti profondi assumono un colore nero o grigio-nerastro ed hanno più o meno fortemente il caratteristico odore dell'acido solfidrico.

Così una condizione, che ha la sua origine in una proprietà fisica (aumento di densità per sostanze chimiche disciolte) può avere una notevole influenza

sul chimismo delle acque profonde e sui sedimenti, e di conseguenza sugli insediamenti batiali.

Le sostanze chimiche disciolte hanno spesso un'influenza maggiore che non la temperatura nel determinare la densità propria di queste acque profonde; ciò è dimostrato dalle inversioni di temperatura (dicotermia), che frequentemente vi compaiono.

In generale si possono distinguere tre diversi tipi di meromissi.

a) Ectogenica. La causa originaria del fenomeno è da riferirsi ad uno sporadico evento esterno, che abbia portato o acqua salata in un lago dolce o acqua dolce in un lago salato, così che si siano venuti a formare due strati, uno (il più profondo) con contenuto di sali molto più alto dell'altro. All'altezza del chemoclinio si ha una diffusione lenta verso lo strato meno ricco di soluti e la stabilità chimica dell'intero lago tende quindi ad una graduale diminuzione. Tra i fenomeni di carattere geologico che possono dare origine a questo tipo di meromissi ricordiamo: i moti epirogenetici, le variazioni del livello del mare, i terremoti ed in genere ogni altro movimento della crosta terrestre.

Il caso più spettacolare è quello del Hemmeldorfersee, presso Lubeca. Questo lago giace in una cripto-depressione molto prossima alla costa pianeggiante del Baltico. La maggior porzione del lago è poco profonda, ma vi è una sorta di cavità imbutiforme, che raggiunge la profondità di 45 metri. Periodici eccezionali aumenti del livello del mare, che dal medioevo sembra si verificano approssimativamente ogni centoventi anni, coprono il lago con acqua proveniente dal Baltico.

Quando l'eccezionale alto livello del mare viene a cessare, uno strato di acqua dolce sta sopra il bacino, riempito con la più densa acqua di mare: si formano così due strati bruscamente definiti. Una grandissima quantità di acido solfidrico, viene a formarsi nel monimolimnio (300 mg/litro nel 1914), presumibilmente per decomposizione anaerobica dei solfati. La continua diffusione al livello del chemoclinio tende a ridurre il volume del monimolimnio.

Nel 1914, il chemoclinio si aveva ad una profondità di 32 metri; 20 anni dopo, praticamente il monimolimnio non esisteva più. La discesa del chemoclinio procedette con questi valori medi:

1872 - 1914	76,2 cm per anno
1914 - 1919	67,0 cm per anno
1919 - 1934	55,8 cm per anno

Il lavoro totale richiesto per il rimescolamento dell'acqua salata (salinità 1,2%) con il mixolimnio di acqua dolce si è visto corrispondere a 6580 g/cm per cm² (ovvero 101 gr/cm per anno); il rimescolamento aveva luogo quasi interamente durante la circolazione autunnale.

Laghi simili esistono sulle coste giapponesi, ma siccome essi sono in condizione di ricevere più facilmente acqua di mare, non si può rintracciare nella loro storia alcun fenomeno di una tale regolarità.

Un altro esempio di meromissi ectogenica di tutt'altra natura è fornito dal Soda Lake, Nevada. Si tratta di un lago salato, collocato in un piccolo cratere formato di lapilli relativamente porosi. Il livello di questo lago ebbe un notevole aumento per l'innalzamento dell'orizzonte di acqua freatica, in conseguenza di opere di irrigazione. L'acqua freatica filtrò attraverso il fondo del lago e raggiunse, passando attraverso l'acqua salata, la superficie del lago, dividendolo così in due parti. La temperatura della parte più profonda (da 40 a 60 metri) è del tutto uniforme, a 12,7 °C. Vi è poi uno strato a minima temperatura (8,94 °C a 20 metri) e quindi segue, durante l'estate e fino alla superficie, una pronunciata stratificazione termica.

La stabilità dell'intero lago, nelle condizioni in cui si trovava nel 1933, era di circa 60.000 g/cm per cm², quasi tutta dovuta a stratificazione chimica. Siccome questo è circa nove volte il lavoro richiesto perché l'Hemmelsdorfersee si rimescoli, la stratificazione perdurerà indubbiamente per un tempo molto lungo, e verrà man mano a diminuire per l'azione di diffusione dell'acqua salata sui filetti di acqua freatica, che, attraverso di essa, ascendono verso la superficie. Sembra tuttavia certo che la stratificazione durerà per diversi secoli. Come nell'esempio precedente, grandi quantità di acido solfidrico, come pure di fosfati e di sali di ammonio, sono presenti nel monimolimnio.

b) Crenogenica. Come lo indica il nome, la causa è qui da ricercarsi in una sorgente sotto-lacustre, che alimenta con acqua a più grande concentrazione di soluti i più profondi strati del lago. In tale circostanza si determina facilmente una stazionarietà delle condizioni di meromissi, se costanti permangono nel tempo apporto e qualità delle sorgenti minerali, la portata di altri immissari di acqua non mineralizzata e la portata dell'emissario.

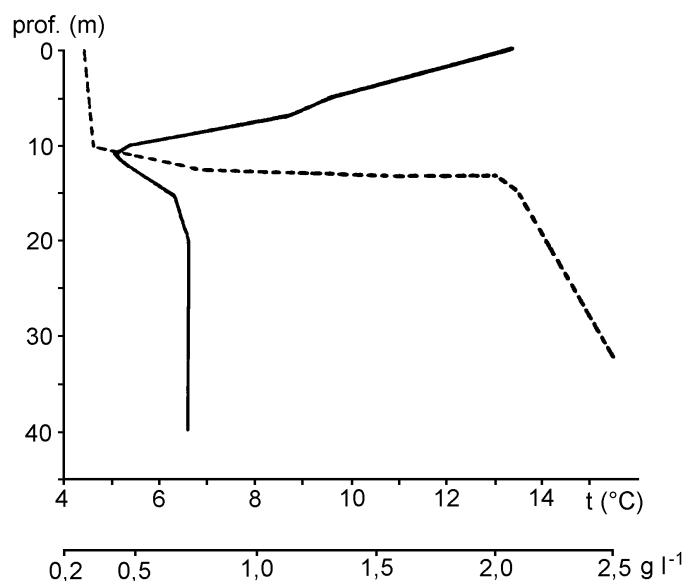
Alcuni autori preferiscono non distinguere la meromissi ectogenica da quella crenogenica, in quanto i processi che portano al fenomeno sono legati in ogni caso alla presenza, geologicamente determinata, di acque saline capaci di dare origine ad un ben differenziato monimolimnio. In realtà la ragione della distinzione va ricercata più nell'effetto che non nella causa, in quanto l'una (l'ectogenica) porta nel fenomeno caratteristiche variabili nel

tempo, l'altra (la crenogenica) una chiara stabilità meromittica o tutt'al più variabile stagionalmente attorno a dei valori medi.

È opportuno poi estendere la definizione di meromissi crenogenica anche ad includere quei casi nei quali sali solidi di depositi profondi (siano essi attuali o formati in epoche geologiche) arrivano a soluzione, o dove fiumi salati o rifiuti industriali di notevole densità entrano nel lago in superficie e successivamente si approfondiscono nel monimolimnio come correnti di densità.

Un esempio famoso di meromissi crenogenica è quella del Lago Ritom (Fig. 23), un lago di montagna situato in Svizzera, nel gruppo del San Gottardo. Nel 1904 il lago, profondo 45 m, presentava una relativa isotermità a 6,6 °C, al di sotto dei 20 metri. Si aveva un minimo termico a circa 13 metri con temperatura di circa 5 °C. Si identifica un brusco chemoclinio appunto sui 13 metri, il residuo secco, da evaporazione, che era di 0,3348 g/litro a 10 metri, saliva a ben 1,9164 a 13 metri. Il monimolimnio conteneva 20-30 mg di acido solfidrico, e per l'appunto in uno strato appena sottostante il chemoclinio l'acqua si presentava di colore rosato per la presenza di un solfobatterio (anaerobico).

Fig. 23. Esempio di meromissi crenogenica: il Lago Ritom (Svizzera). Linea continua: temperatura; linea tratteggiata: residuo secco.



La posizione del chemoclinio rimase del tutto costante dal 1904 al 1914, per cui si può concludere per una situazione stazionaria. L'apporto degli immissari visibili è volumetricamente inferiore a quello dell'emissario; la differenza è da attribuirsi a sorgenti minerali sublacustri, che hanno una composizione chimica ed una densità analoghe a quelle delle acque del

monimolimnio. Il calcolo del lavoro teorico richiesto per mantenere, nonostante questa continua introduzione di acqua minerale, il chemoclinio ad una profondità di 12,5 metri, fornì il valore di 479 g/cm per cm²; un valore quindi intermedio tra quello dello Hemmelsdorfersee e quello del Soda Lake.

Si trovano altri laghi che mostrano una meromissi crenogenica. Famoso il Lago Sinmiyo nel Giappone, nel quale il monimolimnio, alimentato da sorgenti termali e mineralizzate, ha una temperatura di 26,8 °C, che molto spesso è superiore a quella di superficie. Vi si registra un minimo intermedio di 14,1 °C a 11 m.

c) Biogenica. La concentrazione del monimolimnio è dovuta all'aumento in bicarbonati, silicati, ecc., liberati nell'acqua per processi di decomposizione biochimica e mineralizzazione batterica. Teoricamente qui la stabilità dovrebbe aumentare con il tempo, tuttavia normalmente si raggiunge anche qui una situazione di equilibrio.

Il caso più comune delle meromissi di questo tipo è legato all'accumulo di bicarbonati nell'acqua più profonda del lago, come risultato della decomposizione organica a livello dei sedimenti. La stabilità degli strati più alti del monimolimnio è molto scarsa e l'inversione di temperatura è contenuta in un grado di intervallo.

Esempi di laghi di questo tipo si hanno in Carinzia e nel Wisconsin; sono sempre laghi profondi e relativamente protetti dal vento. Ma le condizioni di meromissi possono anche non essere permanenti nel tempo e si può vedere che per i laghi della Carinzia, responsabili della riduzione della meromissi, o addirittura della sua scomparsa, sono gli inverni miti (nei quali non si ha una copertura di ghiaccio) in quanto si può svolgere l'azione rimescolatrice del vento in un periodo di minima stabilità o addirittura di omeotermia.

A conclusione di questo capitolo possiamo sottolineare come non si possa in genere parlare in termini assoluti di laghi oloimittici o meromittici, in quanto esistono anche numerosi casi di laghi nei quali la piena circolazione può instaurarsi oppure essere assente in dipendenza, anno per anno, di modeste variazioni climatiche (temperatura e vento invernali). In genere i bacini molto profondi non tutti gli anni si mescolano completamente (oligomissi): questo è il caso, per esempio, del Lago Maggiore.

CAPITOLO XI

LE CARATTERISTICHE CHIMICHE DELLE ACQUE LACUSTRI

L'OSSIGENO

Le comunità viventi nell'idrosfera sono, come si è visto, sottratte alle brusche variazioni termiche cui sono soggette le comunità della litosfera. L'opposto può dirsi invece per ciò che concerne il rifornimento di ossigeno. Si potrebbe affermare che gli organismi acquatici hanno impiegato buona parte della loro evoluzione a perfezionare l'arte di **rifornirsi** di ossigeno, quelle terrestri ad imparare quella di **bruciarlo** per ripararsi dai rigori dell'inverno e dalle torride estati.

L'idrosfera, come conseguenza di molteplici fattori, sottopone le comunità che in essa prosperano a variazioni talvolta proibitive della disponibilità di ossigeno, generalmente di lento periodo, ma in taluni casi anche rapidissime.

La diffusione dei gas nei liquidi è regolata da diverse leggi: delle pressioni parziali (di Dalton), della dipendenza del valore del prodotto: pressione di un gas \times suo volume, dalla temperatura (di Gay-Lussac), ed infine di Henry, che collega la solubilità dei gas nei liquidi alla pressione parziale che essi esercitano, secondo la

$$C = kP$$

dove C è la concentrazione del gas disciolto, P la sua pressione parziale e k una costante tipica per ogni gas, nota come costante di Henry. Questa costante è legata alla temperatura del liquido, ed in generale, ma non sempre, diminuisce con l'aumentare della temperatura. La figura 24 illustra chiaramente come il valore di questo coefficiente sia variabile. Da dove proviene l'ossigeno disciolto nelle acque dei laghi? Da due sorgenti, che enumereremo in ordine di importanza. 1) dall'atmosfera; 2) dai processi fotosintetici espletati dai vegetali che nell'acqua vivono. A sua volta l'ossigeno disciolto nell'acqua lacustre può ritornare all'atmosfera o può essere utilizzato

nei processi respiratori di tutti gli organismi acquatici, o in processi ossidativi puramente chimici. Si osservi quindi che lo studio della distribuzione dell'ossigeno può ricondursi allo studio degli equilibri di questi scambi e viceversa.

È opportuno iniziare la disamina di questi equilibri con lo studio degli scambi puramente fisici acqua-atmosfera; è necessario per questo aver sempre presenti le condizioni termiche del lago, descritte in precedenza. Anzitutto occorre precisare che il fattore **coefficiente di diffusione**, vale a dire la velocità con cui le molecole del gas entrano nel liquido alla superficie e da questa diffondono a tutta la massa idrica è, in genere, estremamente basso; perciò la diffusione è un processo di momento irrilevante per la pratica distribuzione dell'ossigeno negli strati profondi del lago. I gas in genere (che nell'acqua sono in realtà veri soluti) si distribuiscono verticalmente soprattutto per i movimenti di turbolenza dell'acqua lacustre (azione del vento!).

La rappresentazione grafica della concentrazione dell'ossigeno nell'acqua di un lago in funzione della profondità assume, generalmente, l'aspetto di una curva o di una spezzata irregolare (Figg 25, 26, 27, 28). La concentrazione dell'ossigeno in queste figure, generalmente note con il termine di "curve dell'ossigeno", può essere valutata in termini diversi: o in valori ponderali assoluti (mg/litro), oppure in valori percentuali rispetto ai valori di saturazione. Da quanto esposto deriva che la quantità di ossigeno che può sciogliersi nell'acqua di un lago può raggiungere un valore limite, che è il valore di saturazione, dipendente dalle temperature dell'acqua in ogni singolo strato; dall'altitudine del lago sul livello del mare (che determinerà il valore della pressione parziale del gas nell'atmosfera), dalla umidità dell'atmosfera sovrastante e, infine, dalla profondità degli strati idrici rispetto alla superficie.

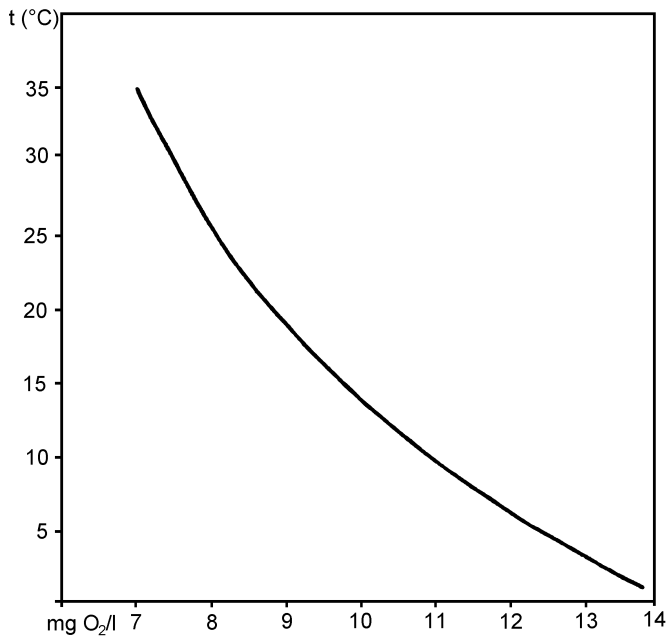


Fig. 24. Valori di saturazione in ossigeno dell'acqua distillata, in funzione della temperatura, in presenza di aria atmosferica satura di vapor acqueo alla pressione di 760 mm Hg.

Influenza dell'altitudine

Poiché, con l'aumentare dell'altitudine sul livello del mare, diminuisce la pressione barometrica, diminuirà anche la pressione parziale dell'ossigeno, e quindi la quantità di esso che può sciogliersi nelle acque fino alla saturazione. Sono stati proposti vari accorgimenti e numerose formule teorico-empiriche, che di caso in caso possono dare risultati discretamente utilizzabile.

Influenza dell'umidità dell'aria

L'acqua ha una sua propria tensione di vapore, dipendente dalla temperatura. Il vapor acqueo che si libera dalla superficie del lago diluisce la concentrazione degli altri gas atmosferici, e diminuisce quindi anche la loro pressione parziale. Ad esempio, un'aria satura di vapor acqueo, alla pressione totale di 760 mm/Hg ed a 37 °C, contiene il 6,28% di questo gas, cui corrisponde una pressione di 47 mm di Hg, pari al 6,28% della pressione totale. L'atmosfera sovrastante un lago è praticamente sempre satura di vapor acqueo. Quindi, nel computare la pressione dello ossigeno si dovrà tener conto di questo fattore secondo la

$$P_O = 0,02096 (P_t - P_a)$$

dove P_O è la pressione parziale dell'ossigeno (in mm di Hg), P_t è la pressione barometrica totale, P_a è la pressione parziale dovuta al vapor acqueo per

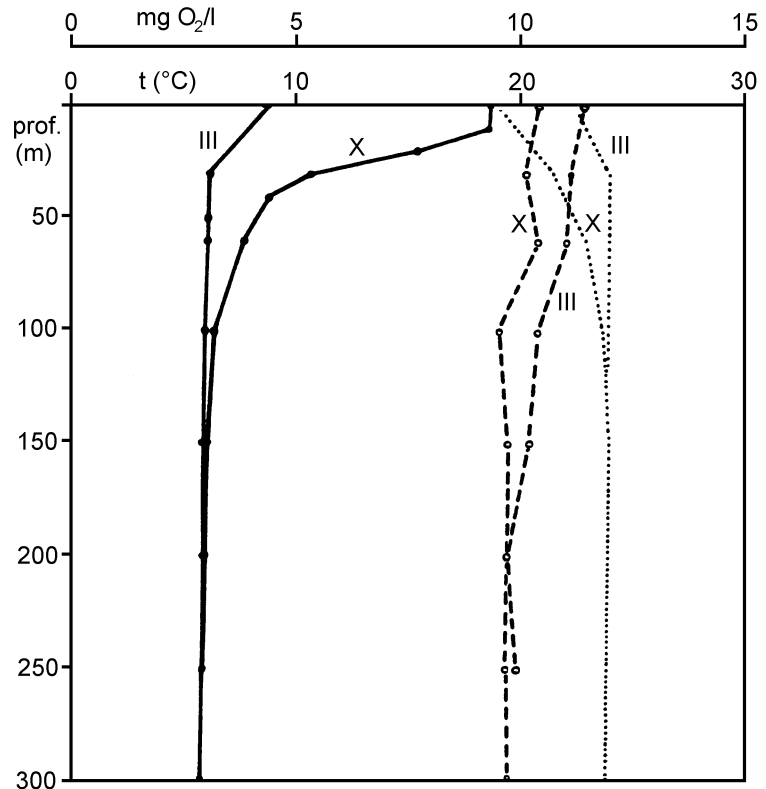
un'aria satura sovrastante un'acqua avente la temperatura riscontrata in superficie del lago in esame.

Anche i soluti presenti nell'acqua abbassano in genere la solubilità dei gas; nei laghi però, generalmente poveri di ioni inorganici, questo effetto è trascurabile.

Precisate così le variabili da tenere in considerazione, si potrà agevolmente tracciare una curva di saturazione percentuale relativa, utilizzando i dati delle osservazioni eseguite in campagna; relativa, in quanto il calcolo della saturazione fisica dell'ossigeno verrà computata per acque sottoposte ad una pressione parziale eguale a quella che si esercita alla superficie di quel lago. In realtà le acque più profonde sono gravate anche di una pressione idrostatica; perciò, per la legge di Henry, a pressioni maggiori possono restar disciolte maggiori quantità di gas; ad esempio a 100 m di profondità (pressione di 11 atm) a parità di temperatura potrebbero disciogliersi quantità circa 10 volte maggiori che in superficie. Se quindi la percentuale di saturazione d'ossigeno di un'acqua lacustre fosse calcolata riferendosi alla quantità che potrebbe sciogliersi nell'unità di volume d'acqua, alla temperatura ed alla pressione dello strato da cui proviene, avremo delle curve di saturazione percentuale assolute.

Questi concetti ci forniscono la spiegazione di alcuni fenomeni. Può accadere infatti che nello strato fotosintetico più attivo di un lago vi sia sovrassaturazione di ossigeno. Questo strato si trova normalmente qualche metro al di sotto del pelo dell'acqua; perciò, essendo qui la pressione idrostatica già avvertibile, rappresentando la curva di saturazione in termini assoluti, troveremmo che non vi è vera sovrassaturazione. Questo è il motivo per cui non si ha liberazione di bolle d'ossigeno. La rappresentazione grafica delle curve della temperatura e dell'ossigeno in un lago ideale con acque stratificate e sature d'ossigeno, assumerebbe dunque l'aspetto illustrato in figura 25. Si osservi che le due curve hanno andamento antitetico, ad acque più profonde e più fredde corrispondendo acque più ossigenate.

Fig. 25. Curve di ossigeno ortograde. Lago Maggiore: Ottobre (X) e Marzo (III).
 —: temperatura; ----: ossigeno; si osservi il deficit di ossigeno alla fine della stratificazione estiva, che è stato reintegrato durante l'inverno successivo;: curve di saturazione relativa, calcolate per un'atmosfera satura di vapor acqueo ed alla pressione barometrica alla superficie del lago di 743 mm Hg.



Esaminiamo ora ciò che avviene in un lago temperato alle nostre latitudini durante il ciclo annuale. All'inizio della primavera, avendosi isotermità in tutto il lago, e quindi piena circolazione, si avrà, facilmente un contenuto di ossigeno eguale ad ogni profondità, e prossimo al valore di saturazione. Essendo la temperatura del lago ai suoi minimi annuali, ed essendo la solubilità dell'ossigeno progressivamente maggiore per acque man mano più fredde (Fig. 24), si avranno valori di concentrazione dell'ossigeno molto elevati, ed il contenuto in ossigeno di tutto il lago sarà al suo massimo. La curva di distribuzione verticale dell'ossigeno che ne risulta è definita **ortograde** (Fig. 25). Non appena accenni a formarsi una stratificazione termica, gli strati più profondi, con tutte le loro proprietà fisiche e chimiche (ivi compreso il contenuto in ossigeno) sono tagliate fuori dalla libera comunicazione con la superficie, attraverso la quale si è potuto stabilire durante l'inverno l'equilibrio di scambio con l'atmosfera. Da questo momento hanno inizio le irregolarità nella distribuzione verticale, che caratterizzano le acque termicamente stratificate.

Le acque epilimniche, scaldate dalla radiazione solare, verranno assumendo una temperatura man mano più elevata e per la quale il valore del contenuto dell'ossigeno disciolto, acquisito durante il lento raffreddamento invernale, verrebbe a passare dal valore di saturazione a valori di sovrassaturazione rispetto alle temperature che si vanno instaurando. Con il riscaldamento, acquistano maggior vivacità anche i fenomeni di turbolenza, che tendono ad omogeneizzare la temperatura dell'epilimnio ed a creare, quindi, una parziale circolazione limitata a questo strato. Si determinano così le premesse perché, per liberazione verso l'atmosfera dell'ossigeno in eccesso, si abbiano dei contenuti di ossigeno nell'epilimnio, che sono man mano prossimi ai valori di saturazione per le temperature che vanno gradatamente elevandosi. Anche in questo caso in cui l'equilibrio è raggiunto per meccanismi essenzialmente fisici, ed in cui la curva di saturazione relativa tende ad assumere la forma ed i valori di quella teoricamente calcolabile, si parla di curve **ortograde**.

Ma in un lago esistono sempre delle attività biologiche, vivaci soprattutto durante il periodo di stratificazione estiva, le quali possono modificare sensibilmente la distribuzione ora descritta, soprattutto in due modi. Negli strati più profondi dell'epilimnio e nei più superficiali del metalimnio, qualora la trasparenza lo consenta, la produzione di ossigeno da parte del fitoplancton può sopravanzare grandemente il consumo fattone dallo zooplancton e dai processi respiratori in genere. Si può quindi determinare un incremento dell'ossigeno disciolto, che può superare anche di molto i valori di saturazione relativa (sono noti i valori di oltre il 300%). La maggiore densità di queste acque, rispetto alle sovrastanti più calde, e quindi più leggere, oppone una resistenza al rimescolamento; l'ossigeno tuttavia resta disciolto, senza formazione di bolle, perché non si raggiungono i valori di saturazione assoluta. Nelle acque ipolimniche si hanno, invece, praticamente solo fenomeni respiratori ed ossidativi (quindi consumo di ossigeno), in quanto la radiazione solare vi arriva insufficiente a sostenere l'attività fotosintetica.

La distribuzione verticale dell'ossigeno assume allora l'aspetto di spezzate che vengono definite **eterograde positive**, la positività stando appunto ad indicare il massimo metalimnico (Fig. 26).

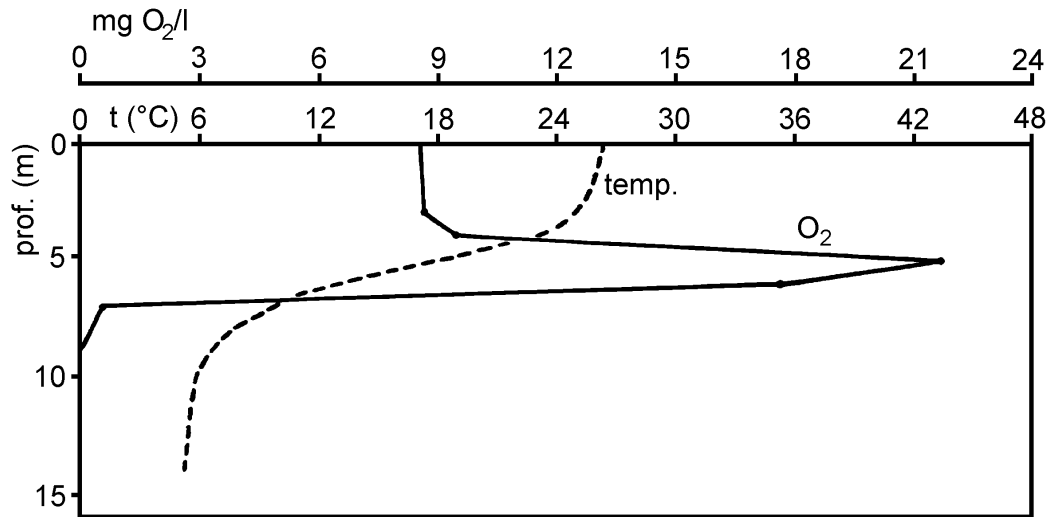


Fig. 26. Curva di ossigeno eterograda positiva. Beasley Lake (USA).

Il consumo di ossigeno nell'ipolimnio durante la stagnazione estiva può assumere un grado diverso a seconda del tipo di lago. Se il lago è molto produttivo, e si hanno quindi nell'acqua e sul fondo densi popolamenti batterici, che si avvalgono delle spoglie e dei detriti dei sovrastanti popolamenti planctonici, il consumo d'ossigeno sarà molto cospicuo. Nel sedimento il consumo sarà inoltre sostenuto anche dall'attività respiratoria dei popolamenti bentonici. Il tipo di distribuzione verticale dell'ossigeno, qualora manchi il massimo metalimnico, assume la configurazione illustrata in figura 27 ed è definita **curva clinograda**. Nei casi estremi gli strati più profondi sono privi o quasi di ossigeno, e questi laghi vengono denominati **eutrofi**, contrapposti ai laghi **oligotrofi** nei quali il consumo d'ossigeno è molto più ridotto e si ha una distribuzione ortograda, anche all'apice della stratificazione estiva.

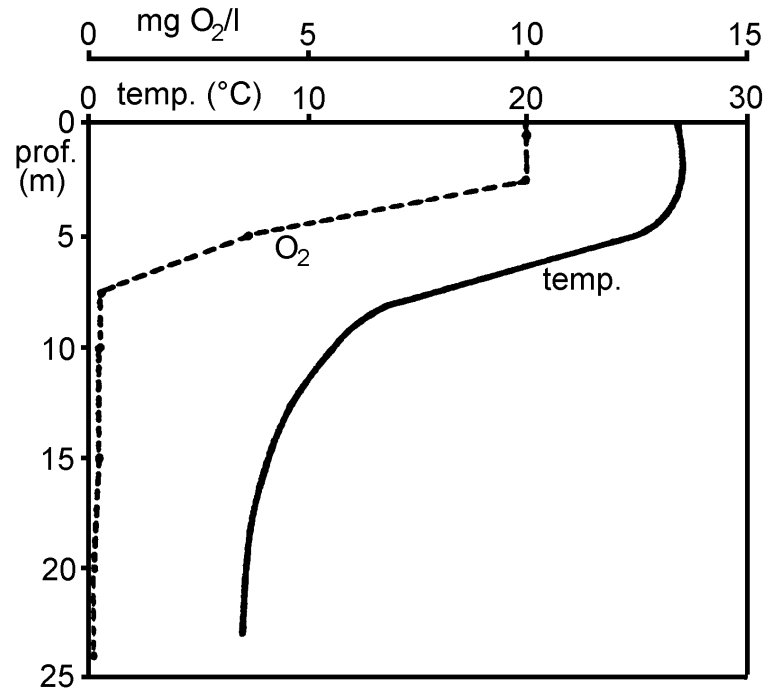


Fig. 27. Curva di ossigeno clinograda. Lago di Varese: Agosto.

Le irregolarità di distribuzione dell'ossigeno con la profondità si vanno instaurando a poco a poco con il progredire della stratificazione termica estiva. È alla fine dell'estate o all'inizio dell'autunno che si osservano i minimi valori dell'ossigeno ipolimnico, ed il minimo contenuto in ossigeno in tutto il lago. Quando il lago comincia a raffreddarsi negli strati più superficiali, nuovo ossigeno atmosferico viene ad arricchire l'acqua del lago, e questo processo va estendendosi man mano sulla verticale per l'aumento di spessore e lo sprofondamento dello strato isotermico. È perciò che normalmente i massimi contenuti in ossigeno si trovano alla fine dei periodi di isotermia. E poiché il processo di saturazione si svolge in superficie, alla pressione quindi barometrica, si comprende perché in generale anche le acque profonde non superino i valori di saturazione relativa, restando ben lontane dai valori di saturazione assoluta.

Resta ora da descrivere una quarta possibilità di distribuzione verticale dell'ossigeno, che assume la configurazione di una curva **eterograda negativa** (Fig. 28).

Essa, come si vede, è caratterizzata da un deficit (inflesso) d'ossigeno nel metalimnio. È probabile che nella maggior parte dei casi il meccanismo che conduce a questo tipo di distribuzione sia il seguente: il materiale ossidabile (sostanza organica disciolta o sospesa, spoglie planctoniche, ecc.) si origina generalmente nell'epilimnio, nel quale, come si è già detto, permane un certo grado di circolazione; anche in questo strato essa viene ossidata, ma viene anche distribuita uniformemente dalla turbolenza; inoltre l'ossigeno

consumato viene di continuo rinnovato da quello di provenienza atmosferica e da quello fotosintetico. Una parte di questo materiale, tuttavia, tende a sedimentare, vincendo le forze di viscosità turbolenta che lo trattengono nell'epilimnio.

Nel metalimnio, però, la loro discesa è rallentata dalla rapida variazione di viscosità dell'acqua, che si associa al gradiente termico proprio di questo strato. Trattandosi di particelle di recente formazione, sono ricche di sostanze ossidabili; infine, le acque metalimniche sono più calde di quelle ipolimniche, e ciò, accelerando il consumo di ossigeno rispetto alle acque più profonde, contribuisce a creare il *minimum* metalimnico tipico di questi laghi.

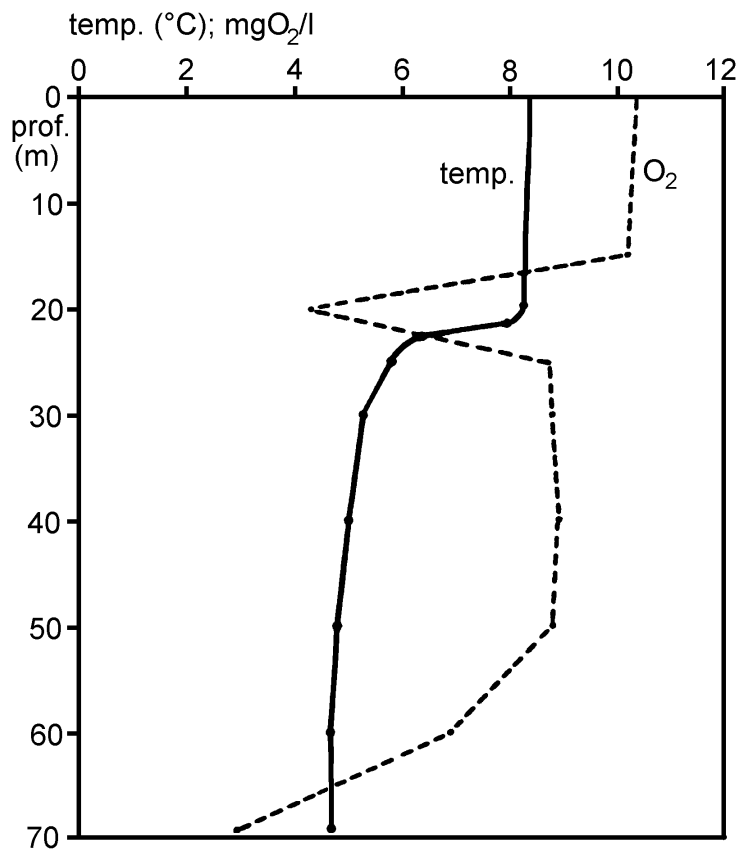


Fig. 28. Curva di ossigeno eterograda negativa. Lago di Mergozzo: Dicembre.

In altri, si ammette che la causa dell'eterograda negativa sia piuttosto associata alla morfometria del bacino lacustre. Se, come avviene in laghi con bacini a declivio molto dolce o ad ampi gradoni, le componenti orizzontali dei moti di corrente turbolenta impegnano acque in precedenza impoverite di ossigeno per essere state a contatto con ampie superfici di sedimento, una falda d'acqua più povera in ossigeno si interporrà fra due più ricche, e ne risulterà una curva eterograda negativa.

RAPPORTO DI THIENEMANN

La concentrazione estivo-autunnale dell'ossigeno nell'ipolimnio è chiaramente in rapporto con il volume dell'ipolimnio stesso. Se immaginiamo due laghi che abbiano la stessa intensità di vita per unità di superficie, avremo che i rifiuti di questa vita (cadaveri, feci, ecc.) consumeranno durante la discesa attraverso l'ipolimnio, e poi ancora quando si siano sedimentati sul fondo, la stessa quantità di ossigeno. Ora, se uno dei laghi è molto profondo e l'altro è piatto, si avrà che, durante la stagnazione estiva, il contenuto in ossigeno dell'ipolimnio cadrà a valori molto più bassi nel secondo che non nel primo. Ciò ha una grande importanza dal punto di vista biologico, in quanto determina le caratteristiche e la densità del popolamento ipolimnico nei vari laghi, condizionato alla diversa capacità dei singoli organismi di vivere in acque normalmente, o quasi, ricche di ossigeno, ed in acque, invece, contenenti minime quantità di ossigeno.

Thienemann penso di distinguere i laghi, in base alle loro caratteristiche morfometriche, con il rapporto:

$$\frac{\text{contenuto totale di O}_2 \text{ nell'ipolimnio}}{\text{contenuto totale di O}_2 \text{ nell'epilimnio}}$$

Questo rapporto, in generale, è inferiore all'unità nei laghi che hanno una curva di ossigeno clinograda, maggiore dell'unità nei laghi con curva di tipo ortograda.

Nella zona temperata ed a modeste altitudini, quei laghi, nei quali il volume dello strato dei primi dieci metri (epilimnio morfometrico) supera la metà del volume dell'intero lago, sono generalmente di tipo eutrofo, ad alta produttività; al contrario, sono di tipo oligotrofo, o si avvicinano ad esso, quelli nei quali avviene l'opposto. Da ciò si deduce che molto spesso il grado di produttività di un lago è dipendente dalla forma del suo bacino sommerso, e soprattutto dalla sua profondità media.

IL DEFICIT IN RAPPORTO ALL'UNITÀ DI SUPERFICIE

Il caso ideale di un lago, che presenti una curva di ossigeno ortograda e che sia saturo di ossigeno, quale sarebbe, ad esempio, un lago che presentasse curve dell'ossigeno a saturazione relativa calcolate come in figura 25, non si presenta quasi mai in natura, dove invece si riscontrano più facilmente situazioni deficitarie rispetto ai valori di saturazione relativa. Il **deficit di ossigeno attuale** dell'acqua in ogni punto è definito come la differenza fra il valore di saturazione relativa, alla temperatura dell'acqua ed alla pressione barometrica alla superficie del lago, ed il valore osservato. La stessa

differenza, ma riferita al valore di saturazione relativa per acque a 4 °C, rappresenta il **deficit assoluto**. Come **deficit relativo** si intende infine la differenza fra i valori realmente osservati in un dato lago in epoche diverse, ad esempio fra misure eseguite alla fine dell'inverno, con acque al loro massimo valore di ossigenazione, ed alla fine dell'estate, quando i valori sono minimi. Esprimendo questo deficit relativo per unità di area di superficie dell'ipolimnio, calcolando cioè la quantità di ossigeno che dovrebbe esser fatta passare attraverso l'unità di area del livello metalimnico, per riportare i valori dell'ossigeno riscontrati a fine estate a quelli determinati nel periodo di piena circolazione, si nota che questo valore può essere correlato con la quantità di plancton morto che, attraverso il termoclinio, cala al fondo. Questo indice - ancor più utile se riferito all'unità di tempo - fornisce inoltre, almeno in laghi olomittici con profondità comprese tra 20 e 75 metri, una indicazione del grado di produttività del lago stesso. L'utilità di queste indicazioni è evidente; si potrà così comparare la vivacità di produzione di vari ambienti pur morfometricamente molto diversi, in quanto il consumo di ossigeno nell'ipolimnio può essere considerato come una misura dell'intensità della vita planctonica pregressa. Tuttavia, in laghi piatti, gli alti valori del metabolismo anaerobio sedimentario introducono un fattore importante che limita l'applicabilità dell'indice a questi laghi.

ANIDRIDE CARBONICA, BICARBONATI, CARBONATI, pH

Mentre i cloruri rappresentano i sali che maggiormente caratterizzano l'acqua marina, sono i bicarbonati ed i carbonati i sali che hanno questo ruolo nelle acque dolci; in particolare, in una acqua dolce normale, è il bicarbonato di calcio il componente di gran lunga prevalente su tutti gli altri soluti. È quindi molto importante conoscere la percentuale spettante ai carbonati nel contenuto totale in sali dell'acqua studiata, non fosse altro perché essi rappresentano il più importante sistema tampone delle acque continentali e la fonte insostituibile di carbonio per gli organismi fotosintetici.

Le fonti che assicurano un adeguato approvvigionamento di anidride carbonica alle acque di un lago sono esterne ed interne. Esterne sono: l'anidride carbonica contenuta nell'aria, che in adatte circostanze passa direttamente in soluzione nell'acqua come ogni altro gas atmosferico. Le leggi fisiche, che regolano questo equilibrio, sono le stesse che abbiamo ricordato per gli scambi dell'ossigeno con l'atmosfera. Va però fatto presente che la concentrazione dell'anidride carbonica nell'atmosfera è molto più bassa, circa lo 0,033% in volume (per quanto sembri accertato che essa sia in leggerissimo aumento su tutto il globo) e che il coefficiente di solubilità nell'acqua di questo gas è molto più alto di quello di qualsiasi altro gas permanente.

Importantissima, ai fini dell'arricchimento in anidride carbonica dell'acqua di un lago, è anche la pioggia, sia che essa, arricchitasi del gas durante il suo tragitto atmosferico, cada direttamente sulla superficie del lago, sia sopra tutto che vi giunga convogliata dal reticolo idrografico del bacino imbrifero.

Questa pioggia, infatti, penetrando nel suolo, e circolando nei meati dello strato più superficiale del terreno, viene in contatto con la miscela gassosa che vi è contenuta e che è particolarmente ricca di anidride carbonica originatasi durante gli attivissimi e complessi processi metabolici propri dei terreni a copertura, vegetale.

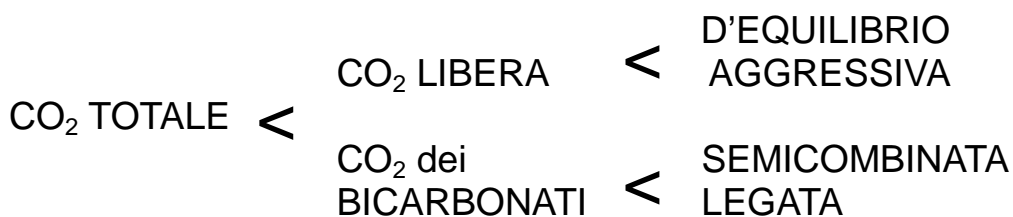
Le fonti interne sono invece da ascrivere ai fatti respiratori degli organismi insediati nel lago ed alle fermentazioni anaerobiche che vi si svolgono.

L'anidride carbonica totale, presente nell'acqua, è in realtà la somma della concentrazione di diverse molecole, ionizzate e non ionizzate:



Ciò è dovuto al fatto che la CO_2 sciolta nell'acqua tende ad idratarsi, formando acido carbonico; questo, a sua volta, si dissocia, come avviene per tutti gli acidi, perdendo successivamente uno od entrambi i protoni e dando origine, rispettivamente, allo ione bicarbonato e carbonato. Ciascuna delle tre tappe successive che conducono all'instaurarsi dell'equilibrio finale, vale a dire l'idratazione dell'anidride carbonica, la dissociazione dell'acido carbonico a bicarbonato, e di quest'ultimo a carbonato, possiede una sua propria costante di equilibrio. Il valore di questa costante e la concentrazione totale dell'anidride carbonica determinano il valore del pH ad una data temperatura. In pratica, ci si avvale delle misure del pH e della concentrazione totale di anidride carbonica per determinare la concentrazione relativa a ciascuna delle specie molecolari su ricordate. Sarà sufficiente ricordare qui che a pH 7,0 il 20,8% dell'anidride carbonica totale è presente come CO_2 o come H_2CO_3 , il 79,2% come ione bicarbonato e soltanto lo 0,0026% come ione carbonato; a pH 8,5 è presente praticamente soltanto ione bicarbonato; a pH superiori acquista sempre più importanza lo ione carbonato (24,3% a pH 10) accanto allo ione bicarbonato; a pH anche lievemente acidi, è praticamente presente soltanto anidride carbonica.

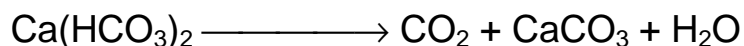
È utile ora riassumere in uno schema i vari termini impiegati in pratica per caratterizzare i singoli componenti dell'anidride carbonica totale:



La capacità dell'anidride carbonica di dar origine, idratandosi, ad un acido è un evento di estrema importanza, perché è la causa prima dell'effetto solubilizzante i metalli alcalino-terrosi proprio delle acque contenenti anidride carbonica. Ad esempio, il carbonato di calcio (CaCO_3) è molto poco solubile in acqua priva di anidride carbonica; ma se questa è presente si verifica un duplice effetto: da una parte la solubilizzazione del calcare ad opera degli ioni bicarbonato; dall'altra un considerevole aumento della quantità di anidride carbonica totale presente (soprattutto come bicarbonato di calcio) rispetto a quella che si sarebbe potuta sciogliere in acqua distillata a quella temperatura e pressione parziale del gas nell'atmosfera.

Questo processo prosegue fino al raggiungimento di un punto di equilibrio (dipendente dalla quantità di carbonato di calcio presente e dalla pressione parziale della CO_2 atmosferica, nonché dalla temperatura) che soddisfi la legge dell'azione di massa per tutti i singoli componenti del complesso sistema. Se, raggiunto il punto d'equilibrio, si esamina la composizione chimica dell'acqua, si reperiranno, accanto a tutti i componenti l'anidride carbonica totale ricordati all'inizio di questo capitolo, anche gli ioni Calcio, Ca^{++} (e nei laghi quantità variabili di cationi Li^+ , Na^+ , Mg^{++} e tracce di metalli pesanti; oltre a quantità variabili di anioni SO_4^- , Cl^-) in quantità stechiometricamente equivalente agli ioni bicarbonato e carbonato. Poiché, come si è visto è presente anche CO_2 , a questa anidride carbonica non combinata è stato dato il nome di **CO_2 di equilibrio**. In pratica può essere che essa sia determinabile solo con artifici particolari, o solo mediante il calcolo; tuttavia è importante essere avvertiti della sua reale presenza, perché se, ad esempio, essa viene allontanata dal sistema facendovi gorgogliare dell'azoto, precipiterà del carbonato di calcio finché non si sarà ristabilito l'equilibrio. Viceversa, un'acqua può contenere una quantità di CO_2 libera maggiore di quella di equilibrio; ad esempio quando quest'ultimo è stato raggiunto in presenza di quantità molto basse di calcare, oppure quando attraverso l'acqua si fa gorgogliare anidride carbonica pura. Questa anidride carbonica è definita **aggressiva** ed il termine sta ad indicare la sua capacità di sciogliere altro calcare con cui l'acqua che la contiene venisse a contatto.

Se si fa bollire acqua contenente bicarbonato di calcio, una metà dell'anidride carbonica totale si diffonde nell'atmosfera; l'altra metà precipita come carbonato di calcio;



La prima è detta **CO_2 semi-combinata** ad indicare che, pur essendo presente prima del riscaldamento come bicarbonato, può essere ancora, per così dire, resa disponibile; la seconda è definita **CO_2 legata** ad indicare il fatto

opposto (la disponibilità dell'anidride carbonica semi-combinata si potrebbe mettere in luce anche dimostrando la sua attitudine a neutralizzare una quantità equivalente di un qualsiasi alcali, ad esempio NaOH, mentre contemporaneamente precipita una quantità equivalente di carbonato di calcio).

È utile infine ricordare che generalmente l'anidride carbonica totale è in pratica determinata come **alcalinità totale**, titolandola volumetricamente con acidi forti fino al punto di viraggio dell'arancio di metile (pH tra 4 e 5) o con metodi conduttometrici. Spesso, soprattutto nella letteratura applicativa, il contenuto in carbonati di un'acqua è riportato come **durezza da carbonati**, valutabile in **gadi** di eguale valore ponderale, ma di diverso valore stechiometrico: gradi francesi, 10 mg di CaCO_3 per litro e per grado; gradi tedeschi, 10 mg di CaO per litro e per grado. La **durezza totale** di un'acqua è data invece dalla somma delle concentrazioni di tutti i metalli alcalino-terrosi presenti, senza tener conto del tipo di anione al quale essi sono legati. Come **durezza permanente** (così detta perché permane in soluzione anche dopo ebollizione, procedimento che, come si è visto, allontana praticamente tutta l'anidride carbonica, sia semi-combinata che legata) si intende infine la quantità di metalli alcalino-terrosi presenti quali cloruri e solfati.

Le proprietà solubilizzanti dell'acqua contenente anidride carbonica si manifestano di particolare importanza quando essa, circolando nel sottosuolo, viene a contatto con il carbonato di calcio che vi è contenuto, e che è uno dei costituenti più comuni dello zoccolo roccioso sottostante al terreno vegetale.

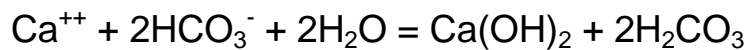
In questo essa si è arricchita di anidride carbonica proveniente dall'intenso catabolismo mineralizzante proprio del suolo, in quello si arricchisce di bicarbonati e carbonati, grazie appunto al suo alto tenore di CO_2 aggressiva.

Si è osservato che il contenuto in bicarbonati di un'acqua naturale dipende da due fattori: dal contenuto in carbonati (di calcio, magnesio, ecc.) dei terreni, e dalla quantità di anidride carbonica presente nell'acqua circolante in essi. Se in un'acqua che contenga bicarbonati in soluzione al punto di equilibrio (presente, quindi, soltanto l'anidride carbonica di equilibrio) per qualche motivo vi è perdita di anidride carbonica, si verificherà una precipitazione di carbonato di calcio, che ristabilirà l'equilibrio stesso. Il fenomeno si osserva spesso nelle sorgenti: l'acqua che ne sgorga, provenendo da regioni profonde, dove la pressione è più alta di quella atmosferica, si è infatti potuta arricchire di una maggiore quantità di anidride carbonica, e, conseguentemente, di bicarbonato di calcio. A contatto con la normale pressione atmosferica, può liberare una parte della CO_2 disciolta; si determina allora una precipitazione di carbonato di calcio, che ricopre di uno

straterello calcareo le pietre dell'alveo ed anche la vegetazione acquatica. È però da osservare che il tenore di bicarbonato talvolta supera di poco i valori di equilibrio alla pressione atmosferica, ed allora la reazione può svolgersi soltanto molto lentamente; così che non è infrequente trovare ruscelli e laghi sovrassaturi di bicarbonato.

Sovrassaturazione apparente si può invece osservare talvolta per la presenza nelle acque di particelle colloidali di carbonato di calcio; questo tipo di sovrassaturazione, a differenza del precedente, è permanente; lasciando l'acqua di questi laghi a pressione atmosferica anche per lunghi periodi di tempo, non si osserva precipitazione di sale.

L'acqua distillata, che contenga piccole quantità di anidride carbonica, ha un pH leggermente acido. Ciò è dovuto alla formazione degli ioni bicarbonato, per il meccanismo già ricordato. Se l'acqua, come è il caso dei laghi, contiene anche bicarbonato di calcio, si osserva che il pH acquista valori alcalini. Ciò è dovuto all'idrolisi del bicarbonato, secondo la



L'idrato di calcio e l'acido carbonico così formati si dissocieranno a loro volta; ma poiché la costante di ionizzazione dell'idrato di calcio è leggermente superiore a quella dell'acido carbonico, vi sarà un maggior numero di ossidrili rispetto agli idrogenioni, e l'acqua reagirà alcalina.

L'anidride carbonica contenuta nelle acque naturali di superficie, va incontro a perdite per cause sia fisiche che biologiche. Si ha, anzitutto:

- a) Utilizzazione della CO_2 nei processi fotosintetici delle alghe fitoplanctoniche e delle macrofite costiere.
- b) Formazione di concrezioni calcaree (carbonati di calcio e carbonati di magnesio) da parte di numerose specie acquicole: alghe, fanerogame sommerse, molluschi, alcuni insetti. In qualche caso, alla formazione di questo calcare si arriva direttamente come ad un prodotto di attività metabolica cellulare; in altri casi, sembra invece che si tratti di una precipitazione che avviene esternamente all'organismo, dovuta alla utilizzazione dei bicarbonati.

Le perdite di anidride carbonica attraverso questo meccanismo sono tutt'altro che di poca portata: si è dimostrato ad esempio che 100 kg (peso umido) di *Elodea canadensis* (una comune macrofita delle nostre acque dolci) precipita 2 kg di CaCO_3 nelle 24 ore di un giorno che abbia dieci ore di insolazione.

- c) Grandi quantità di anidride carbonica si perdono ancora per fatti meccanici di agitazione delle acque: a questa causa è in parte riconducibile la

stratificazione dell'anidride carbonica, verificandosi generalmente un aumento di quantità con la profondità.

Le cospicue quantità di anidride carbonica, che possono essersi accumulate nei grandi fondali, sono perse però ogni anno durante i periodi di piena circolazione.

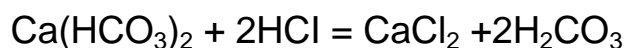
d) La concentrazione di anidride carbonica nelle zone più depresse del lago può giungere a tali valori da aversi persino liberazione di bolle gassose che risalgono alla superficie.

La concentrazione idrogenionica (pH) nell'acqua d'un lago è un elemento di giudizio molto importante non solo da un punto di vista chimico, ma anche perché è una delle condizioni ambientali che maggiormente influiscono nel determinare le possibilità di insediamenti floro-faunistici.

Abbiamo già visto gli effetti provocati sulla concentrazione idrogenionica, vale a dire sul pH, dalla presenza, di sola anidride carbonica o da quella di bicarbonato.

In termini sperimentali, si osserva che il pH dell'acqua distillata satura di anidride carbonica sta tra 4 e 5; quello dell'acqua contenente bicarbonati, fra 7 e 9.

L'effetto della presenza di bicarbonato nell'acqua dei laghi non si esaurisce però soltanto nel mantenere il pH a valori fisiologici; essi lo mantengono **permanentemente** (entro certi limiti) opponendosi alle sue variazioni che potrebbero essere indotte dall'aggiunta di acidi o di basi; è questo il ben noto **effetto tampone**. Se si aggiunge un acido forte ad una soluzione di cloruro sodico, il pH cade a valori inferiori a 7, proporzionalmente alla quantità di acido aggiunto. Se lo stesso esperimento si ripete in presenza di bicarbonati, s'osserva che la caduta, a parità di aggiunte di acido forte, è molto meno marcata. La reazione in questo caso può essere così descritta:



L'acido carbonico formatosi è un acido molto debole, poco dissociato, e quindi la concentrazione di idrogenioni sarà modesta, ed il pH subirà solo lievi spostamenti. Inoltre, come si è già visto, a determinati valori di pH l'acido carbonico sarà presente soprattutto come CO_2 , che può anche diffondere nell'aria. Soltanto quando la quantità dell'acido aggiunto eguaglia praticamente tutto il bicarbonato presente, cominceranno a restare disponibili nell'acqua ioni H^+ provenienti dall'acido stesso, e si osserverà un brusco abbassamento del pH. Un effetto tampone analogo si osserva anche per aggiunta di base forte:



Si osservi che in questo caso l'ossidrile aggiunto è stato neutralizzato da un protone dello ione bicarbonato, con formazione di acqua (naturalmente l'effetto tampone sarebbe più marcato se l'acqua in esame contenesse anche CO_2 aggressiva).

I sistemi contenenti in soluzione diluita ed in equilibrio carbonati e CO_2 hanno quindi la proprietà di contenere attorno a valori neutri la reazione dell'acqua, mascherando il reale valore dell'acidificazione o della alcalinizzazione, fino a quando resti disponibile bicarbonato in soluzione. Sull'importanza biologica dei sistemi tampone non è qui il caso di insistere: basti ricordare che gli esseri viventi sopportano solo variazioni di qualche decimo di unità pH nei loro liquidi interni.

Normalmente dunque il pH delle acque naturali si discosta poco da 7. Vi sono tuttavia ambienti in cui esso può toccare valori estremi; è il caso di alcuni laghi vulcanici, contenenti acido solforico libero, con pH 1,7; o di alcuni laghi chiusi, ricchi di soda, con pH 12. Valori inconsuetamente bassi si possono riscontrare in acque fortemente colorate di giallo-bruno per la presenza di sostanze organiche a carattere prevalentemente acido (così dette umiche), molto povere di sali inorganici; naturalmente in questo caso l'acidità è conseguenza della povertà in cationi.

Il pH tende ad avere una distribuzione verticale uniforme, con un leggero declino ipolimnico durante la stagnazione estiva. In Italia è noto tuttavia un caso eccezionale (Lago d'Orta) in cui le cadute verticali dei valori di pH assumono valore di monito, essendo da attribuirsi ad inquinamenti industriali.

Per concludere, ricorderemo che durante la stagnazione estiva, la curva di distribuzione verticale dell'anidride carbonica totale è spesso grossolanamente antitetica a quella dell'ossigeno. Ciò si può comprendere, ove si osservi che - a grandi linee - gli organismi fotosintetici vivono a livelli più alti degli organismi che respirano, i primi consumando anidride carbonica e svolgendo ossigeno, i secondi bruciando ossigeno e producendo anidride carbonica. È forse questo uno dei più chiari esempi della complementarità dei regni vegetale ed animale, ed al contempo dell'importanza che i due gas hanno per la vita sulla terra.

CALCIO E MAGNESIO

Come abbiamo visto, in generale, nei laghi di regioni non aride i bicarbonati ed i carbonati costituiscono la frazione anionica più importante; i cationi più abbondanti sono invece calcio e magnesio.

Il calcio è elemento essenziale per la massima parte delle piante verdi; il magnesio entra addirittura nella composizione della clorofilla e, inoltre, sembra che in molti casi possa funzionare da vettore del fosforo.

Tanto il calcio che il magnesio sono per lo più presenti come sali dell'acido carbonico e perciò tutte le condizioni che provocano il passaggio da bicarbonati a carbonati, con conseguente precipitazione, privano l'ambiente acquicolo di sostanze utilissime: calcio e magnesio da una parte e anidride carbonica dall'altra. Sembra infatti essere dimostrato che, a parità di tutte le altre condizioni, quanto maggiore è la quantità di calcio e di magnesio contenuta in un'acqua naturale, tanto maggiore ne è la produttività.

Entro l'ambito di una regione lacustre si può osservare, con una certa costanza, un determinato rapporto tra i contenuti di magnesio e di calcio: questo rapporto presenta però notevoli differenze passando da un distretto all'altro (così, mentre nei laghi del Wisconsin i contenuti di calcio e di magnesio stanno tra loro nel rapporto di 1:1, nei laghi della Germania del Nord il calcio, invece, è in grande eccesso rispetto al magnesio). Un rapporto opposto, per cui il magnesio superi grandemente il calcio, si era pensato potesse riuscire dannoso ad alcuni organismi acquatici: appunto al forte contenuto in magnesio dei laghi Tanganica e Kivu si era ascritta la mancanza di un popolamento a Cladoceri nei due laghi stessi. Sembra, però, che la concentrazione del magnesio nelle acque di questi due laghi sia inferiore a quella che sperimentalmente è tollerata dai Cladoceri, e, ancora di più, si sono rinvenuti Cladoceri in ambienti con concentrazioni di magnesio analoghe o superiori.

CLORURI E SOLFATI

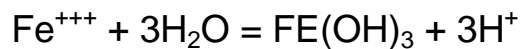
Il contenuto in cloruri di laghi di regioni non aride è molto piccolo, ad eccezione, naturalmente, dei laghi costieri. I valori medi si aggirano attorno al milligrammo per litro. I laghi, che ricevono acque pollute, possono avere un contenuto parecchio più alto. Per il cloruro di sodio non può essere notato in genere un evidente progressivo aumento delle concentrazioni rispetto alla profondità, ma, se mai, una modesta stratificazione inversa, con una più alta concentrazione per le acque epilimniche. Il contenuto in metalli alcalini, sodio e potassio, è generalmente parecchio superiore (10 mg/l) a quello dei cloruri. I predetti due cationi si rinvengono infatti più abbondanti legati all'acido carbonico, sotto forma di carbonati e bicarbonati.

I solfati hanno molto più importanza nelle acque interne che non i cloruri. Il contenuto medio si aggira sui 3-4 mg/l. Anche per i solfati non si può parlare di una stratificazione molto evidente. Come si è già detto, quando acqua di mare o acqua proveniente da una sorgente minerale ricca di solfati forma il monimolimnio di un lago meromittico, si trovano costantemente grandi quantità di idrogeno solforato; l'idrogeno solforato si originerebbe dalla riduzione dei solfati ad opera di batteri.

La fonte principale dei solfati sembra essere la decomposizione aerobica degli sfagni nelle acque costiere, dove il solfuro ferroso è ossidato a solfato ferrico, che idrolizza, dando una reazione acida, che è appunto tipica di questi ambienti.

FERRO E MANGANESE

La solubilità del ferro dipende essenzialmente dal pH del mezzo, e dal suo stato di ossidazione; questo, a sua volta è funzione del potenziale di ossido-riduzione del solvente. Poiché il potenziale ossido-riduttivo è insensibile alle variazioni di concentrazione dell'ossigeno, quando questo è presente anche in quantità molto modeste, il ferro comparirà nella sua forma più ossidata, trivalente (Fe^{+++}). Poiché, ai valori del pH più comuni nei laghi, vi è regressione della dissociazione ionica dei sali ferrici, a causa dell'idrolisi:



e gli ioni idrogeno sono neutralizzati dall'effetto tampone dei bicarbonati, per ragioni di equilibrio chimico sarà presente praticamente idrato ferrico (limonite), quasi insolubile.

Ciò comporterebbe una precipitazione massiva dell'elemento, al di sotto dei minimi necessari ai popolamenti planctonici per un normale sviluppo. Per contro, le osservazioni dirette hanno permesso di accertare nell'acqua di lago la presenza di quantità di ferro superiori a quanto prevede la teoria. Ciò è raggiunto in tre modi:

- 1) L'idrato ferrico può restare in sospensione nell'acqua o perché forma particelle colloidali estremamente fini, o perché adsorbito a particelle sospese.
- 2) Il ferro si accumula entro gli organismi planctonici, in tutte le forme possibili proprie ai protoplasmici viventi.
- 3) Il ferro forma complessi, molto stabili e solubili, con la sostanza organica disciolta nell'acqua dei laghi (vedi oltre).

Questa situazione è la regola nell'epilimnio, ma anche in tutto lo spessore dell'acqua, quando i laghi presentano curve dell'ossigeno ortograde (grandi laghi moderatamente produttivi; altri laghi in periodo di piena circolazione). Durante la stratificazione ed in presenza di curve dell'ossigeno clinograde, il potenziale ossido-riduttivo può restare invariato, con valori quindi nettamente positivi, anche se il deficit d'ossigeno nell'ipolimnio assume valori non trascurabili; in questi casi si osserva che alla superficie del sedimento permangono buone possibilità di ossidazione, ed il ferro rivela una distribuzione verticale omogenea, qualitativamente non distinguibile da quella

sopra descritta. Ma, se l'impoverimento dell'ossigeno ipolimnico procede oltre, il potenziale ossido-riduttivo a livello dei sedimenti si abbassa a valori nulli, spiccatamente riduttivi; il ferro sedimentario si riduce allo stato bivalente (Fe^{++}) e così, essendo l'idrato ferroso più solubile, Fe^{++} va ad arricchire le acque ipolimniche; anche il potenziale ossido-riduttivo dell'acqua si abbassa sensibilmente. Lo spessore di questo strato ipolimnico ricco di ferro ferroso e con valori di potenziale ossido-riduttivo molto ridotti risulterà tanto maggiore quanto più si estenderà, dal fondo verso il metalimnio, il deficit d'ossigeno. Con il ritorno di quest'ultimo nell'ipolimnio durante la successiva piena circolazione, il ferro si riossiderà, precipitando al fondo. Come si vede, è questo un vero e proprio ciclo, che si ripete periodicamente. Va notato che il periodo di piena circolazione consente un rifornimento di ferro anche all'epilimnio; parte di esso, pur se riossidato, potrà permanervi in sospensione, attraverso i meccanismi già ricordati.

Queste sono le condizioni più frequenti. Va però osservato che la distribuzione verticale del ferro può essere modificata da altri fattori, più evidenti in certi laghi. Ad esempio, in quei laghi in cui si ha, in corrispondenza del sedimento, abbondante produzione di acido solfidrico, il ferro precipiterà come solfuro, pur essendo l'acqua sovrastante fortemente riducente. Una particolare abbondanza di "sostanze umiche" nell'acqua può portare ad una coprecipitazione del complesso metallo organico. Ciò si verifica quando la quantità di ferro che passa in soluzione supera certi limiti ed il rapporto ferro-sostanze umiche oltrepassa un certo valore ottimale. Il complesso precipitato può essere decomposto ad opera dei batteri del fondo, che aggrediscono la sostanza organica; ne risultano sedimenti particolarmente ricchi di ferro, che si prestano allo sfruttamento minerario.

È anche necessario ricordare che il ferro dei laghi può essere metabolizzato da alcuni batteri, che vanno sotto il nome generico di "ferrobatteri". Questi micro-organismi vivono in acque estremamente povere di ossigeno, e sembra siano capaci di derivare il loro fabbisogno energetico dall'ossidazione del ferro ferroso a ferrico, che viene così precipitato. Altre specie sembra siano capaci di utilizzare il ferro ferrico di acque ben ossigenate nella costruzione di eleganti astucci (impregnati di idrato ferrico) entro i quali si sviluppano le colonie.

In acque ben ossigenate il contenuto in manganese è notevolmente più basso di quello del ferro. Il rapporto manganese-ferro può variare fra 1:1 a 1:10. Come per il ferro, si può avere una maggior concentrazione ipolimnica. Il ciclo del manganese ripete fondamentalmente quello del ferro; tuttavia, poiché il manganese è più facilmente riducibile che non il ferro, la regione di spiccato aumento delle concentrazioni è situata, per il manganese, ad un livello meno profondo che non per il ferro. In alcuni laghi sono stati trovati

strati con un altissimo contenuto in manganese (fino a 15 mg/l), generalmente situati nel metalimnio; la ragione di ciò non è sempre ben chiara, ma, in qualche caso almeno, si è potuta dimostrare la presenza di sorgenti sottolacustri con alto contenuto in manganese.

FOSFORO

Tra tutti gli elementi chimici importanti per il mondo biologico, il fosforo occupa una delle posizioni precipue, potendo essere considerato molto spesso un fattore limitante, poiché la sua concentrazione relativa negli organismi e nelle loro spoglie è molto più grande che non nel mondo inorganico. Esso è quindi uno dei pochi elementi che è relativamente molto più abbondante nel mondo vivente che non nell'universo inorganico nel suo insieme; e questa differenza è ancora più grande se si prende in considerazione la sola crosta terrestre che, a differenza del nucleo centrale, ha subito un notevole impoverimento in fosforo dall'epoca di comparsa dei viventi. L'azoto è probabilmente il solo altro elemento tanto importante per la produttività, e indirettamente per molti altri degli aspetti qualitativi e quantitativi del popolamento d'un lago, e benché molto più diffuso del fosforo, agisce anche spesso come fattore limitante perché la sua forma più accessibile, l'azoto atmosferico, è difficile da utilizzare.

È probabile che il fosforo partecipi ai cicli biologici soltanto in composti altamente ossidati (fosfati). Solo gli ortofosfati, e i loro derivati, meritano di essere presi in considerazione, perché le forme meta- e piro- vengono lentamente idrolizzate alla forma orto-. È opportuno inoltre distinguere varie forme di fosforo, presenti tutte nelle acque o sedimenti lacustri, vale a dire: **fosfato solubile**, cioè ortofostato disciolto in acqua; **fosfato acido-solubile**, vale a dire prevalentemente fosfato ferrico o di calcio, presente in sospensione o adsorbito a particelle sospese; **fosfato solubile organico** (e colloidale), costituito da composti organici contenenti fosforo non meglio identificati, ma comunque ben solubili in acqua; infine **fosfato organico particolare**, costituito dal P legato in qualche modo a sostanze organiche presenti in acqua in sospensione (vedi sostanza organica).

Va subito precisato che in media le somme delle due forme di fosfato reperibili nell'acqua dei laghi, inorganico ed organico, stanno fra loro nel rapporto 12:88, con prevalenza quindi del fosforo organico.

I fosfati sono soggetti a variazioni stagionali ed a stratificazioni verticali della loro concentrazione; in generale si osserva che i fosfati solubili scompaiono o sono presenti solo in tracce nelle acque epilimniche al principio dell'autunno, per il consumo fattone dagli organismi pelagici e litoranei vivacemente riprodottisi durante l'estate. Per contro, si ha un progressivo aumento nell'ipolimnio durante la stagnazione estiva. Il fosforo disponibile è

utilizzato con estrema attività dagli organismi viventi, ma è anche continuamente sottratto dagli organismi morti che vanno sedimentandosi sul fondo. Qui tuttavia il fosforo è di nuovo liberato dalle attività batteriche, per cui può tornare in soluzione. Il ritorno alle acque ipolimniche è tuttavia condizionato dagli spostamenti verticali del ferro entro la massa d'acqua e quindi, in definitiva, dalle condizioni ossido-riduttive dell'ipolimnio e dalla concentrazione d'ossigeno che vi è presente.

Quando si ha un efficiente livello ossidativo subito al di sopra dello strato riducente sedimentario, l'ortofosfato resta adsorbito al sedimento come sale ferrico, insolubile. Col progredire stagionale, in molti laghi, del deficit ipolimnico d'ossigeno, e l'estendersi verso gli strati superiori dell'ipolimnio di potenziali ossido-riduttivi nulli o molto bassi, fosfato (terroso) diffonderà nell'acqua tanto più quanto più ampia è la diffusione del ferro (ed eventualmente del manganese). In quei laghi infine in cui le condizioni riducenti ipolimniche sono accentuate dalla produzione di acido solfidrico, l'ortofosfato, contrariamente ai cationi che precipitano come solfuri metallici, acquisterà ancor maggiore mobilità, e quindi si avrà un ulteriore arricchimento ipolimnico di P.

Nei laghi quindi, che presentano curve dell'ossigeno clinograde, la produttività causa elevati deficit d'ossigeno ipolimnici, ma consente altresì un continuo rifornimento di fosforo e ferro mediante i processi qui riferiti; per contro, nei laghi profondi, moderatamente produttivi, (come nei mari e negli oceani) con curve dell'ossigeno ortograde permanenti tutto l'anno, vi sarà un incessante depauperamento di fosfati che, assimilati nelle acque epilimniche dagli organismi pelagici, con questi sedimenteranno al fondo dopo la loro morte. Il lago, in questi casi, è strettamente e continuamente dipendente per il suo rifornimento in fosforo dalle rocce che costituiscono il suo bacino imbrifero. Questa, ad ogni modo, è la fonte comune, che interessa tutti i laghi: sono da attendersi quindi differenze nel contenuto di fosforo su base regionale. Così, ad esempio, i laghi dei Paesi Baltici contengono una quantità di fosfati solubili (0,047 mg/litro = media), che è approssimativamente dieci volte superiore a quella dei laghi del Nord America e del Giappone. È stato osservato inoltre che i valori medi annui del contenuto in fosforo in ambienti di regioni diverse sta in buon accordo con il contenuto medio annuo di clorofilla degli stessi ambienti (inteso come indice di capacità produttiva); da ciò deriva appunto la, nozione del fosforo inteso come fattore limitante.

Ricerche con fosforo radioattivo ³²P

Il ciclo del fosforo è stato ulteriormente delucidato da recenti studi compiuti in alcuni laghetti degli Stati Uniti e del Canada impiegando ³²P, radioattivo.

Somministrando il tracciante come ortofosfato alle acque epilimniche, si è visto che l'elemento scompare da esso molto rapidamente, perché viene incorporato sia dalle comunità pelagiche (e con queste rapidamente cade al fondo, dopo la loro morte) sia da quelle rivierasche, che lo ricedono direttamente all'epilimnio man mano che, morendo, vanno incontro alla putrefazione autolitica e saprobica. Si è così potuta dimostrare una migrazione verticale dell'elemento, dall'epilimnio fotosintetico all'ipolimnio e al sedimento; ed un movimento orizzontale, che assicura il rifornimento epilimnico durante il periodo di stratificazione. Si è inoltre osservato che, in laghi stratificati, l'ipolimnio si arricchisce dell'elemento che man mano gli giunge dall'epilimnio o si solubilizza nel sedimento con i meccanismi già ricordati, ma che la ridistribuzione verticale inversa, dall'ipolimnio, verso l'epilimnio, non è possibile. La distribuzione entro l'ipolimnio avviene anche per spostamenti orizzontali, con meccanismi analoghi a quelli ricordati per spiegare l'instaurarsi di curve eterograde negative (vedi ossigeno). Un terzo processo molto interessante messo in luce da queste ricerche riguarda la capacità produttiva, che viene esaltata immediatamente dopo l'immissione del fosforo, per ritornare poi ai valori consueti del lago: è ragionevole perciò dedurre che il ciclo del fosforo in un lago è un processo altamente coordinato ed auto-regolato.

SILICATI

La silice è necessaria in quantità rilevante alle Diatomee, ai poriferi (*Spongilla*), ed anche, in minore quantità alle Crisomonadine per la formazione del guscio della spora. La silice si può trovare nelle acque dei laghi sotto tre distinte forme: solubile, colloidale e insolubile o sospesa (frustoli di Diatomee e fine detrito minerale).

In generale, sembra che le Diatomee controllino le quantità di silice. Infatti, normalmente, notevoli quantità di silice sono presenti in inverno e queste quantità si riducono massivamente in primavera, periodo nel quale si ha una grande fioritura di Diatomee. Durante l'estate il contenuto di silice può risalire di nuovo, fino a che una nuova fioritura (autunnale) riabbassa di nuovo tale valore. La distribuzione verticale dei silicati durante la stagnazione estiva è spesso non evidente nei grandi laghi, ma nei piccoli ambienti, con curve di ossigeno clinograde, si può avere un considerevole aumento nell'ipolimnio, con un massimo all'inizio della circolazione autunnale. Si è spesso riscontrato un minimo di silice a livello del metalimnio e in corrispondenza di banchi di Diatomee situati allo stesso livello.

La rigenerazione dei silicati nelle quantità consuete tipiche di ogni ambiente, è ottenuta probabilmente da decomposizione batterica nei fanghi di fondo.

In laghi tenuti continuamente agitati dal vento, argilla colloidale può trovarsi permanentemente sospesa in seno alle acque. In tali laghi si ha ordinariamente (almeno quando i quantitativi di silice colloidale sono notevoli) un plancton e un popolamento ittico molto poveri, parzialmente per la limitazione della profondità alla quale la radiazione può giungere; ma anche per una azione nociva di ordine meccanico che tali materiali colloidali esplicano, intasando gli epiteli respiratori.

AZOTO

L'azoto si ritrova nelle acque, sia in composti, sia come gas libero disciolto. Esso giunge alle acque dei laghi principalmente con l'acqua di pioggia, la quale nell'atmosfera si carica di gas, ioni nitrici ed ammoniacali, che nell'atmosfera stessa, sono presenti grazie alle sintesi ivi operate a spese dei gas elementari, sotto l'influenza di scariche elettriche; altre fonti di azoto combinato nell'atmosfera sono i processi putrefattivi che si svolgono alla superficie del terreno, i gas vulcanici, ecc. Determinazioni compiute in più luoghi della superficie terrestre nelle nostre latitudini mostrano che l'acqua di pioggia può portare al terreno azoto nitrico e azoto ammoniacale nella misura media annua di 700 mg per m², vale a dire 7 kg per ettaro, il che rappresenta una quantità non trascurabile. Altre fonti di azoto per le acque di un lago sono rappresentate dalle acque di drenaggio del bacino imbrifero che disciolgono e portano al lago i composti solubili organici e inorganici che si trovano nel terreno umido; e ancora dalla fissazione diretta dell'azoto gassoso disciolto da parte di batteri insediati nelle acque lacustri.

A causa della loro relativamente bassa concentrazione e della loro utilizzazione da parte degli organismi, i composti inorganici dell'azoto mostrano un forte ambito di variabilità di valori nei diversi ambienti:

azoto-nitrati	1 - 600 gamma/litro
azoto-nitriti	0,1 – 50 gamma/litro
azoto-ammoniaca	5 – 50 gamma/litro

Il ciclo dell'azoto

I composti inorganici dell'azoto sono una delle pietre costruttive impiegate dai vegetali nella formazione delle complesse molecole proteiche delle loro strutture, dalle quali, a loro volta, il mondo animale deriva il proprio fabbisogno di azoto. Tuttavia, i vegetali non possono utilizzare l'azoto contenuto nei suoi composti più complessi, ed è così che i complessi composti azotati costituenti i protoplasmici, sia vegetali che animali, devono essere scissi, alla morte degli organismi, in composti chimicamente molto più semplici, perché l'azoto in essi contenuto possa essere utilizzato dai vegetali.

Ciò è anche vero per i prodotti di escrezione. Tale decomposizione è assolta prevalentemente dall'attività di batteri proteolitici.

Il processo di decomposizione comporta una serie di gradini a livello di ognuno dei quali si svolge l'attività di batteri capaci di diverse funzioni. I primi stadi di queste trasformazioni non sono completamente conosciuti, ma si sa che ne derivano alla fine amminoacidi e composti azotati inorganici (sali di ammonio, nitriti, nitrati). Questi composti (gli amminoacidi non in modo completo) possono essere utilizzati direttamente dai vegetali per il loro fabbisogno di azoto.

Descriveremo il ciclo, partendo dalle grandi e complesse molecole proteiche dei tessuti vegetali ed animali, che vengono demoliti in sempre più semplici prodotti, contenenti azoto.

Il ciclo è composto di cinque passaggi conosciuti come: a) produzione di ammoniaca, b) produzione di nitrati, c) assimilazione dell'azoto, d) riduzione dei nitrati ed e) fissazione dell'azoto.

Produzione dell'ammoniaca

Si sa con sicurezza che l'ammoniaca è un prodotto sempre presente nei processi di degradazione del materiale organico. Vi sono numerosi passaggi e differenti sottoprodotti coinvolti in questi processi di demolizione, tra i quali importanti gli amminoacidi; alcune specie di batteri hanno la funzione di staccare i gruppi NH_2 degli amminoacidi. In soluzioni deboli, l'ammoniaca può già a questo punto essere utilizzata e l'azoto direttamente assimilato dalle Diatomee, come si sa avvenire anche per piante superiori. Risulta anzi che l'azoto ammoniacale è una delle più importanti sorgenti di azoto per le alghe unicellulari.

L'ammoniaca nelle acque lacustri è però sempre presente in piccole quantità e la sua distribuzione e concentrazione hanno anche il significato di indicare il luogo e l'intensità della decomposizione organica.

Produzione di nitrati

Il completo processo di nitrificazione include la formazione dell'ammoniaca e dei nitriti prima, e quindi dei nitrati. Gli organismi capaci di trasformare l'ammoniaca in nitriti sono *Nitrosomonas* e *Nitrosococcus*; questi organismi sono completamente autotrofi, provvedendo il carbonio con l'assimilazione di anidride carbonica e utilizzando il processo di ossidazione da ammoniaca a nitriti come fonte di energia necessaria ai loro processi vitali. Questa ossidazione avviene principalmente in due regioni: sul (o presso il) fondo delle acque costiere, e anche in pelago in associazione alle spoglie di organismi planctonici morti (tanatoplancton). L'ossidazione dell'ammoniaca a

nitriti può anche avvenire come processo fotochimico, per diretta azione della radiazione ultravioletta nei più superficiali strati d'acqua.

Un altro gruppo di batteri (*Nitrobacter*) provvede all'ulteriore processo ossidativo, vale a dire al passaggio da nitriti a nitrati. Anche qui la sorgente di carbonio è l'anidride carbonica, e l'energia del processo deriva dall'ossidazione dei nitriti.

Assimilazione dell'azoto

Il processo di assimilazione dell'azoto è principalmente una funzione vegetale: macrofite rivierasche, fitoplancton, alghe bentoniche ed anche batteri. Le sorgenti di azoto utilizzate dalle piante per la costruzione dell'azoto aminico del protoplasma sono: gli amminoacidi, l'ammoniaca, i nitrati ed i nitriti. Non è ancora chiaro quale dei tre composti inorganici sia preferito dal fitoplancton come sorgente di azoto, ma osservazioni in natura mostrano che possono essere utilizzati anche simultaneamente. Nei periodi in cui la produttività vegetale è minore, i processi che portano alla formazione dei nitrati possono accumulare un relativamente grande quantitativo di azoto nitrico, e, quando si ha la fioritura algale, se ne verifica un consumo molto cospicuo, e che può essere anche totale. Le alghe planctoniche e le macrofite, che si sono venute accrescendo anche a spese dell'azoto assimilato, possono concludere il loro ciclo vitale o morendo spontaneamente o divenendo oggetto di cattura da parte di animali fitofagi. Nel primo caso la spoglia del vegetale sarà attaccata dai batteri demolitori e azoto utilizzabile dai vegetali verrà presto rimesso in ciclo, nel secondo caso azoto organico verrà messo a disposizione del mondo animale e ritornerà in ciclo più tardi, sempre per intervento di attività batteriche. Tuttavia, date le costanti perdite, che si hanno ad ogni passaggio dal mondo vegetale a quello animale (animali fitofagi) ed entro il mondo animale (animali carnivori) il ciclo verrebbe a fermarsi per carenza di materiali utilizzabili, se non vi fosse una disponibilità di azoto sempre maggiore, retrocedendo negli anelli della catena alimentare: - predatori - fitofagi - alghe.

Riduzione dei nitrati e denitrificazione

Anche nelle acque, come nel terreno vegetale, sono presenti batteri denitrificanti e riduttori di nitrati, che operano in modo opposto ai batteri nitrificanti. Si può avere il passaggio da nitrati a nitriti e da nitriti anche ad azoto. Questo ultimo passaggio rappresenta normalmente una reale perdita dell'azoto sfruttabile nell'ambiente (a meno che esso non sia utilizzato direttamente dai batteri azoto-fissatori). Si può però ritenere che questo processo non sia molto importante: infatti, la distribuzione dell'azoto gassoso disciolto anche in ambienti profondi è sempre molto uniforme.

L'azione dei batteri denitrificanti sembra soprattutto vivace a quei livelli e in quegli ambienti, nei quali si ha scarsità di ossigeno disciolto: i nitrati vengono utilizzati appunto come sorgente di ossigeno. È nota, però, la loro presenza anche in ambienti con normali contenuti di ossigeno disciolto.

Fissazione dell'azoto

Anche in acqua, come in terra, sono stati ritrovati germi capaci di fissare direttamente l'azoto atmosferico. Questi batteri sarebbero soprattutto frequenti in acque costiere, e molto spesso vivono in simbiosi con alghe. L'ampiezza della loro attività di fissazione dipende da numerosi fattori ecologici, tra i quali il più importante è la quantità delle sostanze azotate a loro disposizione, poiché la fissazione dell'azoto non è per essi un processo obbligatorio, ma solo facoltativo. In certo modo intervengono provvidamente a fissare azoto atmosferico, quando il contenuto di azoto utilizzabile disciolto nell'acqua cala a valori troppo esigui.

Anche alcune specie di Cianofite sono capaci di una funzione azotofissatrice.

Distribuzione verticale e variazioni stagionali dell'azoto

In generale, l'andamento della concentrazione dell'ammoniaca nei vari tipi di laghi e nelle varie stagioni, richiama quello proprio al ferro ferroso, al fosforo ed ai silicati.

Nei laghi chimicamente ben stratificati, con curve clinograde ben sviluppate e bassi valori di potenziale ossido-riduttivo, l'ammoniaca si accumula nell'ipolimnio, non più trattenuta dal sedimento. Contribuisce inoltre all'accumulo il venir meno del processo di nitrificazione, a causa dell'impovertimento estremo dell'ossigeno di queste acque. Quando l'ossigeno torna a distribuirsi nel lago, col sopraggiungere della piena circolazione, anche l'ammoniaca entra in circolazione e tende a distribuirsi uniformemente nel lago. Contemporaneamente sono riattivati nell'ipolimnio i processi di nitrificazione, che nel lago stratificato s'erano potuti mantenere solo nelle acque epilimniche ossigenate. I processi di nitrificazione sembrano tuttavia più vivaci durante l'inverno; per contro, i processi di riduzione dei nitrati possono svolgersi durante tutto l'anno, perché non sono legati alle variazioni d'ossigeno nell'acqua, e sembrano comunque più attivi nei periodi estivi.

L'ammoniaca è, in parte almeno, adsorbita alle particelle sospese ed al detrito. Non è tuttavia improbabile che essa formi ammidi con la sostanza organica solubile, che è particolarmente ricca di gruppi carbossilici. La nitrificazione dell'ammoniaca avverrebbe comunque a carico dell'ammoniaca adsorbita; "*conditio sine qua non*" affinché i batteri nitrificanti possano esplicare la loro attività sembrerebbe essere la presenza del supporto dato

dalle piccole particelle in sospensione. Si deve tuttavia tener presente che lo studio sperimentale delle proprietà fisiologiche dei *Nitrosomonas* e *Nitrobacter* è uno dei problemi più ardui che la microbiologia abbia mai dovuto affrontare.

LA SOSTANZA ORGANICA

L'acqua dei laghi contiene, in **sospensione** ed in **soluzione vera** o **colloidale**, quantità variabili, ma generalmente molto modeste, di sostanze organiche. Non esiste un limite netto di demarcazione fra sospensoidi e soluti; ai primi, comunque, si ascrivono le particelle solide più o meno figurate, costituite da spoglie ed escrementi di organismi planctonici, bentonici e rivieraschi ed il detrito che ne deriva. Più arduo il riconoscimento delle sostanze in soluzione vera o colloidale, a causa di difficoltà analitiche quasi insormontabili.

Naturalmente anche nei sedimenti è presente sostanza organica che al lago appartiene. Qui i valori di concentrazione sono in media compresi fra il 5 ed il 20 per cento del peso secco, per quanto valori oltre il 50 per cento non siano eccezionali. Le correlazioni strutturali, genetiche e funzionali fra sostanza organica sedimentaria e disciolta in acqua sono molto interessanti, ma ancora poco conosciute.

Determinazione quantitativa della sostanza organica

Poiché ben poco è noto sulla reale natura chimica della sostanza organica sedimentaria e disciolta nelle acque dei laghi e poiché quest'ultima è così scarsa (qualche mg per litro, con valori estremi compresi fra 1 e 50 mg), che il riconoscervi composti strutturalmente definibili è estremamente difficile, la sostanza organica lacustre viene consuetamente determinata globalmente o, nel migliore dei casi, per grandi gruppi.

Le determinazioni possono essere fatte sull'acqua non filtrata, includendovi quindi anche gli organismi planctonici; oppure su acqua filtrata (filtri-membrana, con pori di diametro inferiore al micron) con esclusione quindi dei planctonti, dei batteri e del detrito.

La sostanza organica **totale** può essere determinata come segue:

a) Si determina la perdita di peso da calcinazione del residuo secco, ottenuto evaporando tutta l'acqua. Occorre introdurre una correzione per l'anidride carbonica persa durante la calcinazione e presente come carbonato nel residuo secco ed essere avvertiti della difficoltà di ottenere quest'ultimo ad uno stato realmente anidro.

- b) Si determina, in condizioni standard rigorose ma arbitrarie, la quantità di taluni agenti ossidanti (permanganato di potassio, sali di cerio, acido cromico) che viene ridotta nell'ossidare la sostanza organica presente. Questo procedimento, indicato anche col termine di ossidabilità, richiede l'adozione di opportuni fattori di conversione che non hanno lo stesso valore nei diversi ambienti.
- c) Si determina il carbonio organico per combustione e l'azoto totale col metodo di Kjeldahl o con metodi equivalenti, previa estrazione eterea e determinazione dell'estratto etereo.

Anche in questo caso sono necessari fattori di conversione, che consentono tuttavia valutazioni molto approssimate. Si ammette che tutto l'azoto così determinato sia proteico; che le proteine, calcolate dai valori ponderali di N_2 col consueto fattore 6,25, contengano il 52% di carbonio. Si può allora per differenza valutare il carbonio da attribuire ai carboidrati, sostanze umiche ecc., di cui esso costituirebbe il 45% in peso.

Origine della sostanza organica

La sostanza organica lacustre può originarsi *in situ*, espressione dei processi metabolici, sintetici e litici, che si svolgono ad opera di tutti gli organismi acquatici, oppure a carico delle loro spoglie (lisi post-mortale); si parla, in tal caso, di **sostanza organica autoctona**. Può invece esservi giunta dall'esterno (sciolta o sospesa nelle acque affluenti, che se ne sono arricchite nel terreno a copertura vegetale, oppure dall'atmosfera in forma di pollini, foglie, ecc.) e permanervi come tale o più o meno modificata, e si parla allora di **sostanza organica alloctona**. La distinzione è importante, perché quest'ultima rappresenta un apporto esterno di sostanze che possono incidere sull'economia del lago, sia in quanto vettrici di energia chimica utilizzabile, sia perché possono essere funzionalmente molto attive, come si preciserà in seguito. Una valutazione esatta delle concentrazioni relative delle due componenti è impossibile; si sono dimostrati d'una certa utilità a tal riguardo alcuni indici indiretti quali il rapporto area del bacino imbrifero/area del lago, il rapporto C:N ottenuto determinando il carbonio e l'azoto totali, o l'intensità della colorazione giallo bruna delle acque naturali (vedi proprietà ottiche dei laghi).

Natura della sostanza organica lacustre

Le conoscenze al riguardo sono sfortunatamente modeste e frammentarie, e solo nell'ultimo decennio è stato registrato qualche successo con l'impiego di metodi analitici più moderni e sensibili (cromatografia, spettrofotometria nell'infrarosso, dosaggi microbiologici, ecc.). L'elenco dei composti chimici

semplici più noti individuati nei sedimenti e nelle acque ripete, a grandi linee, quello comune a tutti gli esseri viventi: ben 25 diversi amino acidi, nove monosaccaridi, numerosissimi acidi grassi, alcuni acidi del ciclo di Krebs, e molti altri ancora. Ma è più significativo sottolineare il fatto che questi composti semplici sono reperibili solo in minute quantità allo stato libero; per lo più sono legati in forme molto complesse, alcune (quantitativamente più importanti) con struttura del tutto peculiare e che si ritrovano nell'acqua e nei sedimenti dell'idrosfera, o nel suolo a copertura vegetale, ma non mai negli organismi viventi. Sembrerebbe quindi, per quanto è dato fino ad oggi sapere, che mentre una parte della sostanza organica rappresenta meramente i prodotti di escrezione, secrezione e degradazione degli organismi da cui deriva, un'altra parte, quantitativamente predominante, possieda una struttura sua propria, forse autoregolata secondo linee metaboliche che conducono a strutture e sistemi ben definiti, e che favorisca determinate funzioni piuttosto che altre, anche se queste funzioni si celano sotto molte incertezze ed oscurità.

Alcune delle sostanze organiche reperite sono state oggetto di studi più attenti, e meritano quindi una trattazione più particolareggiata.

Le **sostanze colorate dell'acqua** note anche col termine di sostanze umiche (per analogia con quelle molto simili che costituiscono la maggior parte dell'humus del terreno) sono miscele di composti di color giallo-bruno, fluorescenti, con elevato rapporto C:N. Alcune hanno peso molecolare molto alto, e sono quindi colloidali. Si ritiene che all'acqua giungano o con le acque degli affluenti, o dal sedimento. Trattandosi di miscele eterogenee, si possono frazionare a seconda della loro solubilità a pH acidi, o mediante dialisi, o con solventi organici, oppure cromatograficamente. Alcune delle frazioni così ottenute sembrano costituite da prodotti di condensazione fra sostanze aromatiche molto ossigenate (polifenoli) e protidi e glucidi. Altre, ben solubili in etere o acetato d'etile, sembrano essere costituite da alcuni acidi dicarbossilici a basso peso molecolare, non contenenti azoto, forse aromatici. Quasi tutte presentano la rimarchevole proprietà di formare complessi con metalli pesanti (soprattutto ferro e rame) con modalità non ancora sufficientemente chiarite, ma probabilmente diverse per ogni tipo di composto. La precipitazione del metallo è allora impedita anche in condizioni sfavorevoli alla sua solubilità (pH neutro o alcalino); è questo un effetto di grande significato ecologico, perché garantisce agli organismi acquatici un'adeguata disponibilità di metalli necessari all'accrescimento.

I **composti organici azotati** dell'acqua dei laghi sono in buona percentuale costituiti da protidi. È stata accertata inoltre, accanto alla presenza di minime quantità di numerosissimi aminoacidi liberi, come si è accennato poco fa, quella di quantità maggiori di aminoacidi chimicamente combinati fra loro e

con ogni probabilità con sostanze organiche non proteiche (carboidrati e sostanze gialle polifenoliche). Questo ultimo gruppo costituisce una categoria eterogenea, che in adatte condizioni sperimentali va incontro a precipitazione frazionata. Si ritenne quindi in passato che fosse costituito da peptidi e da proteine.

Questa distinzione non è più accettabile; tuttavia lo studio delle variazioni stagionali e delle diversità di concentrazione nei vari laghi di questi tre gruppi di sostanze contenenti aminoacidi, ha consentito rilievi interessanti. Ad esempio si è osservato che l'azoto aminico totale (aminoacidi liberi + "peptidi" + "proteine") nei vari laghi aumenta con l'aumentare della loro capacità produttiva, ma fino ad un certo limite, oltre il quale la concentrazione resta costante, per alto che sia il livello produttivo. L'azoto aminico dei soli aminoacidi liberi ha un comportamento analogo, ma la soglia di produttività limite viene raggiunta a valori molto più bassi.

Poiché l'ossidazione degradativa della sostanza organica è in gran parte devoluta ai batteri, si può ammettere che l'attività di questi, al di sotto di un certo valore di concentrazione dell'azoto aminico, sia proporzionale alla quantità di sostanza organica autoctona che un lago può mettere a loro disposizione in virtù della sua capacità produttiva. Ma oltre un certo valore limite di questa capacità e quindi dell'azoto aminico totale disponibile, l'attività batterica viene esaltata e la proporzionalità non più rispettata. Si comprende quindi come nei laghi fortemente produttivi vi sia un elevatissimo consumo d'ossigeno ed un rigoglioso fiorire di batteri; e come questo effetto si osservi anche in quei casi in cui l'incremento della sostanza organica è dovuto ad inquinamenti urbani e non ai processi produttivi propri del lago.

È infine interessante far presente che alcune Cianofitiche in coltura pura producono notevoli quantità di peptidi reperibili nel mezzo. Questi peptidi formano complessi, stabili e solubili, con metalli pesanti e con lo ione fosfato. Ricordando quanto sopra detto sull'importanza ecologica di tali complessi, si rileva quanto utile sia questa particolare attività nella economia dell'ambiente limnico, sempre che tale comportamento sia conservato in natura.

Nell'acqua di lago sono state reperite, minime ma non trascurabili, quantità di **vitamine**: cianocobalamina (B_{12}); tiamina (B_1); biotina (H); niacina (acido nicotinico). Poiché in ricerche di laboratorio è stato dimostrato che alcune specie di alghe (oltre che i batteri e gli zooplanctonti) necessitano, per uno sviluppo normale, di trovare preformate una o più di queste vitamine nel mezzo culturale, la presenza di vitamine nelle acque dell'idrosfera acquista un significato di grande interesse. È intuitivo infatti che l'insediamento di talune specie potrebbe essere condizionato dalla presenza o meno di questi o altri fattori d'accrescimento. Non è escluso che lo stesso fenomeno delle successioni (vedi oltre) trovi, nella presenza o assenza di determinati

composti organici, parte almeno della sua spiegazione. Questa ipotesi è corroborata dalla dimostrazione che in acque naturali si possono reperire fattori **antibiotici** che agiscono eterospecificamente o intraspecificamente, a tutti i livelli della catena ecologica; quelli batterici ed algali sono i più noti e studiati. Nulla si sa comunque della loro natura chimica.

Infine, è stata postulata la presenza di particolari **sostanze odorose** le quali sarebbero responsabili di particolari comportamenti degli organismi acquatici. Alcuni pesci (salmoni, ad esempio) potrebbero discriminare l'odore caratteristico di alcuni fiumi, ed esserne orientati durante le loro migrazioni di ritorno dall'ambiente marino.

Funzione delle sostanze organiche lacustri

Nei paragrafi precedenti sono state esposte alcune delle più importanti funzioni attribuibili alla sostanza organica: vitaminica, antibiotica, solubilizzante i metalli pesanti, determinante il comportamento degli organismi acquatici.

L'interazione di questi fattori ad azione oligodinamica (vale a dire di sostanze che producono grandi effetti biologici a concentrazioni quasi irrilevanti) potrebbe essere una delle cause più importanti nel determinismo delle caratteristiche delle biocenosi acquatiche, attraverso un meccanismo di competizione non predatoria. La composizione dei popolamenti pelagici o bentonici, le loro successioni, le improvvise esplosioni di vita da parte di singole specie che rapidamente divengono predominanti sulle altre, potrebbero essere regolate "via" questi mediatori chimici, analogamente a quanto avviene in un individuo singolo, durante la sua esistenza.

Ma la sostanza organica disciolta o sospesa nel lago può essere anche fonte di alimento per gli organismi acquatici. Può fornire azoto, carbonio, ossigeno ed energia chimica a quelle specie zooplanctoniche che, secondo teorie non da tutti accettate, possono nutrirsi non solo del detrito, ma anche della sostanza organica soluta assorbendola direttamente dall'acqua.

Alghe atte ad utilizzare in coltura pura aminoacidi o monosaccaridi come unica fonte di carbonio e azoto, nutrendosi eterotroficamente, sono note; è tuttavia probabile che l'eterotrofia sia, in questi casi, solo occasionale. Vi sono tuttavia condizioni ambientali particolari in cui la nutrizione eterotrofica a spese della sostanza organica disciolta nell'acqua sembra essere l'unica alternativa anche per i produttori primari: è il caso di fitoplanctonti, per lo più minutissimi, che popolano laghi d'alta montagna o delle regioni sub-polari, coperti per lunghi periodi dell'anno da uno spesso strato di ghiaccio e neve.

Poiché in queste condizioni l'energia solare non può raggiungere gli organismi fotosintetici, e poiché le loro attività vitali permangono egualmente,

l'ipotesi d'una diretta utilizzazione della sostanza organica sembra accettabile.

Infine, la sostanza organica è l'alimento più importante dei batteri, che da essa traggono il loro fabbisogno energetico e qualitativo. L'utilizzazione ad opera dei batteri, soprattutto di fondo, avviene in via ossidativa, con mineralizzazione completa di una importante aliquota della sostanza organica messa a loro disposizione dalle attività produttive primarie e secondarie degli strati epilimnici. Gli organismi planctonici hanno vita breve; subito dopo la loro morte, inizia il processo di mineralizzazione della sostanza organica autoctona cui le loro spoglie danno origine. Come prodotti finali, i batteri immetteranno nell'ambiente anidride carbonica, sali inorganici, nitrati e ammoniaca, restituendo ai produttori primari quelle molecole semplici, senza le quali non sarebbe possibile alcuna forma di vita.

IL POPOLAMENTO DELLE ACQUE INTERNE: GENERALITÀ

Per comprendere il significato delle condizioni ambientali, nelle quali un organismo acquatico svolge le sue funzioni vitali, è utile mettere in evidenza le sostanziali differenze che l'ambiente acquatico presenta in confronto con l'ambiente sub-aereo, nel quale noi viviamo.

Anzitutto, la densità. Mentre la densità dell'acqua è uguale a un grammo/cm³ alla temperatura di massima densità (3,98 °C) e si modifica in diminuzione a tutte le altre temperature, nell'ambito però sempre della terza decimale, la densità dell'aria, normalmente umida, è uguale a circa 0,0012 grammi/cm³: pertanto, l'acqua dolce ha una densità quasi 850 volte superiore a quella dell'atmosfera. Ciò determina nel mondo acquatico due fondamentali conseguenze:

- La molto minore esigenza funzionale di un apparato scheletrico o, più generalmente parlando, di strutture portanti: si confronti la diversa capacità meccanica di sostegno dello scheletro di un pesce con quella di un mammifero - ed anche di un uccello - di analoga massa corporea, o di una pianta acquatica (*Potamogeton*, *Anacharis*) con quella di una graminacea.
- La forte densità dell'acqua vi permette un tipo di popolamento, il plancton in genere, costituito da organismi vegetali ed animali dotati di scarse o nulle capacità di movimento e che vivono sospesi e librati a mezz'acqua in quanto la loro densità media non differisce sostanzialmente da quella dell'acqua circostante.

Questa situazione di vantaggio, che la maggiore densità dell'acqua indubbiamente determina, ha però anche degli aspetti negativi, per quanto

riflette le possibilità di moto. La viscosità è di oltre cento volte maggiore nell'acqua che nell'aria, e quindi il dispendio energetico richiesto ad un organismo acquatico rispetto ad uno terrestre per compiere lo stesso percorso, pur tenendo conto della diversa densità in funzione di sostegno, è molto superiore per il primo: si confronti anche qui il diverso rapporto che le masse muscolari assumono, rispetto al peso totale dell'organismo, in un pesce in confronto con un organismo terrestre.

Altra differenza sostanziale, che caratterizza il mondo acquatico, è la diversa concentrazione che i gas biologicamente più importanti - ossigeno ed anidride carbonica - vi hanno normalmente.

Un pesce potrà trarre mediamente da 30 litri di acqua superficiale in equilibrio con l'atmosfera, e quindi satura di ossigeno, la stessa quantità di ossigeno che viene offerta ad un coniglio da un solo litro di aria. Inoltre, l'acqua non è sempre satura di ossigeno, e molto maggiore è il lavoro che un organismo animale in un lago o in un mare deve compiere per determinare un rinnovo del film di acqua sui propri epiteli respiratori. È per questo che la concentrazione di ossigeno riveste nel mondo acquatico un carattere di estrema importanza.

La situazione per l'anidride carbonica è invece generalmente opposta. Normalmente, un litro di acqua dolce, alla superficie, contiene una quantità di anidride carbonica libera superiore a quella dell'atmosfera ($0,3 \text{ cm}^3/\text{litro}$); ancora superiore, sempre a vantaggio dell'acqua, è la disponibilità, se consideriamo, accanto all'anidride carbonica libera, anche i carbonati ed i bicarbonati.

Quindi, da questo punto di vista, la vita animale, sempre in confronto con le condizioni sub-aeree, deve affrontare nell'ambiente acquatico difficoltà maggiori che non quella vegetale.

Potremmo anche aggiungere che l'alto calore specifico e gli elevati calori latenti di fusione e di evaporazione permettono nell'acqua escursioni termiche annue più modeste che nell'atmosfera sovrastante, e sopra tutto minimizzano le brusche variazioni di temperatura normali nell'atmosfera, anche limitatamente al ciclo nictemerale. Questa situazione rende estremamente dispendioso il regime omeotermico, ed è per questo che nell'ambiente acquatico la stragrande maggioranza degli animali non lo ha adottato; d'altra parte, la maggior parte degli organismi acquatici è per di più stenoterma, cioè capace di vivere in un ambito ristretto di temperature, che eventualmente ricerca, durante le variazioni del ciclo termico stagionale, con spostamenti opportuni entro la massa d'acqua.

Si deve infine ricordare che gli organismi acquatici, vivendo immersi in un ambiente, dove esiste una concentrazione di sali più o meno elevata (mare,

estuario, lago, fiume), ma quasi sempre molto diversa da quella del loro corpo, per mantenere l'osmoregolazione devono affrontare difficoltà accessorie rispetto agli organismi terrestri.

CLASSIFICAZIONE DEGLI ECOSISTEMI ACQUICOLI

È anzitutto necessario suddividere gli organismi acquatici secondo il rango loro spettante nella catena alimentare. Da questo punto di vista possiamo distinguere:

1. **Produttori:** i vegetali (piante acquatiche costiere, periphyton e fitoplancton) ed i microrganismi chemosintetici. Deve essere subito sottolineato che non tutti gli organismi produttori sono autotrofi, derivando l'energia necessaria al loro metabolismo soltanto da sostanze inorganiche e dalla radiazione solare: si hanno anche eterotrofi facoltativi ed obbligati, organismi cioè che possono o debbono assumere dall'ambiente molecole organiche, in qualche caso anche complesse.
2. **Consumatori:** si possono distinguere in primari (gli organismi animali fitofagi ed i parassiti di specie vegetali), in secondari, che trovano la loro fonte alimentare nei consumatori primari (predatori e parassiti di organismi animali), terziari, che si nutrono dei secondari, e così via. Il livello ultimo nella catena dei consumatori sarà occupato, secondo le varie circostanze, da pesci carnivori, da uccelli o mammiferi (compreso l'uomo) ittiofagi.
3. **Decompositori:** tra questi possiamo comprendere anzitutto i batteri, alcuni funghi, animali limofagi, e cioè tutta la complessa collettività che trasforma, degradandola a strutture chimiche via via meno complesse, la sostanza organica presente nelle carcasse o nelle spoglie degli organismi morti e nei prodotti di rifiuto delle loro attività metaboliche.

Queste tre grandi categorie di organismi sono differenzialmente rappresentate nelle grandi regioni, nelle quali un ambiente limnetico può essere suddiviso (vedi Fig. 29).

Vi possiamo distinguere una regione o, meglio, uno strato eufotico, che comprende tutto lo specchio d'acqua fino a quella profondità, molto diversa da ambiente a ambiente, alla quale perviene radiazione solare in quantità e con caratteristiche tali da sostenere processi fotosintetici. Lo strato eufotico comprende una zona litorale ed una zona pelagica.

La zona litorale si sviluppa lungo tutto il perimetro del bacino e delle isole eventualmente presenti, ed è limitata al largo dalla stessa profondità critica dello strato eufotico.

È in questa zona che si hanno insediamenti di piante acquatiche (macrofite costiere) e di molti organismi animali specializzati. Al largo della zona litorale, abbiamo la zona pelagica, che si estende su tutta la restante superficie con

profondità maggiori, pur essendone limitato lo spessore sempre allo strato eufotico.

Al di sotto della zona pelagica, nelle raccolte d'acqua sufficientemente profonde, abbiamo la zona afotica o profonda, dalla quale, è esclusa la vita vegetale autotrofa. La zona profonda, a immediato contatto con i sedimenti, si differenzia ancora in uno strato a caratteristiche ambientali del tutto particolari (zona bentica), per quanto riguarda la concentrazione dei vari soluti e per gli organismi che vi trovano dimora.

Su questa divisione per habitat si adatta più o meno strettamente una classificazione degli organismi acquatici basata sulle caratteristiche fondamentali del loro comportamento o modo di vita.

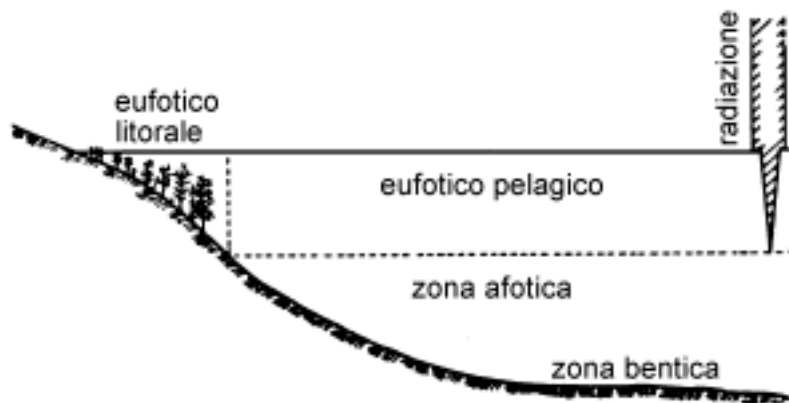


Fig. 29. Spiegazioni nel testo.

Procedendo dall'alto verso il basso, distinguiamo:

1. **Neuston:** composto da forme minute, quali protozoi e batteri, che vivono a contatto con la pellicola superficiale della acqua. In questo gruppo, concedendogli un significato più esteso, si possono includere anche i più grandi organismi, che "galleggiano" per effetto della tensione superficiale sul pelo dell'acqua, come idrometre, girinidi, collemboli, ecc.
2. **Periphyton** (o "*Aufwuchs*"): è la pellicola di alghe, protozoi, poriferi, briozoi ed altri animali, che ricopre, senza penetrarvi, ogni substrato immerso (steli e foglie di piante acquatiche, rocce, pietre, ecc.) entro lo strato eufotico.
3. **Psammon:** è costituito da una speciale comunità animale, che vive nell'acqua interstiziale dei litorali sabbiosi. Vi si rinvengono protozoi, rotiferi, tardigradi, crostacei, vermi, larve di alcuni insetti, ecc.
4. **Plancton:** è il complesso di organismi animali (zooplancton) e vegetali (fitoplancton), che vivono sia nello strato eufotico (fito- e zooplancton) che

in quello afotico (quasi esclusivamente zooplancton). Si tratta di una comunità composta di elementi appartenenti a diversi e disparati gruppi sistematici, prevalentemente di dimensioni microscopiche, e provvisti di adattamenti atti a sostenerli, librati nello spessore dell'acqua. Soltanto alcuni planctonti hanno efficienti mezzi di locomozione, mai però tali da resistere ad un moto di corrente: il plancton segue quindi passivamente i trasferimenti che la massa d'acqua, che lo ospita, va compiendo entro il bacino di appartenenza.

5. **Necton:** coincide praticamente con la ittiofauna. È composto quindi di organismi di dimensioni superiori a quelle del plancton, capaci di trasferimenti autonomi. Vi possiamo distinguere specie stanziali, soprattutto ospitate nella zona litorale, e specie migratrici (anche nell'ambito dello stesso bacino), che vivono prevalentemente nella zona pelagica.
6. **Bentos:** è una comunità assai complessa sistematicamente e per gli adattamenti funzionali, che vive in stretta intimità con i sedimenti: alla loro superficie o entro lo spessore di essi. Vi sono organismi sessili (fissati ad un sostegno) ed organismi mobili, sia sul piano orizzontale che su quello verticale (scavatori). Questa comunità presenta grandi variazioni, pur nello stesso ambiente, per le differenze che il substrato sedimentario e l'acqua ambiente presentano alle diverse profondità: bentos litorale, sub-litorale, profondo, abissale.

Plancton e bentos hanno, tra le comunità lacustri ed anche marine, un'importanza assolutamente preponderante sulle altre, e su queste ci soffermeremo con maggiore dettaglio. Il popolamento ittico, con i problemi ad esso inerenti, sarà oggetto di un capitolo a parte.

CAPITOLO XIII**POPOLAMENTO PLANCTONICO**

Il plancton, nel suo assieme di organismi vegetali ed animali coesistenti, può essere considerato, fino ad un certo punto, una comunità autosufficiente e che regola, con la intensità del suo metabolismo, le attività delle altre maggiori comunità, bentos e necton, da esso dipendenti.

Il plancton è caratterizzato, in linee molto generali, dalle seguenti condizioni d'essere.

1. Similmente al necton, e a differenza di ogni altra comunità, occupa il suo substrato - l'acqua - in ogni direzione dello spazio, e la distribuzione verticale di esso, determinata dalla modificazione progressiva delle caratteristiche ambientali - temperatura, concentrazione di soluti, turbolenza, ecc. - ne delimita strati che risultano preferenziali per determinate strutture di popolamento.
2. Il vincolo che esiste, come già si è detto, tra l'organismo planctonico (ci riferiamo qui soprattutto ai fitoplanctonti) e la massa d'acqua ospitante, condiziona, entro la variazione stagionale dei fattori meteorologici (luce, temperatura, ecc.) una instabilità dei popolamenti, legata alla diversa disponibilità di sali nutritivi, di gas soluti, come anche ad una diversa concentrazione di sostanze ectocrine (che possono avere funzioni inibenti o stimolanti). Ciò significa – similmente ad una coltura di alghe in mezzo liquido ed esposta alla radiazione solare - che il popolamento stesso subirà la vicenda stagionale, e nello stesso tempo sarà regolato nel suo accrescimento dalle disponibilità nutritive, diverse nei diversi momenti stagionali, e dalle sostanze di inibizione o di crescita. Gli elementi fitofagi dello zooplancton, e secondariamente anche i predatori, debbono adeguarsi a questa instabilità del popolamento fitoplanctonico, per cui ad

ogni pulsazione - in aumento o in diminuzione - delle densità del popolamento algale corrisponde, un po' ritardata nel tempo, analoga pulsazione, seppure più contenuta in termini di biomassa.

3. Un organismo planctonico, sprovvisto di efficienti mezzi di locomozione, tende generalmente a "cadere" lentamente nell'acqua che lo ospita. Tale situazione è principalmente legata al maggior peso che l'organismo ha, rispetto a quello del volume spostato dell'acqua circostante. La formula, cui usualmente ci si riferisce (Ostwald, 1902), per determinare la velocità di caduta, è infatti uguale a:

$$\frac{(\text{peso specifico organismo} - \text{peso specifico acqua}) \times \text{volume organ.}}{\text{resistenza offerta dalla forma} \times \text{viscosità}}$$

Vi sono numerosi esempi di un aumento della capacità di sostentamento ottenuto attraverso una riduzione del primo fattore al numeratore. Poiché la densità del protoplasma vivente è quasi una costante (il suo peso specifico varia da 1,02 a 1,06), una riduzione può essere ottenuta soltanto sottraendo peso ai tegumenti e alle parti scheletriche o attraverso la produzione di materiale leggero internamente o esternamente al corpo. Ad esempio, molte diatomee planctoniche hanno gusci silicei particolarmente delicati, e il tegumento chitinoso dei crostacei pelagici è di regola distintamente più sottile che non quello delle forme litorali. In moltissimi organismi e soprattutto in cianoficee, in desmidiee, in cloroficee, in alcune diatomee, oltre che in animali (per esempio, i rotiferi *Conochilus* e *Floscularia* (*Collotheca*) ed il crostaceo *Holopedium*) guaine gelatinose, che posseggono quasi la stessa densità dell'acqua, riducono la gravità specifica dell'organismo. Talvolta, si ha un accumulo di acqua entro il corpo: l'esempio più noto troviamo nei rotiferi del genere *Asplanchna*. In molti organismi planctonici riserve alimentari di lipidi possono ridurre di molto il loro peso specifico: goccioline di grasso si trovano in molti flagellati, in diatomee e in rotiferi, e specialmente abbondanti negli entomostraci.

Nell'alga coloniale *Botryococcus* i grassi sono secreti non entro le cellule, ma entro guaine gelatinose, e la gravità specifica si riduce spesso tanto che le colonie tendono a risalire verso la superficie dell'acqua, per la spinta positiva di galleggiamento così ottenuta.

Per il fitoplancton di mare - almeno - si può anche ritenere fondata l'opinione che il galleggiamento sia migliorato, se si abbiano più basse concentrazioni di ioni bivalenti nei liquidi cellulari in confronto al mezzo esterno: si tratterebbe di una esclusione selettiva, che richiede un dispendio energetico e che è quindi dipendente dall'attività metabolica.

Tra i mezzi più efficienti per ottenere una riduzione del peso specifico vi sono anche le bollicine di gas contenute entro il corpo: ad esempio, quei frequenti ed a lungo discussi "vacuoli pieni di gas" di molte cianofitiche.

Se teniamo conto, nella espressione di Ostwald, del valore che assumono, nel determinare la velocità di caduta, il volume dell'organismo e la resistenza data dalla forma (assimilabile, quest'ultima, all'area specifica della superficie portante, e cioè al rapporto tra l'area della superficie esterna ed il volume da essa racchiuso), non ci può sorprendere il fatto che gli organismi planctonici abbiano dimensioni microscopiche (vi sono eccezioni nel mare, ma là abbiamo anche una densità maggiore!).

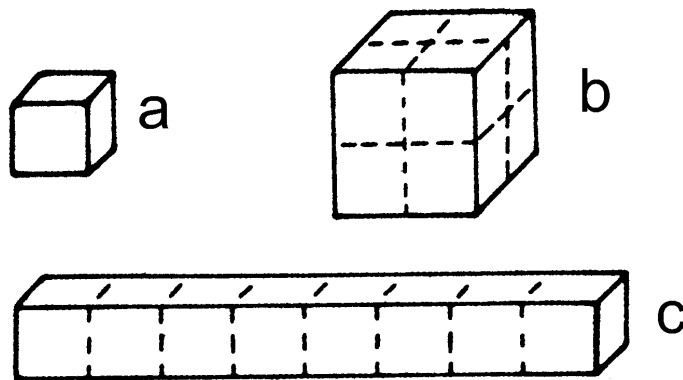


Fig. 30.

SOLIDO	a	b	c
superficie	6	24	34
volume	1	8	8
area specifica	6	3	4,25

Supponiamo l'esistenza di un organismo unicellulare di forma cubica, con il lato di misura unitaria (Fig. 30, a): il volume di questo organismo sarà uguale ad 1 e la sua superficie sarà uguale a 6. Se questo organismo, per una mutazione od altro accidente, tendesse a produrre forme coloniali a struttura cubica, ad esempio di 8 cellule (Fig. 30, b), ne deriverebbe che la colonia così composta avrebbe un volume 8 (1×8) ed una superficie di 24 ($2 \times 2 \times 6$). Se la colonia assumesse invece una forma filamentosa, la superficie subirebbe una riduzione inferiore: $(8 \times 4) + 2 = 34$ (Fig. 30, c). In questo esempio, avremmo quindi un'area specifica, rispettivamente, per il cubo unicellulare, di 6; per la forma coloniale cubica di 8 elementi, di 3; per la forma coloniale filamentosa di 8 elementi, di 4,25. Questo spiega perché tra le alghe coloniali le forme filamentose siano predominanti ed abbiano una lunghezza dei filamenti decine di volte superiori al diametro cellulare. La convenienza delle forme coloniali filamentose dipende ovviamente anche dal

maggiore sviluppo delle superfici di assorbimento ed in genere di scambio con l'ambiente esterno.

Nella espressione di Ostwald intervengono anche la densità e la viscosità dell'acqua ambiente che, come sappiamo, sono soprattutto dipendenti dalla temperatura, ed in minor misura dalla concentrazione dei soluti. Ciò implica che un organismo planctonico, in libera caduta entro una massa d'acqua termicamente stratificata, incontrerà via via più elevati valori di densità e di viscosità, essendone quindi diminuita progressivamente, rispetto alla profondità, la velocità di caduta. Acque fredde sostengono quindi più che acque calde, e la viscosità a 25 °C è addirittura la metà della viscosità a 0 °C.

Il rallentamento della caduta negli ambienti nei quali si abbia un forte sviluppo del termoclinio può essere tanto cospicuo da divenire praticamente un arresto in quello strato dove massimo il gradiente di variazione della temperatura.

È interessante paragonare le velocità di caduta di comuni organismi planctonici con quelle di particelle sferiche di sabbia e di argilla in una colonna d'acqua isoterma:

	Lunghezza o diametro (mm)	Velocità di caduta (metri per giorno)
Granulo di sabbia	1,0	8600
Copepode (<i>Calanus</i>)	3,0	576
Particella di argilla	0,01	14,5
Diatomea (<i>Nitzschia</i>)	0,020	0,050
Batteri	0,001	0,132

Sembrerebbe quindi ineluttabile destino di tutti i planctonti, dotati di scarse capacità locomotorie, un più o meno lento moto di caduta verso gli strati di acqua più profondi. Ciò porterebbe a svantaggiosissime conseguenze sopra tutto per il popolamento fitoplanctonico, indiscutibilmente il meno mobile, che sarebbe continuamente sottratto allo strato fotico, derivandone gravi ripercussioni nella produttività generale. Va subito osservato, però, che il termoclinio, come si è detto, agisce quale un diaframma alla caduta e che lo strato d'acqua sovrastante ad esso, in quanto sensibilmente omeotermo, è sede di moti vorticosi di turbolenza, che continuamente impegnano le particelle sospese in una incessante e sempre rinnovantesi azione di dispersione.

4. Una caratteristica degli organismi zooplanctonici è quella di essere ialini e di non possedere una colorazione propria. Ciò sembra vero soprattutto per

le forme più piccole, e che vivono più prossime alla superficie. Negli organismi, che si trattengono nella zona afotica, come anche in quelli, ad esempio, abitatori di laghetti di montagna alta, dove può mancare od essere molto scarsa la predazione da parte di organismi planctofagi, si possono avere colorazioni assai intense, dovute a sostanze di riserva (carotinoidi, astacina, ecc.), che si accumulano nelle uova o nei tessuti propri del planctonte. In copepodi di profondità, soprattutto durante l'inverno, i sacchetti ovigeri hanno frequentemente colorazioni vivaci, dal rosso, bruno all'azzurro; i copepodi di acque di altitudine presentano essi stessi una colorazione rossa accesa, che li rende visibilissimi, pur nelle loro modeste dimensioni, all'occhio nudo. Si può in ciò forse vedere un fenomeno selettivo: evitare, da un lato, una percettibilità pericolosa, e dall'altro la necessità di assicurare riserve energetiche agli organismi che vivono nelle acque più fredde.

5. Naturalmente, la fantasia dei classificatori si è sbizzarrita anche qui, alla ricerca di attributi per le diverse grandezze degli organismi planctonici o per gli ambienti che essi preferibilmente abitano.

Abbiamo così, da un lato, un **megaloplancton** (20-30 mm), un **macroplancton** (1-20 mm), un **mesoplancton** (500-1000 micron), un **microplancton** (60-500 micron), un **nanoplancton** (5-60 micron) ed un **ultraplancton** o **μ-plancton** (inferiore ai 5 micron).

Per quanto riguarda l'ambiente di appartenenza, sono stati distinti un **limnoplancton** (di lago), un **potamoplancton** (di acque correnti), un **ticoplancton** (di stagno), un **aliplancton** (di acque salate), ecc.

FITOPLANCTON

La grande maggioranza dei fitoplanctonti appartiene alle Cianoficee, alle Cloroficee (ivi comprese le Coniugate), alle Crisoficee, ai Dinoflagellati ed alle Diatomee. Il numero delle specie di alghe adattatesi all'ambiente pelagico è relativamente modesto: molto più numerose sono le specie che si trovano insediate negli ambienti litoranei e sublitoranei, di palude, di pozza, di stagno. Inoltre, le specie eupelagiche hanno generalmente anche una distribuzione molto ampia dal punto di vista geografico, tanto che moltissime di esse si possono definire come cosmopolite.

Gli organismi fitoplanctonici sono generalmente di piccole dimensioni, di forma spesso allungata e frequentemente uniti a formare colonie a catena. Il loro peso specifico non si discosta molto dall'unità, ed inoltre spine ed ornamentazioni aumentano spesso la superficie portante. Tutti questi caratteri contribuiscono a favorire il galleggiamento, la locomozione essendo scarsa o nulla.

Diamo qui appresso notizie estremamente succinte sui predetti gruppi algali (Fig. 31), raccomandando di rinfrescare le conoscenze relative dei corsi di Botanica.

Cianoficee, o Mixoficee o Schizoficee. Vengono anche comunemente denominate alghe verdi-azzurre, in quanto generalmente i loro pigmenti hanno questo colore, molto ben distinguibile dal verde-giallo delle altre alghe. Per di più, si deve oggi ritenere che le Cianoficee siano più affini ai batteri che non alle alghe vere e proprie, e di questo fa fede, fra l'altro, la frequente eterotrofia delle specie appartenenti a questo *phylum*, come anche la capacità azoto-fissatrice di alcune di esse. I pigmenti non sono contenuti in plastidi, ma sono diffusi nei liquidi cellulari. Benché non siano da considerarsi organismi "indicatori" di inquinamento organico, spesso in tale condizione manifestano un lussureggiamento, come è il caso per *Lyngbya* ed *Oscillatoria*: ad esempio, nei laghi di Lugano, di Zurigo, ecc. Frequenti sono le forme coloniali, oltre a *Lyngbya* ed *Oscillatoria*, quali *Anabaena*, *Microcystis*, *Chroococcus*, *Aphanizomenon*, ecc.

Cloroficee. Hanno un corredo pigmentario del tutto simile a quello delle piante superiori e sono capaci di elaborare le stesse sostanze. Comprendono organismi unicellulari, come *Chlorella*, *Chlamidomonas*, ecc.; forme coloniali, come *Eudorina*, *Pandorina*, *Volvox*, *Pediastrum*, *Gonium*, ecc.; ed infine alghe con caratteristiche tipiche - le Coniugate - che si trovano soltanto nelle acque dolci. Appartengono a queste ultime specie unicellulari (Desmidiacee), che hanno una tipica strozzatura (istmo) a metà della cellula, per cui ne risultano forme a spiccata simmetria bilaterale, come *Closterium*, *Cosmarium*, *Staurastrum*, *Micrasterias*, ecc., e specie pluricellulari, filamentose, non ramificate (Zignemali), come *Spirogyra*, *Mougeotia*, ecc.

Crisoficee. Hanno una tipica colorazione bruna-dorata, che dipende da una predominanza sugli altri pigmenti di caroteni e di xantofille. Sono provviste di flagelli e si ritrovano preferibilmente in acque correnti fredde, in sorgenti, ed anche nei laghi durante la primavera e l'autunno. I generi planctonici più comuni sono *Mallomonas*, *Dinobryon*, *Sinura*, *Uroglena*, *Tribonema*, ecc.

Dinoflagellati o Dinoficee. Sono alghe per lo più unicellulari e che hanno una corazzina, più o meno spessa ed ornata, di natura cellulosica, che presenta sempre un solco spirale o trasversale, dove trova posto uno dei due flagelli. Sono più frequenti in piccoli ambienti di pozza che in grandi laghi. I generi più comuni in acqua dolce sono *Peridinium*, *Ceratium*, *Gymnodinium*, *Glenodinium*, ecc.

Diatomee o Bacillarioficee. La caratteristica fondamentale di queste alghe è rappresentata dal fatto che il corpo cellulare è racchiuso tra due teche silicee, o frustuli, che si impegnano una sull'altra, come una scatola con il suo coperchio. Questa caratteristica fa sì che le loro esigenze nutritive comprendano anche la silice (SiO_2) in forma solubile. In certi ambienti, la scarsità di silice può essere addirittura determinante nel precludere l'insediamento di diatomee o nel regolarne le dimensioni del popolamento durante il ciclo stagionale. Anche per queste alghe abbiamo organismi unicellulari, come *Synedra*, *Achnanthes*, *Cymbella*, *Cyclotella*, ecc. e forme coloniali, come, *Fragilaria*, *Asterionella*, *Tabellaria*, *Melosira*, ecc.

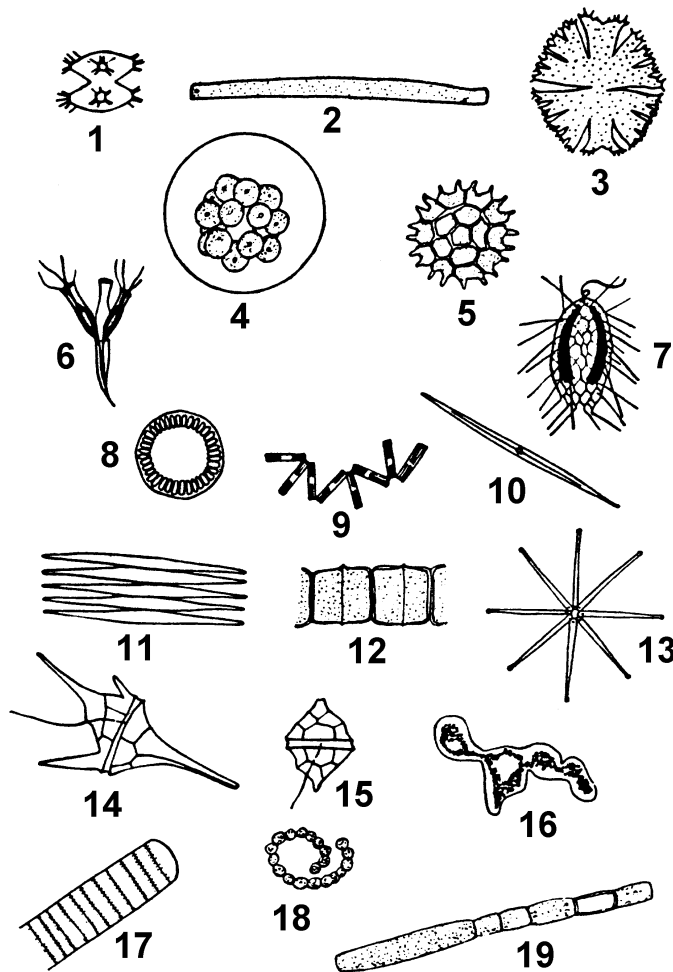


Fig. 31.

- Desmidiacee: 1, *Staurastrum*; 2, *Gonatozygon*; 3, *Micrasterias*.
 Cloroficee: 4, *Sphaerocystis*; 5, *Pediastrum*
 Crisoficee: 6, *Dinobryon*; 7, *Mallomonas*
 Diatomee: 8, *Cyclotella*; 9, *Tabellaria*; 10, *Synedra*; 11, *Fragilaria*; 12, *Melosira*; 13, *Asterionella*.
 Dinoflagellati: 14, *Ceratium*; 15, *Peridinium*.
 Cianoficee: 16, *Microcystis*; 17, *Oscillatoria*; 18, *Anabaena*; 19, *Aphanizomenon*.

Il popolamento fitoplanctonico di laghi diversi è spesso molto differente, anche quando le condizioni ambientali ed il chimismo dell'acqua siano essenzialmente simili. Vi sono, tuttavia, a causa del numero limitato di specie euplanctoniche, tipi di popolamento più o meno ben definiti. Questi sono in parte in evidente rapporto con il chimismo delle acque, poiché il plancton di laghi ricchi in sostanze nutritive (eutrofi) è di solito qualitativamente differente e quantitativamente più ricco di quello vivente in ambienti poveri di sostanze nutritive (oligotrofi), mentre è anche chiaro che si ha un tipo di fitoplancton caratteristico di laghi poveri in calcio. Il seguente schema fornisce le principali caratterizzazioni dei popolamenti tipici del fitoplancton lacustre.

In laghi oligotrofi (a bassa produttività)

a) deficienti in calcio

- Desmidiacee. Il genere dominante è di solito *Staurastrum*, ma *Gonatozygon* e *Micrasterias* possono avere una certa importanza.

b) non deficienti in calcio

- Cloroficee di ambiente oligotrofo: domina la *Sphaerocystis*.
- Crisoficee: dominano *Dinobryon* e *Mallomonas*.
- Diatomee di ambiente oligotrofo: *Cyclotella* e *Tabellaria* sono i generi più tipici.
- Dinoflagellati di ambiente oligotrofo: sopra tutto *Ceratium hirundinella* e *Peridinium willei*.

In laghi eutrofi (ad alta produttività)

- Cloroficee di ambiente eutrofo: domina il *Pediastrum*.
- Dinoflagellati di ambiente eutrofo: diverse specie di *Peridinium*, ma anche *Ceratium hirundinella*.
- Diatomee d'ambiente eutrofo: *Synedra*, *Fragilaria crotonensis*, *Melosira* e, meno caratteristica, *Asterionella*; spesso, anche *Cyclotella*.
- Cianoficee: *Microcystis*, *Oscillatoria*, *Anabaena*, *Aphanizomenon* sono i generi dominanti.

Cloroficee, Diatomee e Dinoflagellati costituiscono generalmente la rappresentanza più importante della biocenosi fitoplanctonica, tanto in laghi eutrofi che oligotrofi, ma con specie caratteristicamente diverse. Non si deve ritenere però che, accanto alle specie dominanti indicate per i diversi tipi di ambiente, non possano convivere anche altre specie, ed altri gruppi, seppure

con densità inferiori. Anzi, questi tipi di popolamento fitoplanctonico generalmente si sostituiscono l'uno all'altro nelle diverse stagioni dell'anno. Così, i laghi, nei quali di solito dominano le Cianoficee e le Diatomee, possono, nella prima estate, quando l'acqua è povera di sostanze nutritive, sviluppare un popolamento transitorio di *Dinobryon*.

Le Desmidiacee, per quanto raramente assenti, predominano in quelli ad acque acide (povertà in calcio, che determina un abbassamento del pH).

Le Crisoficee sono tipiche negli ambienti oligotrofici, mentre le Cianoficee sono caratteristiche di quelli eutrofici.

ZOOPLANKTON

Presentiamo qui i principali gruppi componenti lo zooplancton, dando per ciascuno di essi brevi cenni della morfologia e della biologia, raccomandando, però, uno studio più dettagliato degli stessi su un trattato di Zoologia.

Protozoi

Troviamo nel plancton delle acque dolci rappresentanti delle classi: Sarcodina (o Rhizopoda), Flagellata, Ciliata (o Infusoria).

a) **Sarcodina**. Sono, questi, organismi a larghissimo spettro ecologico, per cui ne possiamo constatare la presenza praticamente in ogni ambiente. Caratteristica di questa classe sono i pseudopodi, che servono sia per l'assunzione di alimento, sia per assicurare loro la possibilità di una lenta locomozione. Gli pseudopodi possono essere grossolani e largamente mobili, come nei Lobosomi, o rigidi e sostenuti da un filamento assiale, come negli Eliozooidi. Molti generi di Sarcodina sono provvisti di guscio (Tecolobosi), che può essere fabbricato con secrezioni dal protoplasma dello stesso animale (chitina, silice, carbonato di calcio) o può consistere largamente di materiali estranei, come granelli di sabbia, frustuli di diatomee, ecc. Nelle forme con guscio esistono naturalmente aperture, attraverso le quali è possibile la protrusione degli pseudopodi. Il loro regime alimentare consiste di minutissime alghe, che, catturate dagli pseudopodi, vengono inglobate entro la cellula protozoaria. Alcuni tra i Tecolobosi sono capaci di eseguire movimenti migratori lungo la verticale, mediante la produzione all'interno dell'organismo di piccole quantità di gas che, diminuendo la densità complessiva dell'animale, gli permettono di risalire verso gli strati più superficiali, dove possono condurre vita pelagica, come, per esempio, *Diffflugia cyclotellina* e *D. hydrostatica* (Fig. 32, 1), *Cyphoderia ampulla* (Fig. 32, 2), ecc.

Gli Eliozi si trovano con molto maggiore frequenza nella comunità planctonica: ricordiamo fra essi *Actinophrys*, *Actinosphaerium*, *Raphidiopsis* (Fig. 32, 3), ecc.

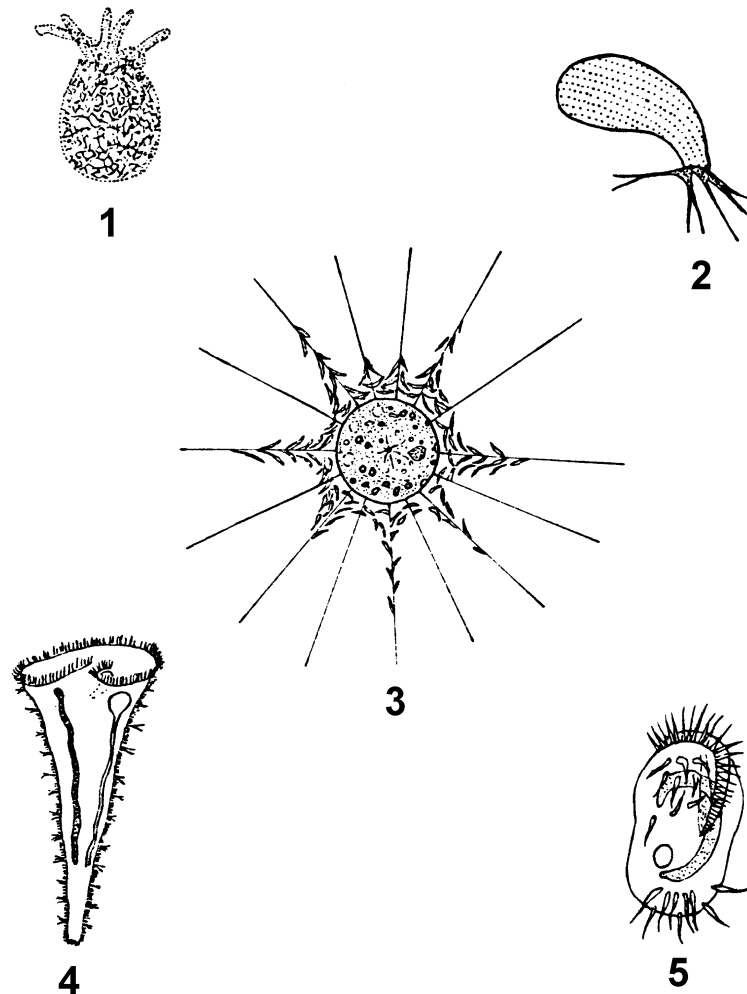


Fig. 32. Protozoi:

Tecolobosi: 1, *Diffugia hydrostatica* (100-140 μm); 2, *Cyphoderia ampulla* (80-120 μm).

Eliozi: 3, *Raphidiopsis pallida* (70-100 μm).

Ciliati: 4, *Stentor coeruleus* (500-800 μm); 5, *Euplotes patella* (80-100 μm).

b) **Flagellata.** La caratteristica più saliente è la presenza di uno o più flagelli, di solito riuniti ad una delle estremità del corpo; è il movimento di questi flagelli che fa procedere l'animale. L'alimentazione e l'assunzione di cibo avvengono nello stesso modo che per i Sarcodina. Le capacità di movimento sono però qui molto più considerevoli, così come anche nei

Ciliati. Molte specie eupelagiche di questa classe, come già si è visto, sono comunemente ascritte al mondo vegetale, in quanto contengono pigmenti fotosintetici.

c) **Ciliata**. In questa classe le strutture che permettono il movimento sono sempre multiple e, al contrario che nei flagellati, sempre corte e sottili. Sono in genere abitatori di piccole acque. Alcune forme possono talvolta ritrovarsi anche nel pelago di laghi, come *Stentor* (Fig. 32, 4), *Codonella*, *Tintinnopsis*, *Euplotes* (Fig. 32, 5), *Coleps*, ecc.

Rotiferi

Sono, questi, organismi molto frequenti nelle acque dolci, e che si trovano invece molto raramente nelle acque marine. Presentano una varietà di morfologia estremamente ampia e dimensioni generalmente inferiori ai 500 micron; qualche specie (*Asplanchna priodonta*) però raggiunge anche i 1500 micron. Molto spesso il loro corpo è allungato e presenta alla estremità caudale un piede, modificato nei rotiferi sessili in organo di fissazione, ed alla estremità boccale una corona di cilia, variamente disposte nelle diverse forme. Le singole cilia eseguono lo stesso movimento non contemporaneamente, ma successivamente una dopo l'altra, in modo che, quando l'animale è in movimento, si ha l'impressione ottica di un'elica o di una ruota in moto, dal che derivano il loro nome. La corona di cilia, oltre a servire da organo di locomozione, svolge anche la funzione di convogliare l'alimento alla cavità orale, in quanto si ha una concentrazione, per centrifugazione, del materiale figurato contenuto nell'acqua interessata dal vortice determinato dal movimento delle cilia. La corona di cilia serve ancora a portare acqua nuova attorno al corpo dell'animale, assicurando così il rifornimento di ossigeno e facilitando la rimozione dei prodotti della respirazione e dell'escrezione. Molti rotiferi (molli) mancano di un esoscheletro, ma molti, specialmente abbondanti tra le forme pelagiche, sono corazzati. La riproduzione avviene normalmente per partenogenesi, ma in determinate circostanze ambientali, che si suppongono sfavorevoli alla vita delle specie, e soprattutto negli ambienti di più modeste dimensioni, compaiono maschi; allora, la riproduzione diventa anfionica, e vengono prodotte uova non subitane, come nel caso delle femmine partenogenetiche, ma durature, che hanno cioè bisogno di un lasso di tempo e del verificarsi di determinate circostanze (come il disseccamento o il gelo), per arrivare alla schiusa. Nella figura 33 sono riprodotte alcune delle specie più frequenti e caratteristiche nel plancton d'acqua dolce dei nostri climi.

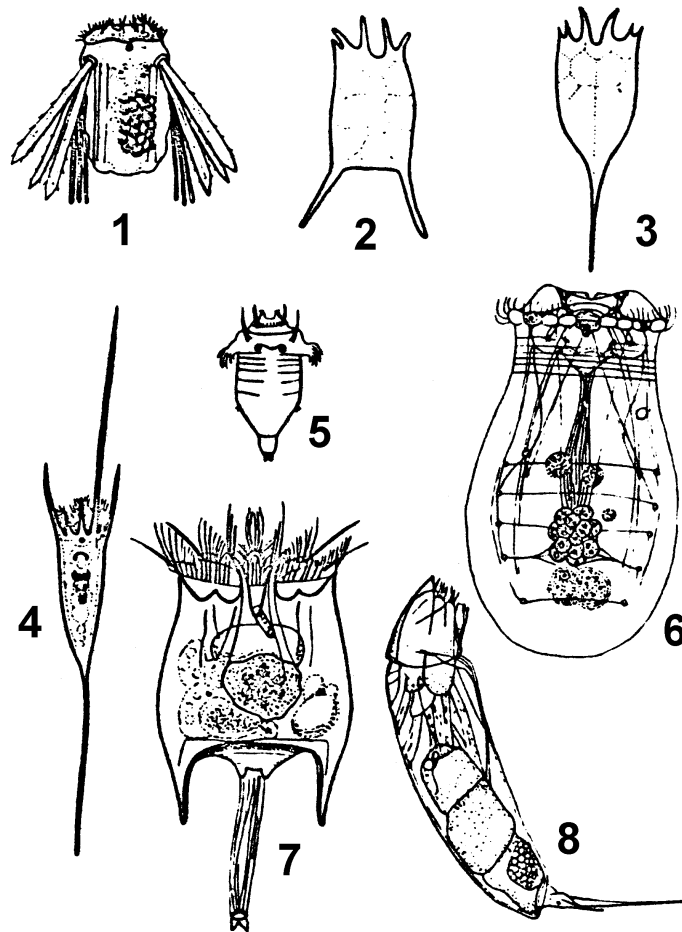


Fig. 33. Rotiferi: 1, *Polyarthra vulgaris* (100-145 μm); 2, *Keratella quadrata* (ca 135 μm); 3, *Keratella cochlearis* (80-152 μm); 4, *Kellicottia longispina* (440-650 μm); 5, *Synchaeta pectinata* (340-511 μm); 6, *Asplanchna priodonta* (420-1500 μm); 7, *Brachionus quadridentatus* (160-225 μm); 8 *Trichocerca capucina* (240-300 μm).

Crostacei

I Crostacei euplanctonici delle acque interne appartengono praticamente soltanto ai Cladoceri ed ai Copepodi.

- a) **Cladoceri.** La struttura fondamentale di questi organismi si basa sulla presenza di due valve chitinee (carapace), entro le quali trovano posto, oltre agli arti ed al postaddome, tutti gli apparati (circolatorio, riproduttore, digerente, ecc.), ad eccezione del capo e delle prime e seconde antenne: le prime antenne (o antennule) sono di dimensioni molto modeste e portano setole sensorie, mentre le seconde antenne, più grandi e biramate, servono alla locomozione. Le valve sono ampiamente libere lungo il

marginale ventrale, venendo così a formare una doccia, entro la quale gli arti, con il loro movimento, determinano un flusso di acqua verso la regione cefalica, e quindi in senso contrario al movimento dell'animale nell'acqua. Questo flusso è portato ad un finissimo filtro costituito da lunghe setole ravvicinate (delimitanti aperture di circa un micron di diametro), capaci quindi di trattenere protozoi, alghe e la maggior parte dei batteri. Il materiale così filtrato è di tempo in tempo portato da speciali appendici alla bocca. La riproduzione è di regola partenogenetica, anche qui però, in circostanze simili a quelle accennate per i rotiferi, compaiono maschi, che provvedono alla fecondazione delle femmine.

Si ha allora la produzione di uova durature (uno o due) che sono racchiuse entro uno speciale ispessimento della porzione dorsale di una muta (exuvia), che viene detto, dalla sua forma a sella di cavallo, efippio. Le uova partenogenetiche, di solito molto più numerose (fino a 30-40 per ogni ovatura), a differenza delle uova efippiali sono trattenute entro la camera incubatrice, che si trova di norma immediatamente sotto la carena dorsale, comunicante con l'ambiente esterno. Qui esse si sviluppano a individuo perfetto, e solo allora la madre, con adatti movimenti del postaddome, li espelle dalla camera incubatrice e li immette nell'ambiente circostante. Come in tutti i Crostacei, l'accrescimento avviene per mute successive, ma, a differenza che per i Copepodi, l'individuo neonato non si differenzia morfologicamente dall'individuo al termine dello sviluppo, se non, praticamente, per le minori dimensioni (accrescimento isometrico). Il fatto che la riproduzione sia prevalentemente partenogenetica e che l'età di riproduzione si raggiunga ben presto (7-8 giorni a medie temperature) fa sì che questi organismi possano sostenere delle vere e proprie ondate di vita, soprattutto in ambienti di modeste dimensioni, il che riesce molto vantaggioso ai popolamenti dei Cladoceri che preferiscono le temperature più elevate della stagione estiva. I Cladoceri sono generalmente fitofagi, con l'eccezione di alcune delle specie di maggiori dimensioni, quali *Polyphemus*, *Leptodora*, *Bythotrephes*, che sono invece predatori. Nella figura 34 sono rappresentati alcuni dei generi più comuni (*Diaphanosoma*, *Daphnia*, *Moina*, *Bythotrephes*, *Bosmina*).

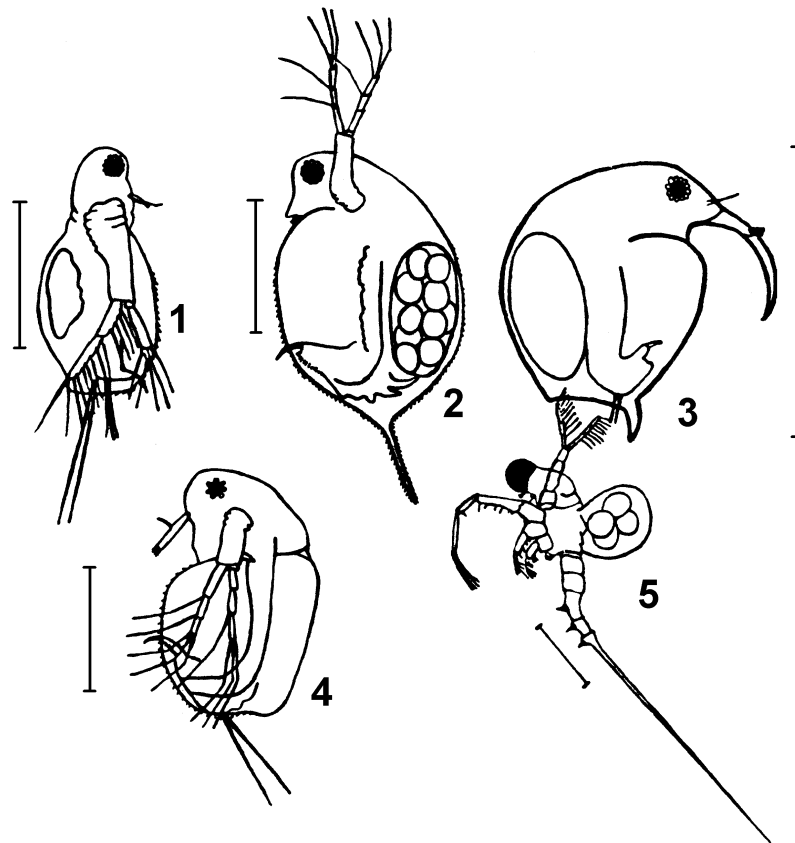


Fig. 34. Cladoceri: 1, *Diaphanosoma*; 2, *Daphnia*; 3, *Bosmina*; 4, *Moina*; 5, *Bythotrephes*. I segmenti accanto a ciascun organismo rappresentano lunghezze di 0,5 mm).

b) **Copepodi.** La stessa loro forma rivela le loro maggiori possibilità di moto rispetto ai Cladoceri. Il cefalotorace è sub-ovoidale e molto rastremato; posteriormente, continua nell'addome e quindi nella furca, che sostiene un doppio ventaglio di spine, che ha una funzione paragonabile a quella di un timone di profondità. Due antenne (primo paio), poderose e non ramificate, sono inserite sul primo segmento del cefalotorace e ad esse sole è devoluta la possibilità di moto. Le successive paia di arti esplicano invece funzioni respiratorie, nonché di cattura e di adduzione dell'alimento. La riproduzione nei Copepodi è sempre anfigonica: i maschi producono spermatofores che, all'atto della fecondazione, applicano fissandole con un escreto gelatinoso, all'addome della femmina presso il poro genitale, attraverso il quale passano man mano le uova che dall'ovario vengono raccolte in sacchetti (uno per i Diaptomidi e due per i Ciclopidi) pure applicati inferiormente o lateralmente all'addome, e che vengono così fecondate al momento del passaggio. L'uovo si sviluppa ad una forma larvale (nauplio), e quando questo stadio è raggiunto si rompe la membrana

esterna ed il giovane nauplio abbandona il sacchetto ovigero ed inizia la sua vita indipendente. Si hanno successivamente diversi stati naupliali (5-6), quindi alcuni di copepodite (5), per arrivare, dopo complessivi 10-11 stadi, morfologicamente ben distinguibili, alla forma adulta.

I Copepodi pelagici si dividono in due gruppi: i Ciclopidi e i Diaptomidi (Fig. 35).

I Diaptomidi sono abitatori obbligati del pelago; molte forme sono lacustri, ma anche molte trovano le loro condizioni ottimali nell'ambiente di pozza; tutti sono fitofagi. In questo gruppo si ha uno spiccato dimorfismo sessuale, che si esplica soprattutto a carico del quinto paio di arti, trasformato in organo paracopulatore, e nella genicolatura dell'antenna destra del maschio, che facilita l'agganciamento della femmina all'atto della fecondazione.

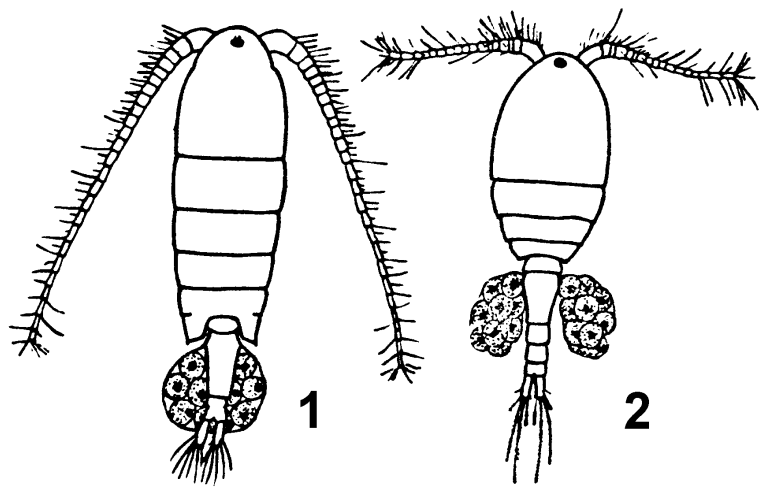


Fig. 35. Copepodi: 1, *Diaptomus* femmina; 2, *Cyclops* femmina. Dimensioni da 0,8 a 2,5 mm a seconda della specie.

Affine ai Diaptomidi è un Calanide molto diffuso nelle nostre acque dolci, l'*Heterocope*, predatore, che con alcune altre specie di Diaptomidi (*bacillifer*, *denticornis*, *laciniatus*, ecc.) è considerato un relitto dell'epoca glaciale. Queste specie si rinvenivano infatti soltanto in laghi molto profondi od in laghi di montagna, dove, quindi, la temperatura delle acque non diviene mai troppo elevata.

I Ciclopidi comprendono alcune poche specie pelagiche, come lo *strenuus*, il *leuckarti* ecc., ma la maggior parte di essi sono invece abitatori delle rive e dei fondi. Il dimorfismo sessuale è molto spiccato anche nei ciclopidi: entrambe le antenne del maschio presentano qui la caratteristica genicolatura. Il regime alimentare è vario: alcune specie sono fitofaghe, ed altre sono predatrici.

Altri gruppi sistematici di Crostacei possono rinvenirsi nell'ambiente pelagico d'acqua dolce, ma con molto minore frequenza. Ricordiamo, ad esempio, i Mysidacea (*Mysis relicta* gli Eubranchiopoda o Phyllopoda (*Eubranchipus*), ecc.

In generale, lo zooplancton d'acqua dolce è quasi esclusivamente composto da Rotiferi, Cladoceri e Copepodi. Come si è già detto per le alghe planctoniche, anche il numero delle specie animali che vivono in pelago è più modesto di quello delle specie litorali o di quelle che vivono a contatto con i sedimenti batiali. Ne deriva una molto maggiore monotonia nella struttura delle biocenosi pelagiche rispetto alle più variate biocenosi costiere e di fondo, d'altronde giustificata dalla molto maggiore articolazione ecologica di queste ultime.

L'importanza, che lo zooplancton riveste quale primo utilizzatore delle energie accumulate dai processi di fotosintesi e quale importantissimo anello di congiunzione ai più alti livelli della catena alimentare, rende opportuno di precisare un po' meglio la natura del cibo ed i meccanismi con i quali avviene la cattura dello stesso da parte dei diversi organismi tipici dello zooplancton.

Si debbono anzitutto fare due premesse d'ordine generale:

- a) Il regime alimentare è spesso specifico, ma non si deve intendere questo nel senso più stretto: se non altro, la successione stagionale dei popolamenti planctonici determina una modificazione delle fonti alimentari disponibili.
- b) Per quanto riguarda i fitofagi, ed in genere i filtratori, si deve tener presente che una grande quantità di alimento è fornita accanto alle alghe, dal detrito organico sospeso nell'acqua. Questo detrito ha diverse origini: spoglie di organismi planctonici in fasi più o meno avanzate di demolizione, escrementi, materiale di derivazione dagli insediamenti a macrofite litorali, apporto di materiale organico figurato dal bacino di raccolta del lago attraverso gli immissari. È ovvia l'importanza che un tale fenomeno riveste nella economia di un ambiente acquatico, in quanto accelera il trasferimento del flusso energetico di materiali utilizzabili o preziosi, senza passare attraverso la fase di mineralizzazione: ciò rende quindi più veloce il ciclo di riutilizzazione ("turn-over") di materiali biologici, patrimonio dell'ambiente acquatico stesso.

Abbiamo visto come l'assunzione dell'alimento possa avvenire in quattro modi fondamentali: a) per inglobamento, come negli Eliofozi e nei Tecolobosi; b) per centrifugazione, come nei Rotiferi; c) per filtrazione, come nei

Diaptomidi e nella maggior parte dei Cladoceri; ed infine d) per predazione, in alcune forme di Rotiferi, di Cladoceri e di Copepodi.

Circa la selettività nella cattura dell'alimento, possiamo dire che i meccanismi di inglobamento e di predazione consentono all'organismo immediatamente di riconoscere la preda, e quindi di utilizzarla o di rifiutarla. Gli organismi veri predatori ricercano addirittura nell'ambiente la preda che a loro più confà.

La centrifugazione e la filtrazione, al contrario, non permettono una cernita fra il materiale figurato sospeso nell'acqua. Una selezione avviene soltanto per classi di grandezza.

La *Dafnia*, ad esempio, è provvista di strutture, che permettono l'allontanamento dal filtrato delle particelle troppo grandi (oltre i 15 micron) per essere aggredite dall'apparato masticatore. Per i Rotiferi (centrifugatori) lo stesso effetto è ottenuto molto semplicemente, con l'arresto momentaneo del movimento delle ciglia, quando si presentino particelle troppo grandi. È chiaro come queste strutture determinano un maggiore sfruttamento, in genere, delle specie algali unicellulari (o dei batteri) in confronto con le forme coloniali, specialmente se filamentose.

Una diversa fittezza degli apparati filtratori di specie sistematicamente anche prossime impedisce, o riduce, la competizione per lo stesso tipo di alimento: così, abbiamo che spesso in uno stesso ambiente pelagico sono presenti due specie di Diaptomidi, ma aventi dimensioni molto diverse, e che quindi utilizzano materiale figurato entro classi di grandezza grossolanamente proporzionali alla loro diversa statura.

Si è osservato spesso che organismi filtratori possono introdurre un eccesso di alimento figurato rispetto a quelle che sono le loro necessità alimentari. In tali circostanze, gran parte dell'alimento viene rimesso indigerito e apparentemente addirittura ancora vitale, quando si tratti di diatomee.

Sembra opportuno di ricordare qui ancora la famosa teoria di Pütter, secondo la quale le abbondanti sostanze organiche disciolte, sia nell'acqua che nel suolo, sarebbero utilizzate estensivamente dalle piante superiori e dagli organismi animali. Non sembra che tale teoria possa oggi sostenersi sulla base delle ricerche sperimentali che si sono venute conducendo sopra tutto con, gli organismi zooplanctonici. Può forse ritenersi, invece, che queste sostanze organiche, provenienti dalla decomposizione di strutture viventi, possano avere la funzione di regolatori chimici, coordinatori, quindi, delle singole unità dell'ecosistema nei suoi equilibri e nelle sue successioni: la vitamina B₁₂ e l'acido pantotenico possono essere un esempio in questo senso.

ASSETTI DELLA DISTRIBUZIONE DEL POPOLAMENTO PLANCTONICO NELL'AMBIENTE LENTICO

Abbiamo visto in precedenza che si ha quasi sempre in un lago una modificazione continua, anche se irregolare, dalla superficie fino al fondo di quasi tutte le condizioni chimiche, così come di quelle fisiche. Praticamente, tutte queste condizioni presentano anche una molto cospicua variazione stagionale; alcune, per di più, mostrano ancora evidenti fluttuazioni nella successione giorno-notte.

Si ha perciò un condizionamento ambientale, che differisce in uno stesso lago man mano che scendiamo in profondità, e differisce anche alle stesse profondità con il passare del tempo. Tutto ciò determina una situazione di cose, per cui già a priori si può ritenere probabile l'esistenza di un popolamento quantitativamente e qualitativamente diverso alle diverse profondità, nonché di migrazioni lungo l'asse verticale compiute da organismi intolleranti della modificazione ambientale, che già il ciclo nictemerale può imprimere allo strato d'acqua nel quale essi normalmente si trovano, ed a maggior ragione quello stagionale.

Queste considerazioni ci possono anche far supporre che i laghi piatti avranno un popolamento lungo la verticale più uniforme che non i laghi più profondi; in quanto in questi ultimi le caratteristiche fisiche e chimiche differiscono normalmente tra superficie e fondo molto di più di quello che possa avvenire in laghi piatti; e ci possono inoltre spiegare come, durante i periodi di isoterma, che determinano una maggiore omogeneizzazione ambientale, si abbia una distribuzione dei popolamenti nello spessore dell'acqua molto più uniforme di quanto avvenga nei periodi di stagnazione estiva (ed eventualmente invernale, con copertura di ghiaccio).

Il popolamento di ogni specie planctonica, anche se esemplari di essa si possano trovare in ogni punto e ad ogni profondità di un ambiente lacustre, presenta una densità massima lungo uno strato situato ad una determinata profondità. La possibilità di sopravvivere anche a profondità diverse da quella ottimale differisce da specie a specie. Più segregati verso l'alto sono in genere gli organismi fitoplanctonici, per i quali la radiazione solare è necessità assoluta per le loro funzioni vitali. Tra gli organismi zooplanctonici, se ne hanno invece alcuni, che vivono prevalentemente negli strati superficialissimi, altri che vivono prevalentemente agli stessi livelli nei quali abbonda il fitoplancton, altri ancora, i più numerosi, che vivono prevalentemente ad un livello immediatamente sottostante, ed infine altri che si spingono, con scarsi rappresentanti, anche nel profondo ipolimnio.

Si può così asserire che, grossolanamente, il popolamento fitoplanctonico sia più superficiale di quello zooplanctonico, ed ancora che il popolamento fitoplanctonico cessi, come presenza attiva, oltre una certa profondità

determinata essenzialmente dal grado di trasparenza dell'acqua, mentre permane, se pur rarefatto, e sino alle massime profondità, quello zooplanctonico.

Naturalmente, questa è una rappresentazione del tutto schematica della posizione assunta rispetto alle profondità dai diversi popolamenti planctonici, in quanto che, variando, come abbiamo detto all'inizio di questo capitolo, le caratteristiche ambientali ad ogni livello, sia nel ciclo giorno-notte che in quello stagionale, ogni popolamento modifica periodicamente, nelle 24 ore e durante l'anno, la profondità preferenziale, alla quale temporaneamente, si può dire minuto per minuto, possiamo riscontrare il massimo addensamento. È appunto questo fatto il presupposto delle migrazioni verticali, e cioè dello spostamento lungo la verticale, più o meno ampio per i diversi organismi, del livello al quale essi di momento in momento si raccolgono più numerosi.

FATTORI CHE CONDIZIONANO LA STRATIFICAZIONE DEL POPOLAMENTO PLANCTONICO NEL PIANO VERTICALE

Per meglio comprendere la dinamica dei rapporti reciproci che si vengono a creare tra i vari popolamenti specifici per questi alterni movimenti di migrazione verticale, è opportuno di porre attenzione a quei diversi fattori ai quali si possono far risalire le cause delle migrazioni stesse, come anche del confinamento più o meno obbligato entro uno strato.

A. Luce. È certamente uno dei fattori più importanti. Si è già detto che l'intensità luminosa entro determinati valori né troppo alti né troppo modesti è condizione indispensabile per un normale svolgimento dell'attività fotosintetica, determinando anzi in modo assoluto la profondità alla quale si trova ogni forma algale autotrofa metabolicamente attiva.

La radiazione ultravioletta, che viene assorbita nei primissimi strati d'acqua, riesce nociva alla maggior parte della specie algali, in quanto ne inattiva, in modo più o meno permanente, i pigmenti fotosintetici: è per questo che, nello strato immediatamente a contatto con la superficie, si ha un popolamento algale molto modesto.

Subito al di sotto, si hanno in prevalenza le Cianoficee ed i Dinoflagellati, che, come si è visto, posseggono un particolarissimo corredo pigmentario. Sottostanti ad esse, si trova generalmente una più larga rappresentanza di Cloroficee e, ad una profondità ancora superiore, si hanno le Diatomee. Questa distribuzione molto schematizzata è in relazione con la natura e la ricchezza nelle diverse forme algali dei vari pigmenti capaci di attività fotosintetica, in combinazione con la progressiva modificazione della radiazione subacquea, per la estinzione progressiva, ma differenziale per le diverse lunghezze d'onda.

Le normali variazioni della radiazione solare, legate alla rotazione terrestre e alla altezza massima raggiungibile dal sole sull'orizzonte in ogni giorno dell'anno, provocano indubbiamente di per sé sole spostamenti verticali dei popolamenti planctonici: infatti, variando artificialmente le condizioni di illuminazione - con il creare una zona d'ombra sulla superficie assoluta di un lago o con l'esportazione del manto nevoso dalla sua superficie gelata - si ottengono immediatamente modificazioni rispetto alla distribuzione degli organismi vegetali ed animali nelle acque circostanti. È del resto stato osservato che nei laghi e nei mari delle zone artiche, durante la lunga estate, non si verificano quelle migrazioni che le medesime specie compiono in ambienti situati a minore latitudine.

La copertura di ghiaccio, e ancor più quella di ghiaccio più neve, riduce fortemente la radiazione trasmissibile all'acqua sottostante: questa è la ragione per la quale nei laghi coperti da ghiaccio, all'inizio della primavera, si trova il fitoplancton concentrato immediatamente al di sotto della copertura di ghiaccio.

B. Temperatura. L'effetto di questo fattore fisico può considerarsi duplice: nell'impedire la continuazione della vita a forme non capaci di movimento autonomo, quando le condizioni termiche dello strato di appartenenza cessino di essere tollerabili per la loro fisiologia, ed anche nella ricerca da parte di planctonti mobili dello strato di acqua nel quale le condizioni termiche siano diventate per essi ottimali. Anche a questi effetti il termoclinio giuoca un ruolo molto importante, agendo come una barriera, a causa del caratteristico suo elevato gradiente termico.

Si ritiene ancora che la temperatura possa essere indirettamente responsabile di modificazioni stagionali della distribuzione, per le variazioni che essa apporta ai valori di viscosità e di densità dell'acqua (variando così le possibilità locomotorie e di galleggiamento degli organismi più minuti) e, ancora, in quanto sembra che essa possa modificare la reattività alla luce dei micro-crostacei limnetici, avendosi per alte temperature un livello di risposta inferiore che non per temperature più basse.

Le correnti di convezione ed i moti circolatori, che precedono, e determinano poi, lo stato isotermico, provocano una dispersione nello spazio verticale del popolamento planctonico massivamente situato tra il termoclinio e la superficie durante la fase di stratificazione immediatamente precedente.

La figura 36 dà un esempio di questo fenomeno nel Lago Maggiore; si noti però anche come l'aumento della densità di popolamento nello strato più superficiale (0-50 m), durante i mesi estivi, determini un incremento anche negli strati immediatamente sottostanti.

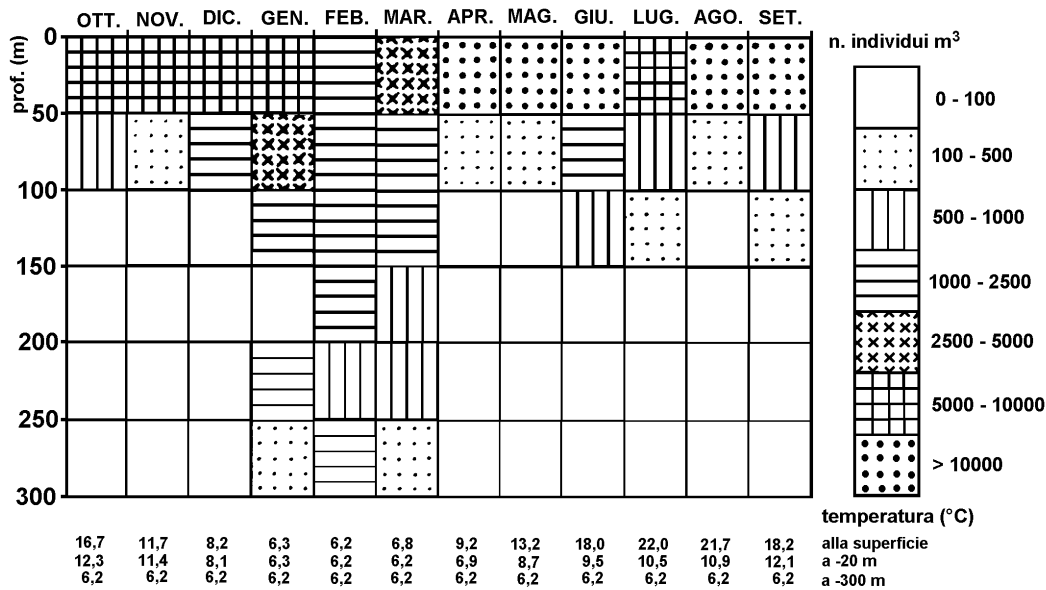


Fig. 36. Densità del popolamento a Copepodi (individui/m³) entro i diversi strati di 50 m di spessore nel Lago Maggiore. Alla base della figura sono indicate le temperature medie mensili del lago alla superficie ed alle profondità di 20 e di 300 m.

C. Vento. È questo un fattore che può avere una importanza considerevole soprattutto nei laghi poco profondi, dove può sconvolgere una situazione di stratificazione, portando ad una omogeneizzazione di molte delle caratteristiche ambientali e dei popolamenti planctonici eventualmente prima scaglionati in profondità.

Si devono ricordare ancora, a questo proposito, le sesse interne provocate dal vento, non per le variazioni di temperatura che esse determinano lungo piani isobatici (infatti, la vita planctonica non modifica il suo rapporto con la massa d'acqua ospitante e viene soltanto spostata passivamente con essa a profondità diverse da quelle che prima occupava, rimanendo però costante la temperatura), quanto per il trasporto che la sessa termica implica per la massa d'acqua dello strato in gioco, e quindi per tutti gli organismi ospitati.

Venti molto forti possono provocare un accumulo sottovento, per deriva, di acque epilimniche, tale da determinare addirittura la superficializzazione dell'ipolimnio nella zona sopravvento. È questo un fenomeno che si verifica, per esempio, abbastanza frequentemente nei laghi di pianura transalpini (Lago di Zurigo, Lago di Costanza): è chiaro come, in casi del genere, si abbia uno sconvolgimento, anche se temporaneo, di un assetto distributivo dei popolamenti planctonici.

D. Ossigeno. L'esaurimento dell'ossigeno che, durante i periodi di stratificazione termica, si determina progressivamente dal basso verso l'alto nello strato ipolimnico, riduce lo spessore di acqua vivibile per gli organismi aerobici. L'effetto è reso ancora più evidente per la presenza di sostanze tossiche (per esempio, H_2S), conseguente ad una situazione durevole di anossia. Tali fenomeni, evidenti soltanto in ambienti ad alto grado di trofia, saranno responsabili di uno spostamento verso gli strati superiori dei popolamenti ipolimnici.

Raramente avviene che questo fenomeno, tipicamente stagionale, possa essere risentito anche per le modificazioni delle concentrazioni di ossigeno dipendenti dall'alternarsi del giorno (produzione) e della notte (consumo): si tratta in questi casi di ambienti poco profondi, invasi spesso da piante acquatiche, ad elevato metabolismo, nei quali a valori di sovrassaturazione in ossigeno, che spesso si hanno nelle ore pre-crepuscolari, succedono valori deficitari - finché dura il buio della notte - per gli enormi consumi respiratori, e ossidativi in genere.

E. Gravità. Si attribuisce da alcuni Autori una notevole importanza a questo fattore, nel senso che gli organismi a più basso peso specifico si rinvergono presso la superficie, e quelli a più alto nelle acque profonde. C'è però da pensare se non si sia qui confusa la causa con l'effetto, nel senso che è supponibile che ogni forma abbia selettivamente sviluppato quelle caratteristiche di maggiore o minore passiva galleggiabilità, che sono più idonee alla permanenza nello strato d'acqua che offre ad essa condizioni ottimali.

F. Alimento. Si ritiene che l'addensamento di Crostacei e Rotiferi a livello del termoclinio sia legato al fatto che molto materiale organico in disfacimento ed organismi morenti subiscono a questo livello una sosta nel moto di caduta verso il fondo, dovuta al rapido variare lungo questo strato dei valori di densità e di viscosità, determinandovi, quindi, una concentrazione di materiale nutritivamente utile. Molto spesso l'alimento non è fornito direttamente dai materiali in disfacimento, ma dai batteri e dai protozoi, che immediatamente lo aggrediscono in acque più superficiali e vanno calando verso il fondo con esso.

Per molti crostacei fitofagi si osserva la permanenza notturna, almeno per qualche ora, al livello al quale giace il massimo addensamento delle specie fitoplanctoniche appetite. Tale livello spesso risulta essere troppo superficiale per la permanenza di molte forme fitofaghe durante le ore diurne, che vi migrano appunto soltanto quando il sole è calato dietro all'orizzonte e vi si trattengono per un periodo più o meno lungo, che non va al di là del sorgere

del sole. In ciò si può ravvisare un fenomeno adattativo di difesa contro gli organismi predatori, più efficienti in condizioni di visibilità. In ogni caso, la profondità media di presenza è generalmente minore per gli organismi fitofagi che non per i predatori.

G. Altri fattori biologici. Si osserva generalmente che le forme giovanili dei Crostacei Entomostraci si situano ad una profondità minore che non gli individui adulti delle stesse specie: in qualche caso, ciò può essere imputato ad un differente regime alimentare.

Come già si è accennato, vi sono organismi che, per la loro storia e per la loro attuale distribuzione geografica, si possono considerare in alcuni laghi come relitti glaciali: organismi, cioè, adattatisi a vivere in condizioni ambientali che si sono venute man mano differenziando climaticamente da quelle nelle quali ha operato la selezione che li ha prodotti. Sono quindi organismi che preferiscono le acque fredde, e che le vanno a cercare, durante la stagione estiva, in profondità. Un esempio tipico è il *Mixodiptomus laciniatus* che popola i grandi e profondi laghi marginali dell'Italia settentrionale. Nelle acque ipolimniche, però, è scarso il cibo, e questi organismi rimediano alla situazione con una sosta nello sviluppo durante la stagione calda, che riduce quindi le necessità alimentari, e compiendo migrazioni notturne fino in vicinanza del termoclinio.

Migrazioni verticali giornaliere

Come si è già accennato, alcuni organismi effettuano movimenti migratori, a ritmo giornaliero e con una consistente componente verticale, apparentemente in conseguenza dei diversi valori che determinate caratteristiche ambientali assumono durante il ciclo nictemerale.

Queste migrazioni possono assumere aspetti differentissimi, a seconda delle specie e degli stadi di età, e a seconda dell'ambiente nel quale l'osservazione è condotta. Si hanno migrazioni dall'ipolimnio più profondo alla superficie o fino al termoclinio durante la notte; migrazioni più modeste, sempre notturne, dal metalimnio verso la superficie; eccezionalmente migrazioni inverse – di organismi che si trattengono vicino alla superficie nelle ore di luce e scendono in profondità durante la notte; migrazioni bi-giornaliere di organismi che risalgono alla superficie all'alba e poi ancora al tramonto. A complicare ancora di più le cose, accade spesso che in uno stesso ambiente individui della stessa specie, ed appartenenti allo stesso stadio di età, si comportino diversamente, determinandosi così, per un periodo più o meno lungo, una separazione della popolazione in due strati lontani tra loro.

Nonostante tutte queste disparità di comportamento delle varie specie e delle modificazioni che ciascun ambiente può imprimere al comportamento consueto per le singole forme, si può senz'altro asserire che gli strati superficiali sono più fittamente popolati durante le ore notturne e che negli strati profondi si ha un aumento delle densità di popolamento durante le ore diurne.

L'ampiezza della migrazione è, in genere, differente per ogni gruppo di organismi, dipendendo largamente dal livello al quale essi preferibilmente si trattengono di giorno. Differente è anche la velocità con la quale questa migrazione è effettuata: il tempo richiesto essendo naturalmente legato alle diverse capacità locomotorie, ma anche alla direzione lungo la quale il percorso è effettuato, essendovi organismi che ascendono praticamente lungo la verticale, altri lungo un piano più o meno obliquo, ed altri ancora a zig-zag.

Un organismo dei nostri grandi laghi, capace di ampie migrazioni, è il *Mixodiptomus laciniatus*, che percorre nei due sensi tutti i giorni, durante la stagione calda, una distanza sulla verticale approssimativamente di 50 metri. Un esempio ne è dato nella figura 37, che rappresenta il movimento migratorio delle femmine adulte di questo diaptomide nel Lago Maggiore, all'inizio del mese di Novembre. I prelievi furono effettuati con *plankton-sampler* lungo diversi orizzonti (superficie, -5, -10, -15, -20, -30, -40 e -50 metri) ed i numeri degli individui rinvenuti vennero riferiti ai volumi di acqua filtrata. La rappresentazione grafica della figura si basa sulle "curve sferiche di Lohmann", per le quali il valore delle ascisse corrisponde alla radice cubica del numero di individui in mille litri di acqua: in altri termini, gli istogrammi rappresentano la sezione mediana di solidi il cui volume è proporzionale ai valori di conteggio.

La maggior parte delle ricerche sulle migrazioni è stata condotta sui Crostacei. È noto però che fatti migratori sono molto evidenti anche in altri organismi, come ad esempio la larva del *Chaoborus*, che si trattiene durante le ore diurne a contatto dei sedimenti, anche quando le concentrazioni di ossigeno abbiano valori minimi, e il Dinoflagellato *Glenodinium sanguineum*, che è l'organismo responsabile della colorazione rossa delle acque del Lago di Tovel (Dolomiti di Brenta).

È chiaro che, se noi esplorassimo a distanza di ore una colonna d'acqua, che vada dal punto più profondo di un lago alla superficie, noi dovremmo trovare, in mancanza di migrazioni laterali (attive e passive, o promosse dai moti dell'acqua), sempre lo stesso numero di organismi. Questo, in realtà, non accade mai, in quanto non abbiamo una densità eguale di organismi in punti diversi situati lungo uno stesso piano isobatico (inomogeneità della distribuzione orizzontale) ed in quanto non possiamo sperare di campionare

adeguatamente quelle porzioni dei popolamenti che in determinate ore del giorno si trattengono in prossimità dei sedimenti.

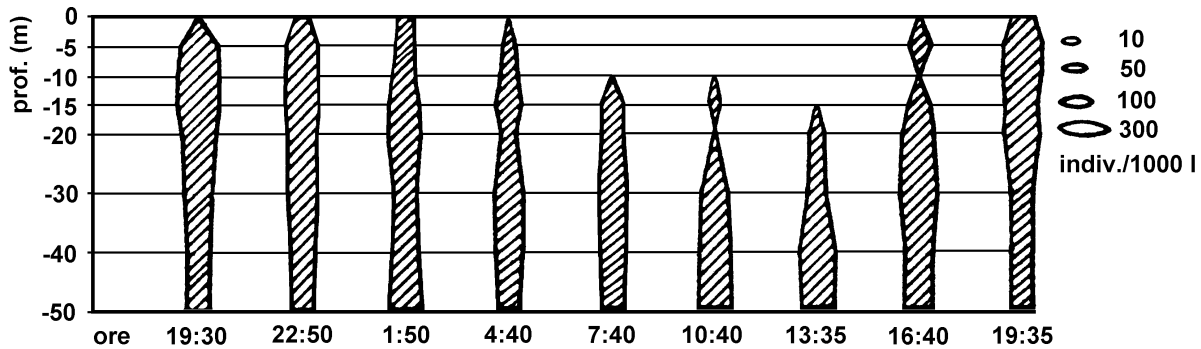


Fig. 37. Distribuzione verticale del copepode *Mixodiaptomus laciniatus* (femmina adulta) entro i primi 50 metri nelle acque del Lago Maggiore, nel ciclo delle 24 ore.

Non si deve assolutamente ritenere che questi modelli di distribuzione siano né generalizzabili, né assolutamente definiti nello spazio: si tratta al massimo di tendenze che hanno colpito l'attenzione degli osservatori per il loro frequente ripetersi in ambienti diversi. Spesso accade che un popolamento di una stessa specie si comporti in modo diverso in ambienti separati e che, per le loro più importanti caratteristiche, potrebbero sembrare assimilabili ad una stessa fisionomia lacustre. Si deve riflettere al fatto che ogni lago esprime indubbiamente una sua caratteristica ed individuale fisionomia ambientale che, in diverso modo quindi, può operare sulla reattività fisiologica di individui di una stessa forma sistematica; ed inoltre al fatto che molti dei popolamenti euplanctonici sono confinati nel pelago di un lago in modo non molto meno assoluto di quanto avvenga per i popolamenti insulari: si tratta cioè di popolamenti spesso relativamente antichi che, in base alle caratteristiche ambientali, si sono venuti differenzialmente selezionando, e per i quali, quindi, c'è da presupporre una reattività fisiologica anche differente.

Diversità nella composizione e ricchezza dei popolamenti planctonici nella zona litorale e nella zona pelagica

La fascia litorale offre condizioni di vita particolari rispetto alle zone d'acqua libera situate più al largo: vi troviamo pertanto di norma un popolamento planctonico assai diverso.

La comunità planctonica che vive nelle acque litorali risulta infatti costituita da elementi pelagici frammisti a planctonti tipici che vivono in stretti rapporti

con la popolazione bentonica litorale, quali Ciclopidi di grandi e piccole dimensioni, molti Cladoceri, qualche Ostracode.

Il confine tra queste due comunità planctoniche può essere più o meno netto e più o meno lontano dalla linea di riva, in dipendenza dalle condizioni climatiche (stratificazione, vento, ecc.) e dalla situazione morfologica della riva (a debole pendenza, con abbondanti insediamenti di piante acquatiche, a scarpata di roccia, ecc.).

L'acqua della fascia litorale ha, proporzionalmente al suo volume, una più estesa superficie di contatto con i sedimenti, ed è quindi più ricca delle sostanze estrattive che si liberano da questi: ciò può spiegare il maggior rigoglio della vita vegetale in tale zona. Nella fascia litorale l'acqua è però mediamente più torbida e subisce una escursione termica stagionale più pronunciata rispetto al pelago (i laghi cominciano a gelare dalla riva, il calore della radiazione solare che perviene ai sedimenti litoranei è immediatamente ceduto all'acqua sovrastante).

Il fenomeno della migrazione verticale di planctonti pelagici, che vengono a trovarsi in acque litorali durante la loro permanenza nello strato più superficiale, può condizionare un arricchimento artificioso del popolamento planctonico litorale. La migrazione di ritorno, infatti, sarà fermata ad una certa profondità - inferiore a quella consueta - dai sedimenti; le brezze notturne regolari, con la deriva che possono determinare, divengono così agenti di arricchimento planctonico del litorale sottovento.

Queste, ed altre ancora, sono le cause che consuetamente elevano il valore della biomassa sottostante all'area unitaria alla superficie del lago, nella zona litorale rispetto alla zona più propriamente pelagica.

Distribuzione orizzontale del plancton (sovra- ed infra-dispersione)

Se una massa d'acqua fosse veramente stagnante oppure avesse anche un moto, ma regolare ed uniforme in tutti i suoi punti, avremmo indubbiamente una forte tendenza negli organismi consumatori a mantenere una posizione spaziale coordinata con le posizioni o le sfere di influenza degli altri organismi circostanti. La situazione non sarebbe molto diversa, quindi, da quella normalmente bene ordinata, che si trova per le biocenosi dell'humus.

Se invece, come generalmente avviene, la massa d'acqua presenta un gradiente di velocità rispetto alla profondità, noi assisteremo in ogni momento ad una deriva di parcelle orizzontali dell'intera biocenosi, il che porterà come conseguenza a slittamenti orizzontali di ciascuna di esse rispetto alle altre, stabilite a profondità diverse. Pertanto, se abbiamo una corrente più forte alla superficie, come solitamente avviene, lo zooplancton che vive negli strati d'acqua più profondi non si nutrirà delle alghe appartenenti all'originale spazio

verticale d'acqua, ma di quelle prodotte e provenienti da differenti entità spaziali, con il tempo progressivamente sempre più distanti.

Queste semplici considerazioni permettono di asserire in linea teorica che, se lungo un piano orizzontale esistono irregolarità di distribuzione anche minime, queste irregolarità saranno mantenute, ed il loro numero tenderà ad aumentare, poiché il riassetto di un equilibrio tra cibo a disposizione (per esempio, alghe) e necessità alimentari dei fitofagi sarà impossibile in una struttura di masse d'acqua sovrapposte una all'altra, che si muovano con velocità, ed anche con direzioni, diverse. Per esempio, se osserviamo la situazione molto schematicamente rappresentata dalla figura 38, abbiamo che al tempo zero esistono due quadri contigui (A e B) con una densità di popolamento significativamente diversa, pur essendo pressoché eguale il rapporto tra alghe e copepodi. Una osservazione ripetuta, dopo il tempo unitario con il quale è stata misurata la velocità di corrente, nella stazione B ci rivelerà un assetto molto diverso, in quanto il popolamento zooplanctonico più profondo sarà stato spostato di poco, per le deboli correnti che su di esso possono agire, mentre il popolamento fitoplanctonico, più superficiale, avrà percorso un tratto più lungo, risultandone un rapporto tra fito- e zoocenosi squilibrato (troppi consumatori!), per cui ci si dovrà attendere, permanendo la situazione, una riduzione numerica dell'intera comunità.

Bisogna per di più tener presente che le migrazioni verticali, che molti zooplanctonti compiono nel ciclo giorno-notte, complicano ancora di più la situazione, e divengono esse stesse promotrici di nuove irregolarità nella distribuzione del popolamento planctonico. Infatti, il soggiorno presso la superficie di un copepode, lo esporrà di regola ad una deriva maggiore di quella che, nello stesso lasso di tempo, subirà lo strato di permanenza diurna; quando avverrà la migrazione di ritorno, il copepode non rientrerà quindi nella stessa massa d'acqua d'origine, ma in un'altra, che potrà avere un assetto biocenotico nella colonna d'acqua soprastante molto diverso da quello di origine, e che poteva essere equilibrato. In altre parole, il movimento migratorio, di ascesa - permanenza - discesa - permanenza, si compone con una famiglia di movimenti (correnti che modificano la loro velocità con la profondità, in genere diminuendola) che hanno una predominante componente orizzontale.

Tutto ciò determinerà, anche nell'ipotesi di una regolare distribuzione del fitoplancton come delle caratteristiche ambientali che influiscono sul suo accrescimento, inevitabilmente, con il tempo, zone di rarefazione e zone di affollamento, conseguenti alla maggiore o minore utilizzazione che di esse viene fatta da parte degli organismi fitofagi. Statisticamente troveremo spesso una correlazione tra una densità di alghe e la dimensione della popolazione di fitofagi che di esse si nutrono, ma ciò sarà soltanto il risultato

temporaneamente raggiunto di un processo fortemente dinamico di controllo reciproco tra i due componenti.

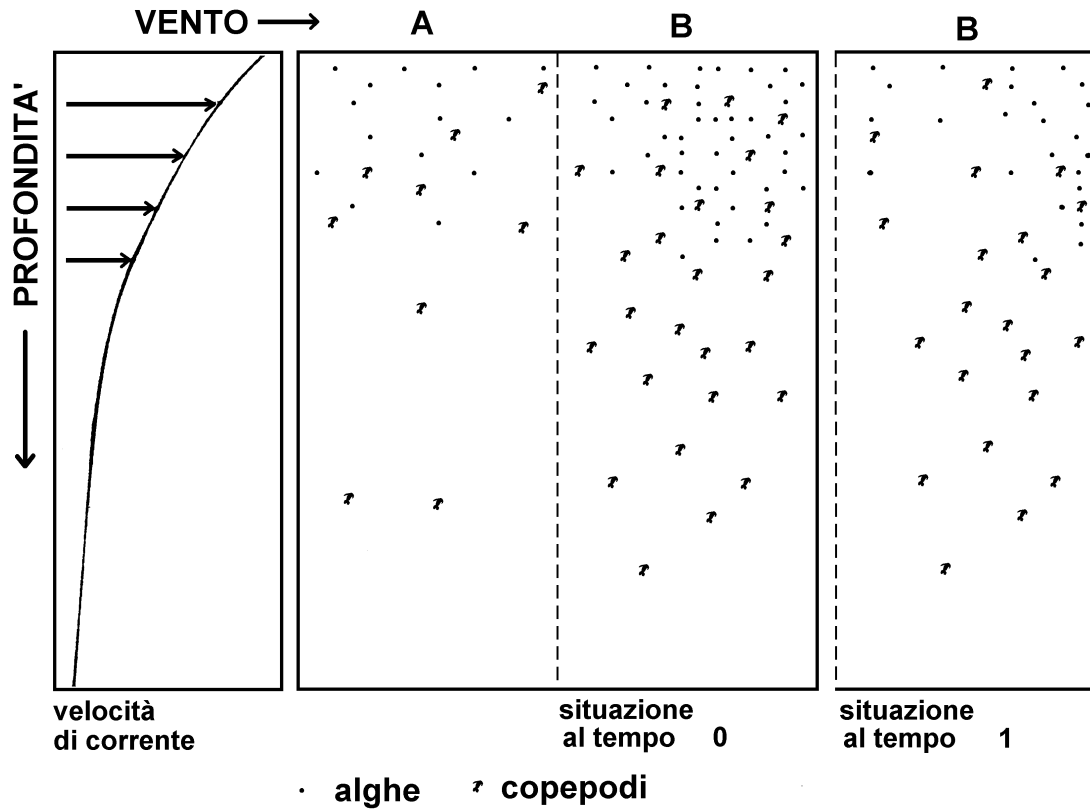


Fig. 38. Raffigurazione schematica dello slittamento – una sull'altra – delle parcelle di un popolamento planctonico situate a diversa profondità, in dipendenza del differente trasporto effettuato dalla corrente, di differente intensità ai vari livelli.

Queste considerazioni possono sembrare forse eccessivamente speculative, ma dobbiamo riflettere all'importanza che riveste, in una qualsiasi biocenosi, l'esatto equilibrio tra preda e predatore, che risulta il più economico per lo sfruttamento delle energie a disposizione nel sistema.

Sono stati condotti numerosi studi statistici sul rendimento delle reti e delle trappole da plancton, usate ripetutamente nella stessa posizione, e quindi in posizioni tra loro lontane di un medesimo lago, per indagare se lo zooplancton fosse distribuito a caso nei diversi strati orizzontali. Se una popolazione è distribuita a caso, i conteggi di una serie di raccolte condotta entro uno strato saranno compresi in una serie di Poisson, dove la media è uguale alla varianza, e cioè al valore medio degli scarti dalla media elevato al quadrato. Se la distribuzione è tale che gli individui siano spazati più regolarmente di quanto avverrebbe in una distribuzione casuale, essi si

definiscono "infradispersi"; se, invece, sono distribuiti in sciame od affollamenti separati gli uni dagli altri da zone di rarefazione, allora sono detti "sovradispersi".

Nel caso della infradisersione, la varianza risulterà inferiore al valore della media, nel caso della sovradispersione, la varianza sarà invece superiore al valore della media.

Si sono compiute ricerche in questo stesso senso anche nel Lago Maggiore. I casi di infradisersione rilevati furono soltanto due: per il *Mixodiptomus laciniatus* maschio in superficie e per l'*Eudiptomus vulgaris* maschio a 15 metri di profondità. I casi di sovradispersione sono molto più numerosi e sembrano verificarsi con maggiore frequenza negli orizzonti superficiali (superficie, 5 e 10 metri di profondità) che non in quelli sottostanti. Si è notata ancora una tendenza costante alla sovradispersione per le forme giovanili di copepodi, ed in generale sono risultate più sovradisperse le popolazioni di copepodi rispetto a quelle dei cladoceri e dei rotiferi. Ciò può far pensare che, stante il diverso meccanismo di riproduzione, anfionica nei primi e partenogenetica negli altri due gruppi, lo sciame possa avere un significato adattativo, rendendo più facili durante i periodi di riproduzione gli incontri tra individui di diverso sesso.

I risultati di simili indagini sono scarsi e spesso discordanti. Non si deve dare particolare risalto, però, a concordanze e discordanze, in questo campo di ricerche, poiché abbiamo certamente una modificazione delle tendenze alla gregarietà durante le varie stagioni dell'anno (periodi riproduttivi) ed ore del giorno, ed abbiamo infine una partecipazione dell'ambiente nel determinare la risposta (luce, stratificazione, ecc.).

Tutto ciò premesso, potrà sembrare strano che organismi della stessa specie, dello stesso stadio di età, raccolti contemporaneamente dagli stessi strati in punti più o meno distanti dello stesso ambiente lacustre mostrino una struttura biometrica diversa. Queste diversità, in alcuni casi (Lago Maggiore: *Mixodiptomus laciniatus*) sono statisticamente valide, e cioè suggerirebbero l'esistenza di un frammentamento di un popolamento pelagico continuo in sub-unità demografiche, morfologicamente separabili.

Sembra arischiato di ritenere che ciò possa essere ascritto ad un isolamento genetico, all'esistenza, cioè, di meccanismi che rendano impossibile la teorica panmissia. Più probabilmente, si deve pensare a parcelle di popolamento che hanno espletato il loro sviluppo in condizioni ambientali diverse (diversità nell'epoca di schiusa dell'uovo, differenze di temperatura, ecc.), ma che indubbiamente non perdono il "contatto" reciproco, il che ha anche il significato di una maggiore probabilità di riproduzione tra forme morfologicamente simili, in quanto spazialmente vicine.

SUCCESSIONE STAGIONALE DEI POPOLAMENTI PLANCTONICI

Prima di affrontare questo argomento, conviene di soffermarsi un poco sui concetti di ecosistema e di climax, basilari in ecologia e che possono servire a comprendere meglio questo fondamentale aspetto dell'ambiente pelagico.

Quando un ambiente terrestre è modificato sostanzialmente rispetto alle sue caratteristiche primitive o si forma ex-novo (alluvioni con forti depositi sedimentari, disboscamento totale, bacini lacustri che si svuotino completamente, ecc.), notiamo la comparsa di specie vegetali, prima, e quindi di specie animali, che possiamo considerare come "pioniere" della ricolonizzazione. Tra queste specie potranno esservi elementi più o meno adatti alle condizioni ambientali del momento; via via altre si aggiungeranno o si sostituiranno per competizione, ma il processo di trasformazione non sarà né breve né semplice, perché ciascuna delle specie insediate contribuirà a modificare di per sé, con le sue esigenze alimentari, con i suoi prodotti di decadimento o di escrezione, ed in vari altri modi, l'ecosistema, cioè l'ambiente, inteso nel complesso delle sue caratteristiche fisiche, chimiche e biologiche.

Attraverso una serie di stadi di perfezionamento "sere" degli anglosassoni), e di adattamento in qualche caso, della intera comunità biologica, si perviene alla fine ad una comunità organizzata ed in equilibrio con le caratteristiche ambientali abiotiche e con il clima locale. Questo stadio finale viene detto climax, ed ha una notevole importanza per la definizione e la localizzazione delle zone biogeografiche alla superficie della terra. Lo stato di climax, infatti, a differenza degli stadi che lo hanno preceduto, ha una notevole capacità omeostatica: può, cioè, mettere in atto meccanismi, che riescono a mantenere la comunità nella composizione e nella struttura raggiunte, nonostante l'intervento di variazioni non troppo pesanti delle condizioni tipiche, come, ad esempio, una maggiore incidenza di una forma infettiva, una modesta variazione climatica, ecc. Il climax, cioè, è una comunità conservatrice, che ha un certo potere di difesa contro le innovazioni.

Nell'ambiente terrestre, la base fondamentale della comunità di climax è data dalle così dette piante perenni. Un tale componente manca nell'ambiente pelagico, e ciò rende immediatamente ragione dei molto minori poteri omeostatici dell'ambiente acquatico e della difficoltà di applicare anche a questo il concetto teorico di climax.

Due importanti constatazioni possiamo fare, però, se studiamo da un lato la distribuzione degli organismi planctonici nelle varie zone climatiche alla superficie della terra e dall'altro le variazioni quantitative e qualitative dei popolamenti planctonici nel corso di un periodo pluriennale, in confronto tra ambienti limnici di grandi e piccole dimensioni.

1. In un lago di zona temperata, sarà in estate, e rispettivamente in inverno, che troveremo elementi caratteristici per la loro distribuzione in fasce climatiche più calde e più fredde.
2. In un ambiente di grandi dimensioni, la ripetizione, anno per anno, delle facies stagionali della biocenosi planctonica, sarà molto più costante che non in un ambiente di piccole dimensioni.

Ciò dimostra che la vicenda climatica stagionale nell'ambiente acquatico riveste una importanza molto maggiore che nell'ambiente terrestre nel determinare la composizione della comunità momento per momento e che il dimensionamento dell'ambiente ha una grande importanza nel permettere una regolarità del ciclo annuale delle successioni. È proprio in questo ciclo di successioni, quando abbia raggiunto e conservi una regolarità che noi possiamo riconoscere un significato di climax. È evidente quanto in comune abbia questo modo di vedere le cose con le ormai vecchie teorie della limnologia regionale (Naumann), e cioè della replica in laghi territorialmente vicini, e che riconoscano gli stessi meccanismi di genesi, di quadri biocenotici caratteristici.

In altri termini, raramente è giustificato di paragonare la composizione di una biocenosi planctonica tipica di un lago in un determinato momento stagionale con quella di un altro lago nello stesso momento. Molto più istruttivo sarà il confronto tra le caratteristiche della successione nell'intero ciclo annuale, in quanto queste ci possono orientare, ad esempio, sulla funzione comune che un determinato organismo vegetale esplica, predisponendo la successione ad altro vegetale, o preparando le condizioni adatte ad un fitofago.

Va subito notato che l'ecosistema acquatico, quando non raggiunga dimensioni enormi (gli oceani, i mari, i più grandi e profondi laghi) ha una stabilità nel tempo certamente inferiore a quella dell'ambiente terrestre in genere: il lago evolve ("invecchia") più rapidamente di una foresta o di una prateria, ed è perciò che in laghi pur di discrete dimensioni noi vediamo, anche nel corso di pochi decenni, intervenire percettibili modificazioni nel condizionamento ambientale, e quindi nel popolamento.

Le possibilità di insediamento di una specie in un ambiente dipendono da un lato dalle caratteristiche fisiologiche della specie stessa - che le permettono, per esempio, di prosperare entro un certo ambito di temperatura, di luce o in presenza di una determinata sorgente alimentare; dall'altro, dalle caratteristiche fisiche, ed anche chimiche, dell'ambiente. Si verifica pertanto frequentemente il fatto, cui si è dianzi accennato, che la vita di una specie in un determinato ambiente sia possibile soltanto in un determinato momento stagionale. Perché l'insediamento abbia successo, occorre però che le

condizioni ambientali congrue abbiano una durata tale da permettere il completamento del ciclo biologico della specie, e che la specie stessa sia provvista di meccanismi che le permettano di sopravvivere (spore: alghe, uova durature: rotiferi, cladoceri, copepodi; stadi dormienti: copepodi; ecc.) nel restante periodo sfavorevole.

Accanto a queste specie, che possono quindi fornire alla biocenosi delle rappresentanze estemporanee, abbiamo specie a più largo spettro ecologico, che sono presenti tutto l'anno.

La successione stagionale dei popolamenti planctonici è data appunto dalle diverse relazioni che si stabiliscono tra le variazioni stagionali di partecipazione delle specie persistenti e la comparsa, nei diversi momenti stagionali, di popolamenti più o meno effimeri nell'ambiente pelagico.

Istruttivo, a questo riguardo, è il comportamento del fitoplancton nelle acque superficiali, per quanto si riferisce alle esigenze di clima termico e di clima di radiazione luminosa, per cui si riescono a distinguere, in quasi ogni ambiente, quattro facies caratteristiche, corrispondenti alle quattro stagioni, secondo il prospetto riportato in tabella 2.

Questa è però una prima schematizzazione, che tiene conto soltanto della variazione stagionale delle più importanti caratteristiche dell'ambiente fisico.

Le difformità chimiche giocano un ruolo altrettanto importante, e decisivo addirittura, per quanto riguarda la fittezza dei popolamenti autotrofi. Dobbiamo anzitutto ricordare l'arricchimento di sostanze nutrienti, che si determina nello strato fotico durante il periodo o i periodi di piena circolazione.

Tab. 2. Spiegazioni nel testo.

Optimum di luce	Optimum termico	
	+	-
+	estiva	primaverile
-	autunnale	invernale

Questo fenomeno rappresenta indubbiamente l'evento più considerevole dal punto di vista trofico nel ciclo stagionale. Abbiamo, però, ancora le precipitazioni atmosferiche, con il loro carico di composti azotati, ed in determinati periodi stagionali (quando la stratificazione non sia ancora accentuata) gli apporti di acque immissarie più o meno ricche, a seconda della natura litologica e della copertura vegetale del territorio di provenienza.

La composizione della biocenosi pelagica sarà regolata momento per momento anche da fattori più strettamente biologici. Il patrimonio energetico chimico che, ad un certo momento (inizio della stratificazione), è confinato nello strato fotico, è ripetutamente riciclato durante il periodo di stagnazione

termica, passando da organismo ad organismo, sebbene si determini una progressiva diminuzione dei contenuti per quella quota di sedimentazione organica, che non riesca ad essere completamente demolita al disopra della barriera del termoclinio.

Si deve anche aggiungere che le sostanze provenienti da queste demolizioni non sono necessariamente eguali a quelle di partenza, intervenendo organismi eterotrofi, ed addirittura consumatori di detrito, che abbreviano il ciclo dei nutrienti, ed anzi si avvantaggiano di una determinata situazione passata, per una affermazione più o meno duratura nella biocenosi.

Il popolamento algale contribuirà a regolare direttamente, nella sua variazione stagionale, e quindi nella sua diversa aggredibilità e utilità da parte degli organismi filtratori, le caratteristiche dei popolamenti fitofagi, e quindi dei predatori, ecc., pur potendo essere compresi, essi pure, in quei popolamenti estemporanei, legati a particolari condizioni dell'ambiente fisico.

Abbiamo quindi in un lago una successione stagionale delle disponibilità chimiche; regolata su questa una successione dei popolamenti fitoplanctonici, e quindi dei popolamenti zooplanctonici. Non si deve, però, ritenere che il popolamento zooplanctonico, nella sua mutevolezza di forme e di densità, sia senza effetto sui popolamenti fitoplanctonici dai quali dipende; si osserva infatti, frequentemente una rapida rarefazione di un popolamento fitoplanctonico sulla base del grande consumo che ne vien fatto da concomitanti specie animali: ciò che può predisporre la successione a specie fitoplanctoniche a caratteristiche ecologiche non molto diverse, tenute precedentemente a freno dal rigoglio della specie con la quale potevano entrare in competizione.

È qui appunto che l'applicazione del concetto di climax all'ambiente acquatico acquista il maggiore significato, perché è chiaro che i rapporti tra un determinato alimento vegetale e un determinato organismo animale che di esso si nutre debbano essere in equilibrio: non soltanto in fase cronologica, ma di rapporti di biomassa, tali da permettere il normale svolgimento del ciclo biologico, anno per anno, delle specie interessate.

Normalmente, in ogni ambiente acquatico, ad un quadro invernale, scarso di specie e di individui, succede, all'inizio della primavera, un rapido ed imponente rigoglio cui segue un lento declino verso il periodo più caldo dell'estate, dal quale, in quasi ogni ambiente, prende avvio una ripresa autunnale, che generalmente non raggiunge, però, i massimi primaverili.

Su questo schema generale, che comprende sia organismi vegetali che animali, si sovrappongono pulsazioni di vita di forme particolari, tanto più delimitate nel tempo, quanto maggiore è la temperatura alla quale si verificano (influenza della temperatura sulla velocità dei processi metabolici).

Un'indagine più raffinata permette spesso di mettere in evidenza che queste pulsazioni, grandi o piccole che siano, sono, per così dire, la risultante di due processi ondulatori sfasati nel tempo: il vegetale, che precede, e l'animale ad esso interessato, che immediatamente lo segue, con una biomassa relativa molto più contenuta.

Si può ritenere che nella maggior parte dei laghi della zona temperata la depressione estiva della densità dei popolamenti planctonici sia, almeno in parte, dovuta alle maggiori necessità alimentari, determinate nei fitofagi dalla esaltazione del loro metabolismo per la più elevata temperatura ambiente, rispetto alla velocità di riproduzione degli organismi fitoplanctonici: si tratterebbe, cioè, di una fase di squilibrio stagionale, che si ripete ogni anno.

In un lago di media produttività, alle nostre latitudini, osserviamo generalmente una successione delle fasi di rigoglio dei diversi gruppi del popolamento fitoplanctonico, così ordinata a partire dal periodo di piena circolazione (fine inverno).

1. Diatomee: probabilmente determinato dalla maggiore disponibilità di silice (lo sviluppo ne è arrestato a concentrazioni di SiO_2 inferiori a 0,5 mg/l), derivante dalla azione del gelo invernale sulle rocce, e sui terreni in genere, del bacino imbrifero e dal rapido convogliamento al lago con le piene primaverili degli immissari; come anche dalla maggiore concentrazione di nutrienti inorganici (N, P), che pervengono allo strato fotico in questo periodo dalle zone di arricchimento a contatto con i sedimenti. Importante è anche la relativamente modesta temperatura primaverile delle acque epilimniche: la maggior parte delle diatomee rallenta infatti le attività vitali a temperature superiori ai 16 °C. Le diatomee più comuni nei nostri laghi sono: *Fragilaria crotonensis*, *Tabellaria fenestrata* e *T. flocculosa*, *Asterionella formosa*, *Synedra acus*, *Cyclotella comensis*, ecc.
2. Crisoficee: questa fase è apparentemente legata all'abbassamento della concentrazione della silice soluta e colloidale, che si determina anche per il consumo che ne è stato fatto dalle diatomee che le hanno precedute. Le specie più comuni appartengono ai generi *Dinobryon* e *Mallomonas*.
3. Cloroficee e Dinoflagellati: sono più tipici della stagione calda. Le prime sembrano rivestire (*Scenedesmus*, *Chlorella*, *Oocystis*, ecc.) una particolare importanza come alimento dei fitofagi.
4. Cianoficee: chiudono la serie nella tarda estate - inizio autunno, quando nello strato epilimnico, per i processi verificatisi durante l'estate, si è venuta formando una notevole quantità di sostanza organica disciolta, che almeno alcune di esse sono in grado di utilizzare direttamente. Può essere che la capacità azotofissatrice, di utilizzazione cioè dell'azoto elementare disciolto nell'acqua, di questo gruppo e la sua stagione di rigoglio, che coincide con

una stagionale povertà di sali nutritivi, abbiano un significato ben preciso. Frequenti nei nostri laghi sono *Caelosphaerium*, *Gloeotheca*, *Microcystis*, *Oscillatoria*, *Lingbya*, ecc.

I popolamenti zooplanctonici si lasciano meglio inquadrare nelle loro sequenze temporali. I Cladoceri (salvo, in qualche circostanza, *Bosmina*) sono tipici della stagione calda. I Copepodi si distinguono in specie a rigoglio prevalentemente invernale (*Cyclops strenuus*, *Mixodiaptomus laciniatus*, che trascorrono a profondità maggiori i periodi più caldi), in specie euriterme (ad esempio, *Eudiaptomus vulgaris*) ed in specie tipiche dell'estate (come *Mesocyclops leuckarti*, *Heterocope saliens*).

Per i Rotiferi, infine, possiamo senz'altro ammettere una preferenza per le acque epilimniche calde, benché pulsazioni di qualche specie siano possibili anche in altri periodi dell'anno. Tipico del popolamento a Rotiferi è la subitanità delle loro fasi di rigoglio, che trova anche una conferma nel fatto che con frequenza i popolamenti più densi non si diffondono all'intero strato superficiale di un lago, ma sono spesso limitati a zone particolari.

Si è parlato sinora di successioni nello strato fotico, considerato come un tutt'uno. In realtà, una vicenda di successioni stagionali si verifica in ogni strato del lago, per le esigenze particolari (ad esempio, di luce e di temperatura), che i diversi organismi possono reperire, soggiornando a profondità diverse anche entro lo stesso strato epilimnico. Abbiamo, per di più, popolamenti di specie animali variamente scaglionati in profondità a seconda degli stadi di età (generalmente, gli stadi più giovanili sono i più superficiali), come anche popolamenti vegetali "vecchi", al termine della loro fase esplosiva, che si accumulano in strati progressivamente più profondi.

La conclusione più importante che possa essere tratta dallo studio della grande massa di ricerche sulla successione stagionale è che, sebbene certi tipi di successione delle forme predominanti, soprattutto dalle Diatomee al *Dinobryon* e alle Cianoficee, si verificano anche in laghi ecologicamente differenti, evidenti eccezioni ad una regola generale, per quanto riguarda l'epoca e le condizioni generali di realizzazione delle successioni, possono essere messe in evidenza, quando una specie o un gruppo siano meglio investigati.

Questa conclusione ha indotto alcuni ricercatori a raccogliere una enorme quantità di dati bruti che sembrano in contraddizione con le conclusioni generali di altri ricercatori. È tuttavia possibile che la vera generalizzazione consista nel fatto che non si possono dettare leggi o regole generali, quando si analizza il comportamento di singole specie.

In ogni caso, si può ugualmente affermare che la regolarità della sequenza delle successioni delle facies planctoniche, anno per anno, è maggiore per i

grandi ambienti lacustri, specialmente se profondi, che non per i piccoli. Le ragioni di ciò sono da imputarsi a due ordini di cause.

Anzitutto, le variazioni climatiche (temperatura, vento, pioggia, eventuale copertura di ghiaccio) che possono verificarsi in un anno rispetto al clima normale della regione, avranno una influenza molto maggiore di modificazione del clima acquatico in un ambiente di dimensioni modeste (pozza, stagno) che non in un lago profondo. Ricordiamo a questo proposito la grande capacità termica dell'acqua, che riduce fortemente le conseguenze di una abnorme vicenda termica stagionale atmosferica: i piccoli laghi del Varesotto e della Brianza, ed anche il grande, ma poco profondo, Lago Trasimeno, possono gelare in inverni particolarmente rigidi; eccezionalmente un inverno rigido e ventoso riesce a modificare la temperatura di omeotermia invernale di un lago profondo (ciò si è verificato nel Lago Maggiore durante l'inverno 1962 - '63, con un abbassamento della temperatura di omeotermia da 6,2 a 5,8 °C).

Inoltre, la maggiore ampiezza del bacino imbrifero del grande lago può mediare spesso le irregolarità delle precipitazioni, territorialmente circoscritte.

D'altro lato, è la stessa grandezza - in termini assoluti - delle tipiche popolazioni nella successione in un lago, che rende tanto più difficile una alterazione quanto più grande la popolazione è ed è stata. Si può anche ritenere che gli adattamenti selettivi, operatisi sulle specie che da millenni popolano un grande ambiente limnico, abbiano permesso l'estrinsecazione di razze capaci di tollerare contenute modificazioni ambientali.

Un caso particolare fra gli ambienti di piccole dimensioni è quello presentato dai laghetti d'alta quota. In questi ambienti la vita è, per così dire, sospesa per un lungo periodo dell'anno, dall'autunno alla primavera, e la sua ripresa avviene in epoca, anche diversa da anno ad anno solo quando si siano raggiunte determinate soglie dei valori ambientali (ad esempio una certa temperatura). Pertanto, la vicenda climatica è qui operante limitatamente ad un breve periodo di tempo, che prende inizio con la ripresa del popolamento attivo. La molto minore complicatezza delle comunità pelagiche di questi ambienti, ed il fatto che per molte specie animali il ciclo biologico annuo si conchiuda con una unica riproduzione, fa sì che vi si noti una regolarità di comportamento molto maggiore che, ad esempio, in uno stagno di pianura.

Per fornire qualche indicazione più concreta sul problema delle successioni, ci riferiremo al Lago Maggiore.

Nello strato dei primi 50 metri d'acqua di questo lago si rinvennero (raccolte con rete), per ciascuno dei più importanti gruppi sistematici, durante un intero ciclo annuale, i numeri di specie, distinte in presenti tutto l'anno ed estemporanee riportati in tabella 3.

Risulta chiara l'importanza, nella struttura dei popolamenti planctonici, degli organismi che sono costretti ad abbandonare la vita pelagica attiva per un periodo più o meno lungo dell'anno. Ciò rende ragione della importanza che rivestono gli svariati meccanismi messi in atto per garantire la continuità dei popolamenti specifici da un anno all'altro da quegli organismi che non possono occupare l'ambiente pelagico in ogni stagione. La figura 38 rappresenta le densità raggiunte da alcune tra le specie più significative entro la colonna d'acqua di 200 cm³ di area, alla superficie, e di 50 metri di altezza, nei vari mesi. Si noti che la scala per le alghe è di 100.000 volte ridotta rispetto a quella degli zooplanctonti, il che permette un grossolano confronto tra le biomasse rappresentate dai diversi popolamenti, avendosi in media una equivalenza volumetrica tra uno zooplanctonte e circa 100.000 cellule algali.

Tab. 3. Spiegazioni nel testo.

	Presenti tutto l'anno		Presenti temporaneamente
Cianof cee	10	1	9
Crisoficee	6	0	6
Diatomee	27	9	18
Dinoflagellati	4	0	4
Flagellati	3	0	3
Cloroficee	9	0	9
Coniugate	5	0	5
Rotiferi	32	9	23
Cladoceri	7	1	6
Copepodi	6	4	2

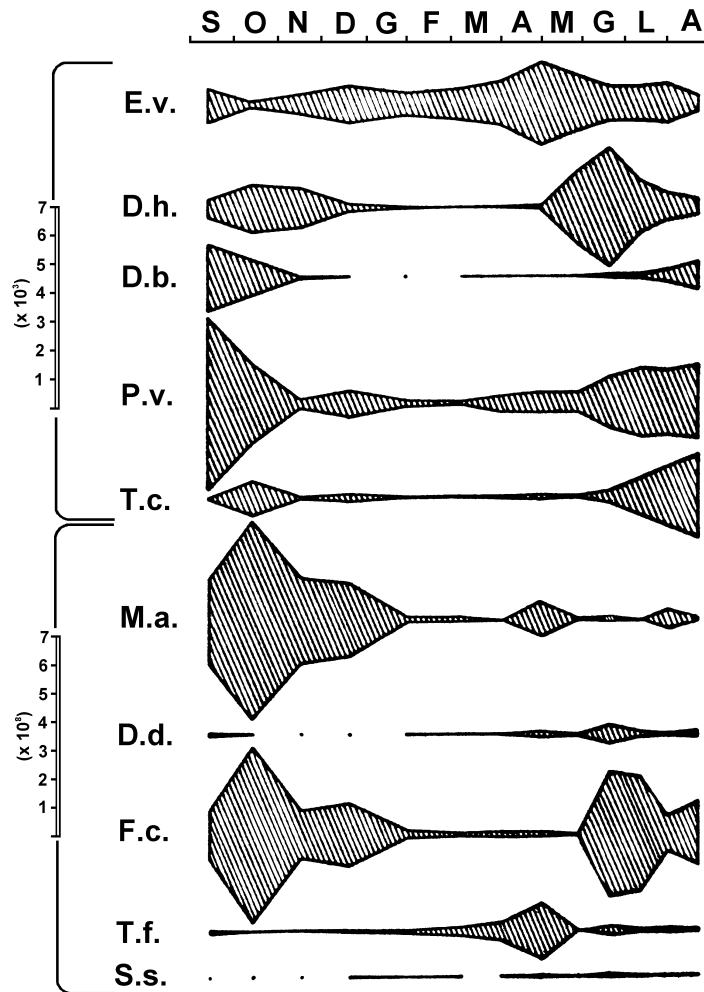


Fig. 39. Densità del popolamento di alcuni organismi planctonici durante un ciclo annuo nel Lago Maggiore.

E.v. – *Eudiaptomus vulgaris*;

D.b. – *Diaphanosoma brachyurum*;

T.c. – *Trichocerca capucina*;

D.d. – *Dinobryon divergens*;

T.f. – *Tabellaria fenestrata*;

D.h. – *Daphnia hyalina*;

P.v. – *Polyarthra vulgaris*;

M.a. – *Microcystis aeruginosa*;

F.c. – *Fragilaria crotonensis*;

S.s. – *Sphaerocystis schroeteri*.

FLOS-AQUAE

L'attenzione dell'uomo è stata sin da epoche lontanissime colpita dal fatto che, in certe raccolte d'acqua (laghi, baie marine, ecc.), si determinavano occasionalmente imponenti variazioni del colore consueto dell'acqua, alle quali le credenze popolari hanno dato significati fantasiosi.

La causa di tale fenomeno è da imputarsi ad un imponente accrescimento (dell'ordine anche di decine di milioni di individui per litro) di un popolamento generalmente monospecifico e vegetale, che si raccoglie nel primissimo

strato d'acqua. Da ciò le espressioni "*water-blooms*", "*Wasserblüten*", "*red-tides*", ecc.

Le specie più frequentemente responsabili di tali fioriture appartengono alle Cianofitiche: non è senza ragione che tre specie, di tre generi distinti di questo gruppo (*Aphanizomenon*, *Microcystis* ed *Anabaena*), sono state designate con il nome specifico di flos-aquae. Altri organismi, però, possono, in altre circostanze, dar luogo a fioriture tanto intense: ad esempio, *Dinobryon*, *Botryococcus*, *Prymnesium*, *Euglena*, ed anche alcune Diatomee, come *Fragilaria*, *Melosira*, *Tabellaria*.

Molto spesso il flos-aquae che si manifesta in un ambiente può essere considerato come una fase nella successione stagionale dei suoi popolamenti planctonici: un evento, che si ripete con una certa regolarità, se pur non sempre con la stessa intensità, ogni anno. Si possono, ad esempio, ricordare il Lago Sirio, presso Ivrea, ed altri numerosi ambienti, generalmente di piccole dimensioni, nei quali il flos-aquae è sostenuto da *Oscillatoria*. Nel famoso Lago di Tovel (Trentino) l'agente è un Dinoflagellato, il *Glenodinium sanguineum*, che al colmo dell'estate e con il concorso di altri fenomeni (migrazione da fototropismo positivo e brezze regolari) determina il singolare arrossamento.

In generale, si può dire - e ci riferiamo qui particolarmente ai flos-aquae determinati da Cianofitiche - che il fenomeno è soprattutto frequente con alte temperature, in regioni calcaree, con pH decisamente alcalino.

Le osservazioni sul contenuto di sali inorganici nutritivi non hanno permesso di trarre conclusioni generali: in qualche caso, sembra addirittura che gli ioni liberi, per esempio fosforo, ostacolino l'insorgenza del fenomeno. Più importante è certamente il ruolo giocato dalle sostanze organiche, come fattori di crescita e come sostanze derivanti dall'organismo responsabile del flos-aquae e capaci di esplicare un'azione algostatica sulle altre specie che potrebbero accrescersi nelle condizioni ambientali del momento.

I flos-aquae rappresentano una condizione patologica dell'ambiente nel quale si determinano, generalmente sostenuta da un eccessivo patrimonio o apporto di sostanza organica. Le conseguenze dannose dei flos-aquae sono di diversa natura: estinzione rapida della radiazione solare, consumo enorme di ossigeno nella fase di decadimento della popolazione (con produzione di acido solfidrico, di metano, ecc., in conseguenza della fermentazione anaerobica del materiale organico sedimentario), danni al popolamento zooplanctonico ed ittico per l'azione meccanica di intasamento delle strutture di filtrazione e degli epiteli branchiali (soffocamento) quando si tratti di forme coloniali filamentose, ed infine la tossicità che densi popolamenti di certe specie algali possono impartire all'acqua ambiente. È a questa ultima conseguenza che si debbono far risalire le periodiche ecatombi di pesce, che

si verificano nel Golfo del Messico (*Gonyaulax*, Peridinea) ed in molti stagni di piscicoltura (*Prymnesium*, Flagellato). Anche le più comuni Cianoficce, d'altronde, possono, quando le acque si mantengano calde e le densità di insediamento superino certi limiti, dare le stesse spiacevoli conseguenze. La tossina specifica sarebbe dializzabile e termostabile.

I flos-aquae da forme filamentose (*Oscillatoria*, *Lingbya*) riconoscono quasi sempre un precedente abbondante insediamento molto nettamente stratificato nella zona di contatto tra l'epilimnio ed il metalimnio, che susseguentemente si sposta in superficie, determinandone solo allora la "colorazione". Nei laghi di Levico, di Caldonazzo, di Bracciano, di Lugano, è questo un fenomeno quasi regolare.

Per quanto riguarda il Lago di Lugano, è interessante notare come il suo emissario, il Fiume Tresa, che scarica nel Lago Maggiore, vi porta, in determinati momenti stagionali, una enorme quantità di filamenti di *Oscillatoria*, che non mostrano, però, di trovare nel nuovo mezzo ambiente le condizioni idonee al loro accrescimento, per cui le loro densità vanno progressivamente decrescendo dalla zona di sfocio del Fiume Tresa (Luino) verso l'emissario Fiume Ticino (Sesto Calende).

CICLOMORFOSI NEGLI ORGANISMI PLANCTONICI (ED ALTRE MODIFICAZIONI SOMATICHE PERIODICHE)

Per quasi tutti gli organismi planctonici le dimensioni degli individui adulti, che raggiungono la maturità successivamente entro uno stesso ambiente, subiscono modificazioni che vengono ripetendosi ciclicamente con un periodo che normalmente è annuale.

Distingueremo anzitutto le modificazioni di grandezza che non alterano sensibilmente la morfologia esterna dell'organismo, potendosi quindi considerare come copie ridotte o ingrandite di una stessa forma, da quelle nelle quali, oltre alla variazione delle dimensioni, si determina anche un'appariscente e cospicua modificazione morfologica (cicломorfosi).

Tra i popolamenti di organismi che vanno incontro a modificazioni del primo tipo ricorderemo i Copepodi, le larve di Insetti, ecc., per i quali la variazione biometrica si chiude nel ciclo annuale.

Nell'altro caso, si tratta di specie che esprimono stagionalmente individui nei quali sono modificate non soltanto le dimensioni corporee, ma anche le strutture esterne, così che si possono distinguere, nelle successive generazioni di una popolazione, forme estive da forme invernali, forme primaverili da forme autunnali. Organismi, che presentano un alto grado di cicломorfosi, si rinvengono soprattutto tra i Cladoceri e i Rotiferi, ma anche alcuni gruppi di alghe possono presentare sensibili variazioni morfologiche.

Variazioni stagionali delle dimensioni di organismi planctonici

Una modificazione della statura corporea, durante il ciclo stagionale, negli individui adulti, man mano maturati da una stessa popolazione, è fenomeno del tutto generale per le specie, anche terrestri, che abbiano un ciclo riproduttivo sufficientemente breve, tale cioè che lo sviluppo dell'individuo a forma adulta possa avvenire per generazioni susseguentisi durante l'anno in condizioni climatiche ed ambientali sostanzialmente differenti. Una temperatura bassa ritarda lo sviluppo, mentre una elevata lo accelera; inoltre, la temperatura estiva stessa e la più intensa radiazione solare possono fornire un più cospicuo approvvigionamento alimentare. Ma moltissime altre possibilità di interazione esistono o si possono supporre tra le condizioni ambientali - che si vengono modificando con il maturare della stagione - e lo sviluppo di organismi che in quell'ambiente vivono.

Significativo, in questo senso, è il caso del Diaptomide *Arctodiaptomus bacillifer*, tipico abitatore dei laghi di alta montagna, nei quali si ha spesso un'escursione termica, anche cospicua, ma contenuta nella breve estate a queste altezze.

Per questo Copepode si ha ogni anno, all'inizio della stagione estiva, una ripresa di vita, o meglio una ricomparsa di forme pelagiche, iniziandosi il ciclo biologico con la schiusa di uova durature, rimaste sui fondi lacustri per tutto il periodo invernale. Queste uova non schiudono tutte contemporaneamente, ma a distanza di tempo, anche di qualche mese. Le condizioni termiche, e quindi anche alimentari, che vengono offerte dall'acqua circostante al nauplio appena schiuso, sono quindi notevolmente diverse per i naupli precoci rispetto a quelli tardivi. L'influenza, determinata dall'ambiente sullo sviluppo alla forma adulta, attraverso i vari stadi di nauplio, di metanauplio e di copepodite, si manifesta nella diversa dimensione che viene ad acquisire l'organismo sessualmente maturo che ne deriva. Si ha così che i primi adulti che compaiono nel lago hanno dimensioni molto grandi; con il proseguire della stagione, gli adulti, che vengono man mano a far parte della popolazione, diminuiscono di dimensioni, e quindi, in autunno, si ha di nuovo un aumento dei parametri somatici. La modificazione biometrica di questi organismi è controllata quindi grossolanamente, ma in modo inverso rispetto alla variazione che stagionalmente subisce la temperatura dell'acqua del lago: fredda in primavera, man mano più calda durante l'estate, e di nuovo fredda in autunno.

Ciclomorfoosi stagionali "sensu stricto"

Ciclomorfoosi particolarmente evidenti sono proprie di gruppi di organismi che hanno una riproduzione asessuata o partenogenetica. Normalmente la modificazione consiste nella produzione di forme più allungate o provviste di processi di vario tipo durante l'estate; si è potuto altresì constatare che di solito la modificazione risulta più evidente in organismi insediati in laghi di media grandezza che non in laghi molto ampi oppure in pozze. Ci sono naturalmente eccezioni a questa regola, soprattutto per quanto riguarda alcuni generi di Rotiferi, nei quali la ciclomorfoosi si verifica con particolare ampiezza nelle popolazioni di pozza, e per i quali è l'inverno la stagione nella quale i processi e le ornamentazioni dell'esoscheletro divengono più cospicui.

La figura 40 dà qualche esempio di variazione ciclomorfoica in Cladoceri, in Rotiferi e in Dinoflagellati.

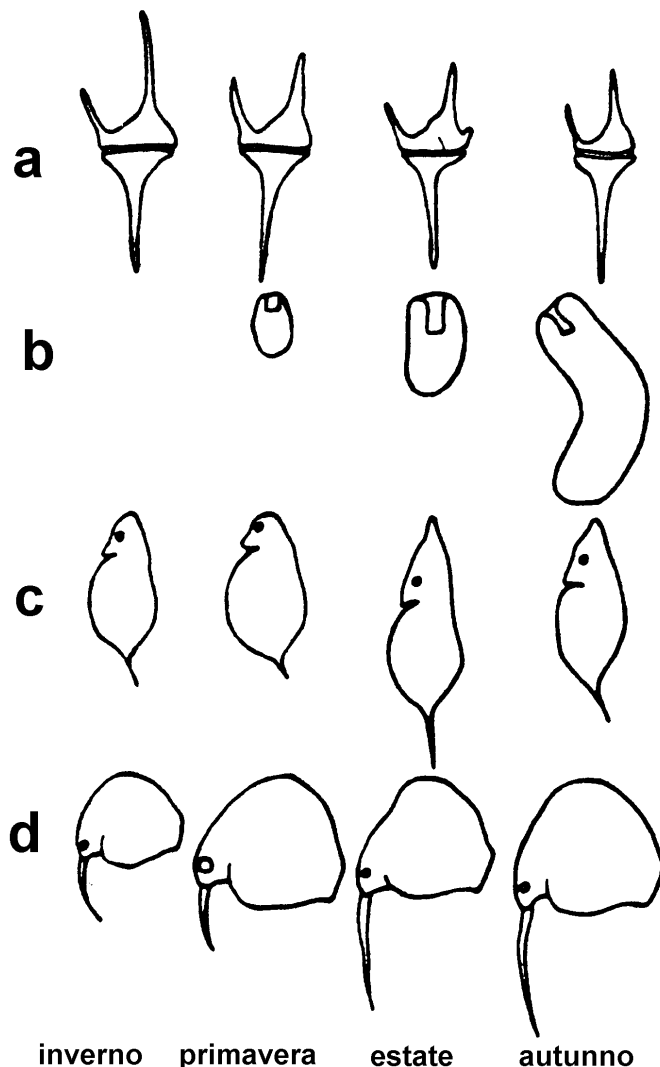


Fig. 40.

- a) *Ceratium hirundinella*: forme invernali molto più allungate delle tozze forme estive; d'estate compare anche più o meno evidente, una quarta spina.
- b) *Asplanchna priodonta*: enorme aumento delle dimensioni somatiche dalla primavera all'autunno.
- c) *Daphnia cucullata*: si noti nelle forme estive l'allungamento generale del corpo, la maggiore lunghezza della spina e la formazione sopra il capo di una protuberanza (elmetto).
- d) *Bosmina coregoni*: nelle forme di stagione calda il diametro antero-posteriore eguaglia o supera l'altezza; le antennule (rostro) sono nelle forme estive-autunnali circa due volte più lunghe rispetto alle forme invernali.

Anche se una specie è capace di esprimere ciclomorfofi, non si deve ritenere che ogni insediamento di tale specie debba necessariamente presentarla: si deve interpretare quindi la ciclomorfofi come un fenomeno di allometria stagionale che si verifica in presenza di determinate condizioni ambientali, e con ogni probabilità quando queste condizioni operano su un substrato genetico recettivo.

Le cause ed il significato di questi cambiamenti di forma stagionali hanno suscitato l'interesse dei ricercatori da molto tempo. Numerose notizie ed informazioni sono state raccolte, ma spesso contraddittorie. Si riteneva un tempo che la modificazione di forma fosse il risultato della variazione del valore di densità dell'acqua, causata dalla modificazione stagionale della temperatura. Si pensava sostanzialmente che ogni planctonte, che deve di necessità abitare un determinato strato d'acqua, deve essere in equilibrio con la capacità di sostentamento dell'acqua di una certa densità; e che, intervenendo modificazioni della densità, i planctonti sono: a) abbassati od innalzati verso strati, nei quali forse non si trovano altrettanto bene; o b) avvantaggiati, se capaci di modificare in qualche modo le loro possibilità di galleggiamento o le loro abilità locomotorie. Quando, in primavera, si verifica un aumento di temperatura, e quindi diminuisce la densità dell'acqua, alcune forme ingrandiscono in vari modi la loro superficie esterna rispetto al volume corporeo, migliorando, così, le condizioni di galleggiamento.

Altri ricercatori sostennero che la causa doveva piuttosto attribuirsi alle modificazioni stagionali della viscosità che non a quelle della densità (entrambe, però, come sappiamo, strettamente legate alla temperatura).

Più recentemente, con esperienze di laboratorio su *Daphnia*, ricercatori americani dimostrarono che fattori significativi sono la temperatura e la luce, alle quali è esposto l'embrione durante il suo sviluppo; ed ancora, che una vivace turbolenza dell'acqua aveva un effetto positivo nel dimensionamento dell'elmetto, se concomitante ad una luminosità di media intensità, quale può verificarsi ad una profondità di circa cinque metri.

Variazioni pluriennali nelle dimensioni delle Diatomee

Il corpo cellulare delle Diatomee è contenuto entro due valve silicee, incastrate l'una nell'altra nello stesso modo di un coperchio con la sua scatola. Avremo quindi una valva (epiteca) un poco più grande dell'altra (ipoteca). La riproduzione normale nelle Diatomee avviene per divisione vegetativa, ed ognuna delle due valve entra a far parte di uno dei due organismi figli, costituendone l'epiteca. Alla prima generazione, avremo quindi un individuo (quello che si è preso l'epiteca materna) di grandezza eguale a quella dell'organismo madre, ed un secondo (quello nel quale l'ipoteca

materna è diventata epiteca) di dimensioni più ridotte, esattamente del doppio dello spessore del bordo della valva. Questi individui figli genereranno, a loro volta, altri organismi con lo stesso procedimento; risulta, quindi, che la grandezza media degli individui provenienti da una coltura monoalgale andrà progressivamente riducendosi, poiché, mentre non si ha la possibilità di avere discendenti di dimensioni maggiori di quelle della cellula di partenza, ad ogni generazione si immettono nella popolazione classi di grandezza sempre minori.

Sostanzialmente lo stesso fenomeno accadrà in un ambiente naturale, nel quale, proseguendo la riproduzione vegetativa per un cospicuo numero di generazioni, osserveremo necessariamente una progressiva riduzione delle dimensioni dell'individuo medio nelle successive riproduzioni, riducendosi man mano nella popolazione la densità delle forme dalle dimensioni originarie e venendo introdotte classi di grandezza sempre più piccole. Conferme di questo fatto sono state trovate nei popolamenti a Diatomee di molti laghi, sia sugli organismi viventi che sulle spoglie silicee di organismi vissuti in passato e che sono andati accumulandosi in ordine cronologico sui fondi lacustri. Così, per *Asterionella gracillima*, si è trovata una riduzione annuale della lunghezza del guscio, che va da un minimo di un micron ad un massimo di otto micron, per ambienti differenti. Si è pensato di utilizzare, con le dovute cautele, i valori di queste riduzioni annue come l'espressione della vivacità produttiva dei popolamenti a Diatomee: infatti, più veloce è la riproduzione, più cospicua sarà la riduzione delle dimensioni rispetto alle dimensioni medie della popolazione di partenza.

Di tempo in tempo, però, con un ritmo che è stato valutato, per le differenti specie di Diatomee e per i differenti ambienti, variabile dai tre agli otto anni, s'interrompe la riproduzione per via vegetativa e si ha formazione di auxospore, processo durante il quale il protoplasma abbandona la sua rigida teca e forma *ex-novo* un involucro siliceo, delle dimensioni massime per ciascuna specie. Quando interviene la riproduzione per auxospore, si ha una rapida risalita dei valori biometrici medi ai valori massimi per la forma e per l'ambiente considerato, e ciò è dovuto al fatto che la riproduzione per auxospore, quando sopraggiunge, interessa la maggior parte degli individui presenti, e che le successive riproduzioni vegetative si svolgono con un ritmo molto più veloce.

CAPITOLO XIV**POPOLAMENTO BENTONICO**

Le popolazioni che si sono adattate a vivere nel contesto dei sedimenti od alla loro superficie costituiscono, nel loro assieme, quella comunità che prende il nome di bentos (o, meglio, benton). Diversamente dal plancton, si tratta quindi di una comunità vivente in pratica su di una superficie, e quindi soggetta non solo alle variabili ecologiche legate alle acque, ma anche a quelle legate ai sedimenti, variabili che cambiano notevolmente con la profondità. Dal punto di vista ottico, infatti, la luce che arriva al fondo ha subito una diminuzione in funzione logaritmica della profondità, determinando livelli batiali limite per l'accrescimento delle diverse macrofite insediate sul fondo, progressivamente meno bisognose di luce, ma che alla fine scompaiono completamente. Dal punto di vista termico, c'è una rapida diminuzione della temperatura a quelle profondità, dove si trova il termoclinio; le stesse termiche fanno sì che quella fascia di sedimenti, compresa in questo strato, presenti temperature più o meno oscillanti. Anche le condizioni chimiche sono soggette a notevoli gradienti verticali a livello del termoclinio. Il sedimento presenta inoltre normalmente, con l'aumentare della profondità dell'acqua sovrastante, una diminuzione delle dimensioni medie dei componenti sia organici che minerali, come anche del contenuto in sostanza organica.

L'interazione della stratificazione termica e chimica e della estinzione della luce da un lato, ed il graduale inabissarsi delle sponde lacustri dall'altro, forniscono quindi agli organismi di fondo una serie di zone concentriche man mano più profonde e dalle caratteristiche progressivamente modificanti. È su tali presupposti che vi è la consuetudine di dividere il fondo di un lago in tre zone: litorale, sub-litorale e profonda. (Fig. 41).

Morfologicamente la zona litorale, più esterna e di bassi fondali, nei bacini più giovani, è regione di erosione; nei bacini già più invecchiati, un gradino della riva (scanno) rappresenta il risultato di tale erosione, che diviene naturalmente più contenuta ed anche abolita se in tale zona vi è un insediamento di vegetazione. Al largo di questo gradino di riva, vi è la zona sublitorale, nella quale si ha deposito di materiale costiero, derivato sia dal processo erosivo del litorale, sia da detrito vegetale, che è trascinato più sotto specialmente dalle correnti sub-superficiali di ritorno. Nei laghi nei quali si hanno densi insediamenti di Molluschi, generalmente si determina un accumulo dei gusci vuoti in una fascia sottostante a quella dove l'insediamento raggiunge i massimi valori. Infine, vi è la zona centrale, profonda, più o meno pianeggiante, nella quale il sedimento proviene principalmente dal più fine detrito minerale sospeso nell'acqua e dai residui della vita planctonica.

I confini delle tre zone suddette non sono sempre facilmente delimitabili. La posizione della zona sub-litorale di transizione può essere infatti più o meno spostata a seconda delle caratteristiche del lago: il suo limite inferiore coincide comunque con l'inizio dell'ambiente afotico. Così, in laghi grandi, profondi, relativamente recenti e trasparenti, l'azione erosiva delle onde può ostacolare lo sviluppo di una ricca vegetazione nella zona litorale, mentre la grande trasparenza può consentire un attecchimento cospicuo, nella zona sub-litorale, di forme che si accontentano di una scarsa radiazione luminosa, come *Chara*. In laghi più piccoli, con maggiore quantità di detrito minerale sospeso e di vita planctonica, la vegetazione più cospicua si avrà nella zona litorale, e la striscia sub-litorale sarà quasi priva di vegetazione.

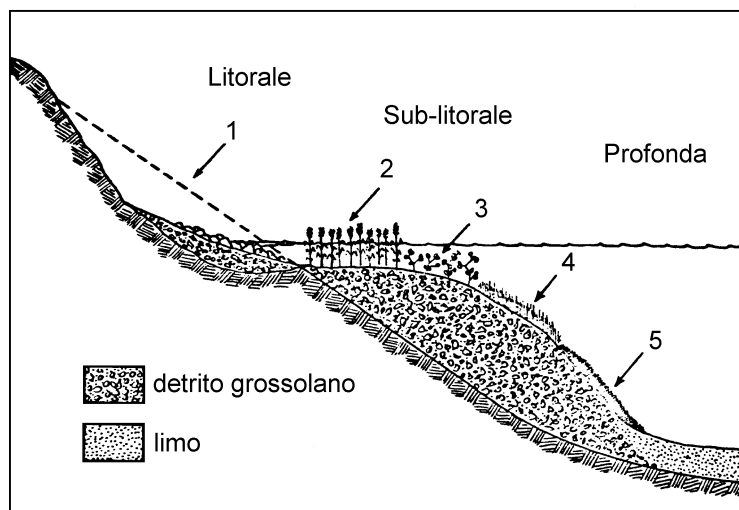


Fig. 41. 1: profilo originario della cuvetta; 2: canne palustri (*Carex*, *Scirpus*); 3 *Potamogeton*; 4: *Chara*; 5: gusci di molluschi.

ZONA LITORALE

La zona litorale, a differenza di quella profonda, più uniforme, è caratterizzata, lungo tutto il suo perimetro, dalla estrema variabilità di fattori ambientali, quali la natura dei sedimenti, l'ondazione, la vegetazione, il profilo della riva, che concorrono a formare tanti ambienti speciali per il bentos litorale, che si organizza quindi in molteplici biocenosi locali e specializzate.

Uno dei fattori ecologici di fondamentale importanza distributiva per il bentos litorale è senza dubbio la natura dei sedimenti che, a parità di altre condizioni può avere un valore selettivo nel limitare o prevenire la colonizzazione da parte di certe specie o di gruppi di organismi, quali, ad esempio, larve di Chironomidi, particolarmente sensibili non soltanto alla natura chimica del substrato (influenzata dalla composizione - chimica delle rocce o dei terreni posti in prossimità o a contatto con un determinato tratto di costa), ma anche alla granulometria delle particelle minerali del sedimento, ed al suo contenuto in detrito organico. I sedimenti limosi, a struttura fine, e quelli grossolani, quali i sabbiosi, i sassosi e le rocce, albergano quindi una fauna bentonica qualitativamente e quantitativamente assai differente.

I sedimenti limosi, che generalmente caratterizzano i tratti di riva più riparati e con debole ondazione, sono molto ricchi di detrito organico, soprattutto costituito da elementi vegetali in frammenti più o meno grossolani; sono frequenti anche resti di organismi planctonici e bentonici, quali valve di Ostracodi e di Cladoceri e residui chitinosi di Insetti. Su questo tipo di substrato gli Oligocheti (*Tubifex*, *Ilyodrilus*) (Fig. 42, l) e le larve di Chironomidi (Fig. 42, h) sono gli elementi più caratteristici e possono raggiungere densità talvolta sorprendenti. Tra il detrito organico più superficiale non mancano Turbellari, piccoli Ostracodi dei generi *Candona* e *Cypris*, ninfe di Efemerotteri, quali *Caenis* (Fig. 42, b) ed *Ephemera*, quest'ultima capace di scavare gallerie tra lo spessore del sedimento.

Tra i Molluschi, i Lamellibranchi (*Pisidium* (Fig. 42, g), *Anodonta*, *Unio*) sono generalmente poco abbondanti, come pure i Gasteropodi, con i generi *Lymnaea* (Fig. 42, f) e *Bithynia*.

Una fauna più povera, soprattutto da un punto di vista qualitativo, presentano i sedimenti sabbiosi che caratterizzano i tratti di riva con ondazione abbastanza sensibile. Presentano una modesta quantità di detrito organico: per la mancanza di vegetazione sommersa o di altri elementi grossolani (ciottoli, pietre), esso tende infatti ad essere trasportato, dal moto ondoso, verso gli strati più profondi. Organismi caratteristici dei litorali sabbiosi sono gli Oligocheti (*Psammoryctes barbatus*) e le larve di Chironomidi (soprattutto *Cryptochironomus*), ma in modo particolare i Molluschi Lamellibranchi, specialmente *Pisidium*, talvolta numericamente ben rappresentati; ai *Pisidium* si accompagnano però anche esemplari di

Sphaerium, *Unio* e *Anodonta*. Tra i Gasteropodi vivono bene i generi *Planorbis*, *Valvata* (Fig. 42, e) e *Bithynia*, e tra gli Insetti le ninfe di Efemerotteri, oltre ad alcune larve di Tricotteri e di Emitteri (Corixidae).

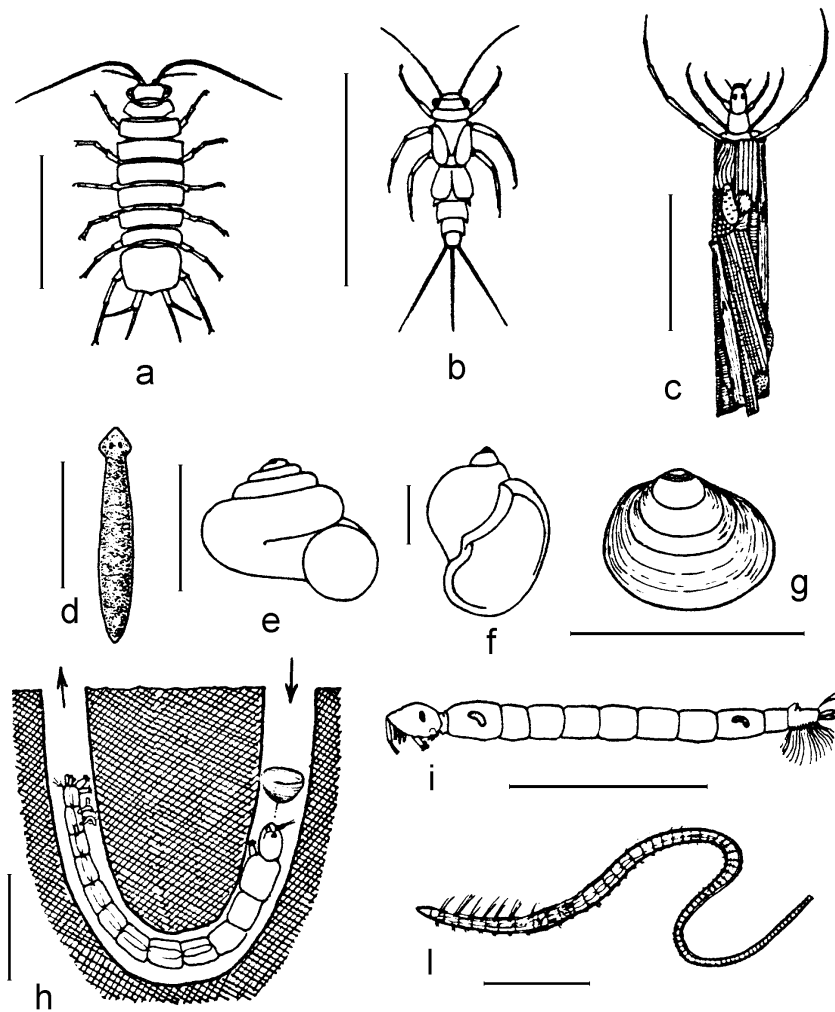


Fig. 42. Rappresentanti della fauna bentonica lacustre.

- | | |
|--------------------------------------|--|
| a: <i>Asellus</i> (Isopodi); | b: <i>Caenis</i> (Efemerotteri); |
| c: <i>Mystacides</i> (Tricotteri); | d: <i>Dugesia</i> (Turbellari); |
| e: <i>Valvata</i> (Gasteropodi); | f: <i>Lymnaea</i> (Gasteropodi); |
| g: <i>Pisidium</i> (Lamellibranchi); | h: <i>Chironomus plumosus</i> (Ditteri); |
| i: <i>Chaoborus</i> (Ditteri); | l: <i>Tubifex</i> (Oligocheti). |

Le biocenosi bentoniche delle rive sassose sono rappresentate da una grande varietà di organismi, tra i quali particolarmente caratteristici sono gli Insetti. Accanto ai Tricotteri, talvolta molto numerosi, sono presenti Efemerotteri, piccoli Coleotteri (Elmidae), larve di Chironomidi, che vivono alla superficie dei ciottoli, spesso rivestita di alghe epilittiche o di muschi.

L'ondazione intensa che di solito caratterizza le rive sassose può determinare condizioni simili a quelle delle acque correnti, per cui queste zone permettono talvolta anche l'insediamento di alcune specie di Plecotteri, caratteristiche dei corsi di acqua.

Alla superficie dei ciottoli sono presenti anche Turbellari (Fig. 42, d) ed Irudinei, mentre tra i ciottoli si muovono Isopodi (*Asellus*: Fig. 42, a), Anfipodi (*Gammarus*) e Molluschi, che trovano cibo e protezione sia tra il mantello di alghe che tra il detrito organico che viene trattenuto tra i ciottoli stessi.

Le sponde rocciose, rivestite di alghe epilitiche, scendono di regola ripide verso il fondo e danno ricetto ad alcune larve di Insetti, alcuni Gasteropodi, Idracnidi, oltre a Idre e Poriferi (*Spongilla*).

Una fauna bentonica interessante vive anche tra la vegetazione a macrofite (*Myriophyllum*, *Anacharis*, *Potamogeton*) che, specialmente nei tratti di riva meno esposti all'azione dei venti predominanti, può estendersi in densi ed ampi insediamenti. I rami delle macrofite sono densamente popolati da numerose specie di Insetti, soprattutto larve e ninfe. Accanto agli Efemerotteri ed ai Tricotteri (Fig. 42, c), non mancano gli Odonati, i Lepidotteri, i Megalotteri (*Sialis*), i Coleotteri, gli Emitteri, i Ditteri (Chironomidi, Tipulidi). Tra la vegetazione vivono anche Turbellari, Gasteropodi (*Lymnaea*, *Physa*, *Valvata*), Irudinei, oltre a numerose specie di Idracnidi che, essendo carnivori, trovano abbondante preda tra i molteplici organismi presenti. Accanto a queste forme che si muovono liberamente tra le macrofite, vi sono naturalmente quelle che si fissano ad essa, quali le Idre, i Poriferi, i Briozoi.

Il bentos litorale è per la maggior parte costituito da organismi euritermi, capaci di sopportare le notevoli variazioni termiche stagionali e giornaliere che si verificano nella zona litorale, ed inoltre ubiquisti, capaci cioè di adattarsi ad ambienti differenti, ad eccezione di alcune forme, quali, ad esempio, il *Gammarus*, che necessita di acque limpide e ben ossigenate e si trova quindi di preferenza lungo le rive sassose o sabbiose, ma comunque con ondazione intensa.

L'ossigeno è però difficilmente un fattore limitante per le società litorali. Esso è infatti di regola presente in grande quantità, ad eccezione dei tratti inquinati da materiali organici di rifiuto, dove esso può raggiungere valori particolarmente bassi: anche lungo questi tratti di riva persistono tuttavia alcuni gruppi di organismi, quali gli Oligocheti (*Tubifex*) ed i Chironomidi (*Chironomus plumosus* e *anthracinus*).

Le popolazioni che compongono le biocenosi litorali risentono invece delle variazioni del livello lacustre che, quando notevoli, possono provocare modificazioni ambientali capaci di alterarne la composizione.

Va ricordato che, nell'ambito dei molteplici ambienti speciali nei quali si frammenta il litorale lacustre, la struttura delle biocenosi bentoniche è

strettamente correlata non soltanto a fattori strettamente ecologici, ma anche a fattori biologici (qui particolarmente determinanti), quali la competizione tra forme diverse, la predazione selettiva operata da alcune specie di pesci, e la disponibilità di adatte fonti alimentari.

La biomassa delle singole popolazioni che compongono la biocenosi fluttua, durante l'anno, in aderenza al ciclo stagionale delle ovodeposizioni e, nel caso degli Insetti, degli sfarfallamenti. La maggior parte degli insetti acquatici è infatti presente nell'acqua solamente negli stadi immaturi: di neanide e di ninfa per gli Insetti emimetaboli (Efemerotteri, Odonati, Plecotteri), di larva e di pupa per quelli olometaboli (Tricotteri, Lepidotteri, Megalotteri, Ditteri). In conseguenza delle emergenze, le densità dei loro popolamenti subiscono repentine e fortissime diminuzioni.

La complessità degli aspetti che caratterizza la fauna litorale impedisce, per il momento, che se ne possa trarre alcun giudizio idoneo a definire la individualità del lago nel suo insieme. È soltanto nella zona profonda che le più uniformi e spiccate caratteristiche ecologiche possono imprimere alla biocenosi bentonica una fisionomia ben definita.

ZONA SUB-LITORALE

La zona sub-litorale, fascia di fondo lacustre a contatto con le acque metalimniche, segnala transizione tra la zona litorale e quella profonda. In analogia con la zona profonda, presenta una uniformità abbastanza pronunciata soprattutto per quanto riguarda la natura del substrato, in prevalenza costituito da sabbia fine e limo. Il detrito organico è principalmente costituito dai resti degli organismi planctonici, da quelli del bentos e delle macrofite costiere. In analogia con la zona litorale, presenta invece una maggiore concentrazione di ossigeno e temperature variabili. La vegetazione, quando presente, consta principalmente di *Chara*, *Nitella* e *Fontinalis*.

Il bentos della zona sub-litorale consiste in gran parte di elementi provenienti dalla zona litorale e profonda. Il numero delle specie presenti tende a diminuire, specialmente negli strati inferiori; mancano, infatti, gli Efemerotteri ed i Tricotteri, come alcune specie di Gasteropodi; acquistano, invece, maggiore importanza gli organismi limicoli (Oligocheti e larve di Chironomidi) ed i Turbellari. La fauna è quindi più povera qualitativamente, anche se non quantitativamente: le densità di popolamento possono essere infatti ancora piuttosto alte, e non sempre diminuiscono regolarmente con la profondità (v. anche influenza della disuniformità termica, dovuta alle sesse interne, particolarmente pronunciate a queste profondità).

ZONA PROFONDA

Il bentos profondo trova ricetto nella zona profonda dei laghi, nella quale, come si è visto, la mancanza di luce, la bassa temperatura e, soprattutto, la maggiore o minore disponibilità di ossigeno, sono i parametri ecologici più importanti.

Il sedimento offre un substrato i cui componenti hanno dimensioni molto minori che non nelle zone a minor profondità, conseguendone una certa compattezza, pur variabile in areali diversi, e una scarsa porosità, specialmente al di sotto dei primi centimetri. Si è visto che nelle acque ipolimniche, che bagnano la platea di fondo, dal momento in cui si instaura la stratificazione, si verifica una progressiva diminuzione dell'ossigeno disciolti; in laghi eutrofi la concentrazione può abbassarsi fino a zero e tale situazione perdurare per tutta la tarda estate e il primo autunno (alle nostre latitudini), mentre per i laghi oligotrofi la diminuzione è molto più modesta. Sarebbe comunque assurdo ritenere che le libere acque ipolimniche, anche relativamente prossime ai fondali, avessero caratteristiche identiche a quelle delle acque a contatto diretto con la superficie dei sedimenti. Alla interfaccia sedimento-acqua infatti, l'enorme (in confronto alle acque soprastanti) concentrazione di sostanze organiche consente l'insediamento di foltissime popolazioni batteriche che, assieme a quelle protozoiche e macrobentoniche, operano quel disgregamento meccanico e chimico del sedimento, che conduce, in condizioni di relativa ossigenazione, soprattutto a composti inorganici, e in condizioni di assenza di ossigeno (fondi di laghi eutrofi o meromittici) a composti finali di tipo "fermentativo" (CH_4 , H_2S , NH_4 e altri). Alla interfaccia si determina quindi un forte consumo di ossigeno con la conseguenza che, essendo qui durante la stagnazione praticamente assenti i movimenti delle acque, si determina la presenza di uno stabile straterello d'acqua, che i limnologi chiamano microzona, avente contenuto di ossigeno molto minore delle acque, pur ipolimniche, appena soprastanti. Per quanto riguarda il contesto del sedimento stesso, l'acqua interstiziale, anche durante la piena circolazione, è deossigenata dopo i primi centimetri di sedimento; nei laghi fortemente produttivi, durante la stagnazione, tutto il sedimento, anche il più superficiale, è in condizioni anossiche. Questo, in conseguenza del fatto che l'acqua imbrigliata negli interstizi del sedimento non può circolare, e solo per diffusione può avere scambi chimici con le acque libere soprastanti. In condizioni anossiche la superficie del sedimento ha colore ardesia scuro, dato in larga parte da solfuro ferroso, che passa al colore ocraceo quando l'ossigeno è presente in quantità sufficiente ad ossidare i composti ferrosi a ferrici.

All'animale bentonico, quindi, la zona profonda offre un ambiente a caratteristiche particolari: un sedimento privo di ossigeno, ricoperto da uno

strato superficiale più o meno aerobico e, immediatamente al di sopra, un'acqua dotata di un notevole gradiente verticale delle condizioni chimiche, in particolare dell'ossigeno. Questo spiega in parte il fatto che la densità degli organismi nel sedimento diminuisce rapidamente in senso verticale, in quanto è necessaria per essi una connessione con le acque soprastanti che, come si vedrà, è ottenuta mediante dispositivi e comportamenti particolari. Dal punto di vista alimentare le popolazioni bentoniche profonde sono consumatrici e, nei confronti degli strati produttori pelagici e costieri, si trovano in una situazione di stratificazione spaziale comparabile grossolanamente a quella degli abitatori dell'humus di foresta, che dipendono dalla produzione della chioma arborea. Esse dipendono direttamente dalla quantità e qualità della sedimentazione, quando ci si riferisca agli organismi limofagi, e indirettamente per i carnivori predatori. Sotto questo aspetto, alla stratificazione spaziale si sovrappone una stratificazione temporale, poiché i fondali delle massime profondità riceveranno sedimenti già elaborati, per il maggior attacco che i più lunghi tragitti di sedimentazione avranno permesso agli agenti chimici e batterici, già prima di raggiungere il fondo. Non solo, ma anche i sedimenti di zone meno profonde, che possono contribuire - attraverso una risospensione o smottamenti - alla formazione dei sedimenti di fondali più profondi, vi perverranno dopo aver subito un certo rimaneggiamento ed essere già passati, almeno in parte, attraverso il tubo digerente di organismi stanziati a quote superiori. Come si è detto, nelle biocenosi profonde dobbiamo attenderci, per il fatto di avere condizioni ambientali relativamente costanti, un minor numero di specie che non nella zona litorale ove la varietà delle nicchie ecologiche dà adito ad una maggiore strutturazione delle popolazioni. Il numero di specie sarà tuttavia ancora elevato nella zona profonda di laghi oligotrofi, ma nei laghi eutrofi, ove il complesso delle condizioni ambientali stagionalmente si scosta, talora in modo drastico, da un *optimum* vitale medio, divenendo veramente restrittivo, soltanto poche specie, in ossequio ad un noto principio biocenotico, potranno trovare ricetto nella zona profonda. In relazione alla loro origine le specie animali presenti nella zona profonda, si possono suddividere in forme batofile, cioè tipiche delle zone profonde, forme euribatiche, che sono presenti anche nella zona litorale, talune forme cavernicole, normalmente abitanti acque sotterranee e, se il lago è abbastanza antico, forme endemiche prodottesi per processi evolutivi intralacustri di tipo divergente.

Nelle pagine seguenti sono discussi alcuni aspetti dei principali componenti della fauna profonda.

a) Chironomidi (Ditteri)

Premettiamo, anche se ovvio, che sono le larve e le pupe a vivere nei sedimenti; la pupa, a completo sviluppo ascende fino alla superficie delle acque, ove l'exuvia pupale si apre lasciandone uscire l'insetto adulto, che passa all'ambiente aereo. I Chironomidi, sebbene non necessariamente i più abbondanti, sono gli animali più significativi della zona profonda dei laghi, e in particolare lo sono le specie appartenenti alla sottofamiglia dei Chironominae. Fatta eccezione per la sottofamiglia dei Tanypodinae, che sono predatori, i Chironomidi si alimentano del detrito organico (e delle popolazioni batteriche che lo ricoprono) contenuto nel sedimento. Costruiscono tubuli a forma di U, verticali o d'altro tipo, le cui pareti sono costituite di sedimento cementato con secrezione salivare. Il significato della costruzione del tubulo è quello di fornire all'animale un cunicolo pervio che permetta di ritirarsi anche repentinamente (difesa dai predatori) e li sostenga sulla superficie del sedimento nel quale tenderebbero, altrimenti, ad affondare, permettendo loro, qualora necessario, di innalzarsi al di sopra della microzona e di conseguire, con i movimenti verticali impressi all'acqua dalle ondulazioni del corpo, una irrorazione della superficie corporea con acqua a maggior contenuto di ossigeno. In alcune specie si è potuto, per esempio, dimostrare che il tubulo si innalza al di sopra dell'interfacies tanto più, quanto minore è la disponibilità di ossigeno. In talune specie (per esempio, *Chironomus plumosus*; Fig. 42, h) l'individuo costruisce una specie di rete, col proprio secreto salivare; le particelle sospese, convogliate nel tubulo dai movimenti ondulatori, vi restano imbrigliate e il chironomide si alimenta della rete stessa, costruendone successivamente un'altra.

Molti generi di Chironominae posseggono emoglobine aventi con l'ossigeno affinità tanto maggiore quanto minore ne è la concentrazione negli habitat tipici. La concentrazione di emoglobina è inoltre soggetta ad una certa regolazione individuale; si è, per esempio, dimostrato che le larve di *C. plumosus* che si trovano più immerse nel sedimento posseggono una quantità di emoglobina significativamente maggiore di quelle stanziato nel sedimento più superficiale. La presenza di questo pigmento respiratorio non è tuttavia sufficiente a spiegare come alcune specie del genere *Chironomus* possano superare impunemente periodi anche prolungati in ambienti praticamente anossici.

Queste specie hanno infatti sviluppato un attivo meccanismo di glicolisi anaerobica i cui prodotti finali, alcuni dei quali sono anche intermedi del metabolismo ossidativo, vengono largamente escreti, senza che si determinino quindi accumuli di debiti di ossigeno che, altrimenti, ci si dovrebbero attendere.

Recenti ricerche sperimentali hanno messo in luce le straordinarie capacità respiratorie di alcuni componenti della fauna profonda di laghi eutrofici; in figura 43 riportiamo, fra gli altri, il consumo di ossigeno di *C. anthracinus*, tipico del suddetto habitat, che rivela chiaramente come questa specie sia capace di mantenere un alto consumo respiratorio, fino a concentrazioni di ossigeno proibitive. Lo si confronti con il consumo di *Procladius*, della sottofamiglia dei Tanypodinae, normale abitatore della zona litorale o sublitorale. Il diagramma ha anche interesse da un punto di vista generale, perché dimostra che le specie più tipiche della zona profonda di laghi eutrofici (*C. anthracinus* e *Tubifex tubifex*) non sono soltanto capaci di sopravvivere in ambienti quasi anossici, ma vi si sono anzi benissimo adattate.

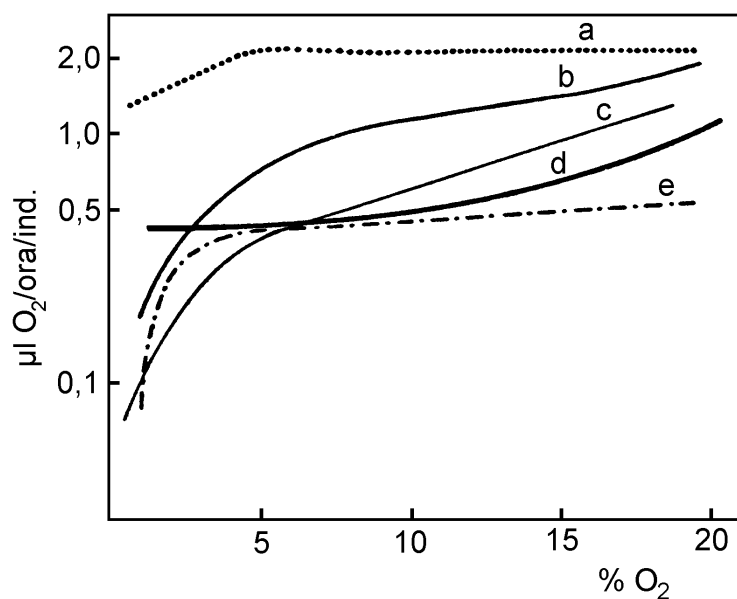


Fig. 43. Ordinate: consumo orario di ossigeno, per individui di peso standard. Ascisse: percentuale di ossigeno nella miscela gassosa con cui l'acqua sperimentale è stata equilibrata. Si tenga presente che, più che i valori assoluti, dipendenti dalla temperatura e dal peso individuale, è significativo l'andamento relativo dei valori di consumo di ossigeno.

a: *Chironomus anthracinus*; b: *Pisidium casertanum*; c: *Procladius* sp.; d: *Chaoborus flavicans*; e: *Tubifex tubifex*.

Le popolazioni larvali di Chironomidi presentano spesso condizioni semplificate, per lo studio della loro dinamica produttiva; ciò per il fatto che talune specie hanno un brevissimo periodo di sfarfallamento, durante il quale si può computare, campionando gli adulti emergenti o la popolazione larvale bentonica, la biomassa che ha raggiunto lo stadio finale. Grazie alla

pressoché contemporanea deposizione delle uova, gli individui di queste popolazioni sono infatti praticamente coevi, ciò che rende le strutture demografiche molto più semplici, che non accada di norma per altre popolazioni. In questi casi, conoscendo il numero degli individui iniziali (N_0) ed il loro peso medio (P_0) e continuando a censire la popolazione regolarmente fino al momento della pupazione, si ottengono informazioni feconde sulla dinamica produttiva della popolazione. La figura 44 è utile per esemplificare la situazione esposta, ma ha anche valore di esempio generico. In essa la curva AE, inizia in A, di coordinate P_0 e N_0 è costituita dai successivi punti generici T, di coordinate P_t , N_t e termina in E, di coordinate P_p , N_p ove P_p e N_p sono rispettivamente il peso medio delle pupe ed il loro numero totale. Essa sottende l'area ACDE, (tratteggiata), che esprime l'andamento della biomassa totale della popolazione dal momento iniziale attraverso gli stadi larvali, fino alla pupazione. L'area BCDE rappresenta pertanto la biomassa totale delle pupe, pari a $N_p (P_p - P_0)$. Da una biomassa iniziale N_0, P_0 la popolazione è giunta quindi alla produzione della biomassa finale sopra definita; ciò per la diminuzione del numero di individui da N_0 ad N_p , dovuta alla mortalità, che, in ultima analisi, non è che un tributo che la popolazione paga ai livelli trofici dipendenti. Tale tributo, che possiamo anche considerare come un costo di produzione netto dei consumi respiratori, si può computare dal diagramma in figura 44. Infatti, se tutte le larve avessero potuto raggiungere il peso P_p si sarebbe ottenuta una biomassa finale $N_0 \times P_p$, corrispondente all'area ACDF. L'area ACDF misura, quindi, quanto la popolazione ha perso nei confronti di una ottimale e teorica produzione finale. È di grande interesse a questo punto notare che, della ABEF, AEF non è mai esistita in realtà, essendo venuti gradualmente meno, per morte, gli individui che avrebbero potuto produrla, mentre ABE è effettivamente esistita sotto forma di biomassa della popolazione larvale, ma non è più presente come tale al momento in cui la popolazione è costituita di sole pupe, per il fatto di essere già stata metabolizzata nei livelli alimentari dipendenti. È chiaro che, a parità di produzione finale, un'area ABE di maggiore o minore entità, rappresenterà un maggiore o minore costo di produzione, ciò che permette di valutare razionalmente la situazione della popolazione nell'ecosistema.

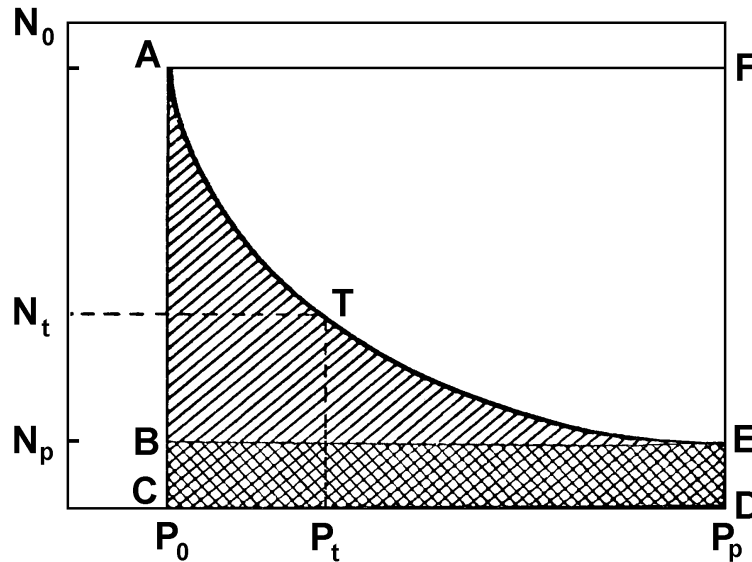


Fig. 44. Spiegazioni nel testo.

Questo concetto è di fondamentale importanza, perché è chiaro che le biomasse hanno scarso significato se considerate semplicemente come valori stagionalmente variabili; molto più importante è invece il loro inquadramento dinamico ed il calcolo delle rate metaboliche (vedi Capitolo XVIII) che l'ambiente impone alle popolazioni, per sostenere le densità presenti in ogni istante del ciclo biologico.

Non sempre, tuttavia, le popolazioni larvali di Chironomidi hanno struttura demografica così semplice, potendosi avere sovrapposizione di cicli a diversa periodicità. Nel Lago di Varese, per esempio, gli sfarfallamenti di *C. anthracinus* avvengono ogni anno alla fine di febbraio, ma le popolazioni che da esse prendono inizio si suddividono, per l'influenza delle diverse condizioni ambientali presenti alle diverse profondità, in cicli annuali e cicli biennali, in parcelle di popolazione cioè che impiegheranno uno, rispettivamente due anni, per giungere allo sfarfallamento. È questa la ragione per la quale in molti laghi, oltre al Lago di Varese, le popolazioni larvali hanno struttura bimodale; le nuove generazioni si sovrappongono infatti a quelle dell'anno precedente che hanno già superato il primo dei due anni del ciclo biennale. Altra causa di plurimodalità è quella dovuta al differenziarsi dei sessi nelle larve prossime a divenire pupe, avendo peso maggiore, generalmente, quelle che daranno adulti di sesso femminile.

Per quanto si riferisce alla distribuzione verticale, i Chironomidi presentano generalmente un primo massimo nella zona litorale, ove sono rappresentati da numerose specie, ed un secondo massimo nella zona profonda, ove il numero delle specie è molto minore (spesso, in particolare nei laghi eutrofi,

una o due specie solamente). Stagionalmente si verificano variazioni della distribuzione verticale, in senso abltorale in periodo di circolazione autunnale, adltorale in primavera, specialmente in laghi non molto estesi e con netta stratificazione.

Gli sfarfallamenti seguono, sia riguardo al ciclo nictemerale, che a quello stagionale, meccanismi complessi, che coinvolgono fattori genetici ed ambientali. Vi sono specie emergenti al tramonto, altre all'alba, altre ancora a caso durante tutte le ore del giorno. Per quanto riguarda la periodicità stagionale, si è visto che è possibile operare una certa previsione sul periodo di emergenza di popolazioni specifiche; grossolanamente, infatti, il prodotto fra il numero di giorni di vita larvale e la temperatura alla quale la popolazione ha vissuto (detratta una temperatura soglia specifica), è, in limiti ragionevoli, costante, così che la durata della vita larvale si può esprimere in gradi-giorno che sono tipici per la specie. Per esempio il *C. plumosus* del Lago di Varese richiede, alla profondità di cinque metri, 1700 a 2000 gradi-giorno. Con le dovute cautele quindi, e per le specie già studiate sotto questo aspetto, dall'andamento termico ad una data profondità, si può prevedere l'inizio degli sfarfallamenti dei Chironomidi che a quella quota sono stanziati.

b) *Chaoborus* (Ditteri)

Un interessante dittero della famiglia Culicidae, il *Chaoborus*, (Fig. 42, i) è spesso abbondantemente rappresentato nei laghi di tipo eutrofo e distrofo, dove può raggiungere densità di popolazione straordinariamente alte: nel Lago di Varese si sono registrate anche densità di circa 100.000 larve per m² (il che significa 10 individui per cm² di sedimento!).

L'ecologia della larva è assai interessante; all'emergenza, che è, alle nostre latitudini, estiva, l'adulto depone le uova presso la riva e le giovani larve che se ne schiudono (1° stadio), dotate di fototassi positiva, si mantengono nelle acque più superficiali, di dove vengono passivamente convogliate al largo dalle correnti superficiali. Il 2° stadio è ancora planctonico ed è al 3° stadio che la larva inizia l'invasione dei sedimenti, nei quali passa allo stadio 4°. Le larve bentoniche compiono tuttavia, al tramonto, migrazioni verticali verso le acque libere degli strati epi- metalimnici di dove poi, all'alba, scendono ai sedimenti di fondo, che occupano durante le ore diurne.

Il meccanismo causale di queste migrazioni pare quindi essere il rapido variare dell'intensità luminosa in corrispondenza del tramonto e dell'alba, mentre il meccanismo anatomico che permette tali ampi spostamenti è costituito dai cosiddetti sacchi tracheali, modificazioni del sistema tracheale che, col variare del loro volume, inducono modificazioni del peso specifico della larva. Poiché l'invasione dell'ambiente di fondo è graduale durante il protratto periodo di sfarfallamento, si hanno contemporaneamente: una

popolazione giovanile a stazione planctonica durante tutto il ciclo nictemerale, che va fornendo al sedimento di fondo un continuo apporto di quegli individui che diventano fototatticamente negativi; al tramonto inoltre, alla popolazione planctonica suddetta si aggiungono, grazie alle migrazioni verticali, le parcelle di popolazione del 3° e 4° stadio. Il *Chaoborus* è predatore: le giovani larve si alimentano in prevalenza di rotiferi e di stadi larvali di crostacei pelagici, passando, negli stadi successivi, ad un regime alimentare basato in prevalenza su copepodi adulti e, in minor misura, su cladoceri. Le migrazioni verticali offrono molti vantaggi alle larve, che la stazione planctonica notturna mette in contatto con acque ad elevate temperatura e concentrazione di ossigeno e, soprattutto, con dense popolazioni zooplanctoniche; tutto ciò in un momento del giorno nel quale la ridotta visibilità diminuisce presumibilmente l'efficacia della predazione da parte dei pesci. È interessante notare che le migrazioni verticali hanno svincolato il *Chaoborus* da particolari abilità respiratorie; la figura 43 mostra infatti che i consumi respiratori della larva risentono immediatamente delle diminuzioni dell'ossigeno ambiente. Anche *Chaoborus* presenta migrazioni abltorali delle larve e, molto più evidenti, migrazioni adltorali di ritorno, nei periodi precedenti gli sfarfallamenti; qui, però, la mobilità delle larve (che periodicamente assumono stazione planctonica) rende più comprensibile tale fenomeno, che non per forme strettamente bentoniche, come i chironomidi.

c) Oligocheti

Le famiglie più rappresentate nella fauna profonda dei nostri laghi, sono quelle dei Tubificidae (es. *Tubifex*) e dei Lumbriculidae (es. *Lumbriculus*). Gli Oligocheti, assieme ai chironomidi, sono gli elementi più significativi ed importanti della zona profonda. Importante è la loro azione sui sedimenti di fondo, nei quali scavano i loro talora profondi tubuli, facilitandovi il rinnovo dell'acqua. Ingeriscono le particelle di sedimento, che selezionano semplicemente secondo le dimensioni, per cui queste, passando attraverso il tubo digerente, vengono, per la parte digeribile, elaborate ed assimilate, mentre i residui vengono espulsi sotto forma di masserelle ricche di materiale mucoso secreto dal tubo digerente e cariche di batteri che, dal canto loro, ne continuano la mineralizzazione. In questo senso si comportano in modo analogo al lombrico terrestre. È stata anche calcolata la rata di rimozione del sedimento: nel Lago Maggiore gli Oligocheti stanziati a trenta metri di profondità, che sono risultati essere i più attivi, ne rimuovono, in 24 ore, una quantità pari a 0,35 – 0,54 volte il proprio peso. Nei laghi dell'Holstein orientale (Germania) si è calcolato che i Tubificidae rimuovono 6 - 12 kg/m²/anno di sedimento. Queste quantità sono notevoli, ma non si deve dimenticare che il sedimento ha un contenuto energetico modesto; per i

sedimenti marini, per esempio, si è calcolato un valore medio di 10 kcal per cento grammi di sedimento secco.

Quando il contenuto di ossigeno è molto basso, i Tubificidi emergono dai tubuli con l'estremità posteriore del loro corpo, agitandola con movimento ondulatorio verso l'alto, alla ricerca di ossigeno. In questo senso differiscono dai Chironomidi, che, per innalzarsi al di sopra della interfaccia, costruiscono tubuli più alti, dai quali, però, non escono neppure parzialmente. Si è calcolato che, per ogni data tensione di ossigeno è abbastanza costante il prodotto: frequenza di ondulazione (maggiore in acque poco ossigenate) per lunghezza della parte del corpo sporgente dal tubulo. Non esiste ancora una tipologia lacustre basata sugli Oligocheti, tuttavia, generalmente sono i Tubificidi, in special modo il genere *Tubifex*, che resistono nella zona profonda dei laghi eutrofici (cfr. Fig. 43).

d) Molluschi

I Gasteropodi ed i Lamellibranchi di maggiori dimensioni sono per lo più litorali e sub-litorali. È per questa ragione che alcuni autori definiscono il limite inferiore della zona sub-litorale come la profondità alla quale si trovano ancora Molluschi, non comprendendovi, però, il *Pisidium* (Fig. 42, g) che, con alcune specie, si spinge anche fino alle massime profondità. Si può citare come esempio il *Pisidium conventus* che, nel Lago Maggiore, è rinvenuto anche alla profondità di 350 metri. Si è molto discusso sulle cause che portano alla formazione della fascia a gusci di Molluschi; si è pensato che possa formarsi lentamente *in situ*, oppure che le conchiglie fossero trasportate passivamente, dalla zona litorale a zona più profonda, dai movimenti dell'acqua. Sembra probabile che l'accumulo di queste conchiglie vuote possa avvenire in modo diverso a seconda delle caratteristiche presentate da laghi diversi; soprattutto importante è l'inclinazione delle sponde. In molti laghi la fascia è tuttavia assente, specialmente quando le acque siano deficienti di calcio, sia perché le popolazioni a Molluschi sono allora modeste, sia perché le conchiglie vuote vanno incontro ad una rapida distruzione. In alcuni dei grandi e profondi laghi marginali alpini si trovano tuttavia Gasteropodi, spesso come razze differenziate, anche nella zona profonda.

e) Crostacei Malacostraci

In qualche grande e profondo lago dell'emisfero settentrionale, che ebbe connessione idrografica con i grandi laghi ghiacciati del tardo Pleistocene, si rinvennero Crostacei adattati alla vita di fondo. Questi animali frigidostenotermi sono anche poco sensibili ad una relativa deficienza di ossigeno (fino ad un milligrammo per litro). *Mysis relicta* è stata rinvenuta nel Lake District in Gran

Bretagna, in Scandinavia, in Islanda e nel Nord-America Orientale, mentre, nei grandi laghi del sistema di S. Lorenzo (Nord-America) è presente il genere *Pontoporeia*. Nell'Europa centro-meridionale il loro posto può essere preso da Crostacei provenienti da acque sotterranee, come il *Niphargus*; questo anfipode, con la specie *Niphargus foreli*, si spinge nel Lago Maggiore fino a 300 metri di profondità.

f) Altri organismi

Nei paragrafi precedenti abbiamo menzionato gli organismi animali che, in ogni società profonda, costituiscono sia la componente più significativa, sia, per il fatto di avere generalmente maggior mole corporea, la quasi totalità della biomassa delle popolazioni bentoniche macroscopiche. Oltre ad essi si deve tuttavia ricordare una serie di organismi aventi anche dimensioni minori, ma le cui densità di popolazione possono divenire talora molto elevate: rappresentanti degli Ostracodi (*Candona*, *Cypria*), dei Copepodi arpacticoidi (*Canthocamptus*) e ciclopidi (*Cyclops viridis*, *C. serrulatus*), dei Rotiferi (*Philodina*), degli Irudinei (*Helobdella*), dei Nematodi (*Trilobus*, *Dorylaimus*), dei Turbellari (*Dendrocoelum*) e, fra le forme sessili, dei Poriferi (*Spongilla*) e dei Briozoi (*Plumatella*). Ostracodi, Copepodi arpacticoidi e Nematodi vivono certamente immersi nel sedimento, mentre i rimanenti sono generalmente stanziati sopra od alla superficie dello stesso; per queste ragioni sono quindi avvicinati agli organismi dell'herpon, comunità i cui componenti più tipici strisciano sul sedimento. Gli organismi herponici, dei quali è bene qui fare un breve richiamo, hanno movimenti lenti di strisciamento e corpo spesso appiattito (Protozoi ipotrichi, Rotiferi, Turbellari); tale meccanismo locomotorio e tale forma corporea impediscono a questi animali di affondare nel soffice sedimento di recente deposizione all'interno del quale troverebbero un ambiente letale.

TIPOLOGIA DEI LAGHI A SECONDA DEI LORO POPOLAMENTI BENTONICI

Una popolazione (o anche una comunità) assume significato tipologico quando sussista una relazione biunivoca tra la sua struttura specifica e le condizioni ambientali alle quali è sottoposta. È implicito quindi doversi trattare di entità biocenotiche rappresentative dell'ambiente stesso. In questo senso i popolamenti bentonici profondi, i quali sono caratterizzati, in dipendenza soprattutto delle rigide temperature ambientali, da una bassa attività metabolica e sono quindi il risultato integrativo delle più vivaci attività degli anelli alimentari precedenti, sono generalmente adatti a rappresentare tipologicamente una raccolta d'acqua, specialmente se di rispettabili dimensioni. È chiaro tuttavia che una specie presente nella zona profonda di

un lago, raramente, per ragioni zoogeografiche, potrà avere significato esteso, ma che saranno le forme a nicchia ecologica consimile a costituire categorie tipologicamente valide, i cui elementi possono essere, nei vari ambiti regionali, coperti da entità tassonomiche diverse.

Fra i popolamenti profondi, soprattutto i Chironomidi hanno dimostrato di costituire materiale utile per una tipologia lacustre. La constatazione, infatti, da parte dei primi studiosi interessatisi all'argomento, che nei laghi profondi, con alto contenuto di ossigeno ipolimnico, i Chironomidi erano rappresentati prevalentemente dal genere *Tanytarsus*, mentre nei laghi piatti e deficienti di ossigeno sul fondo, erano rappresentati in prevalenza dal genere *Chironomus*, ha dato l'avvio ad una serie di ricerche, specialmente da parte degli autori di scuola tedesca, le cui conclusioni possiamo riassumere nel seguente prospetto, che indica i Chironomidi caratteristici per ambienti a progressivo grado di trofia:

Laghi estremamente oligotrofi	<i>Orthocladius</i> e generi affini
Laghi oligotrofi	<i>Tanytarsus</i> e generi affini
Laghi mesotrofi	<i>Sergentia</i> e <i>Endochironomus</i>
Laghi eutrofi	<i>Chironomus anthracinus</i> e specie affini C. <i>anthracinus</i> + <i>C. plumosus</i>
Laghi estremamente eutrofi	<i>Chironomus plumosus</i>

Il legame causale fra grado di trofia e tipo di chironomidi della zona profonda, non è però di tipo diretto, ma si attua, almeno in gran parte, per il tramite delle disponibilità di ossigeno. Così, per esempio, il lago di tipo eutrofo ospita il *C. anthracinus* nella zona profonda, soprattutto per il fatto che le basse concentrazioni di ossigeno, espressione indiretta dell'alto grado di trofia del lago, creano un ambiente adatto all'insediamento di questa specie. Del resto esistono anche eccezioni, come alcuni laghi giapponesi di tipo oligotrofo, che presentano *Chironomus* nella zona profonda. È interessante notare che, al prospetto su esposto, si può sovrapporre quello riportato in tabella 4.

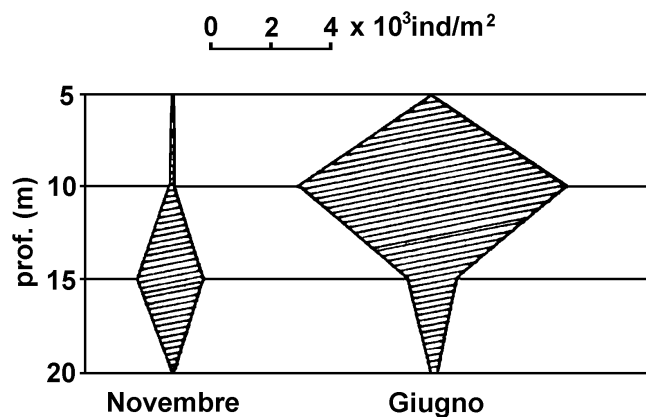
Da quanto riportato in tabella 4 è facile notare che le specie progressivamente meno abili a vivere in condizioni respiratorie sfavorevoli, presentano dimensioni corporee progressivamente minori. Così la larva di *Chironomus* può provocare per le sue maggiori dimensioni, con le ondulazioni che opera nell'interno del tubulo, una circolazione che interessi strati d'acqua un poco più alti, al di sopra del sedimento, che non la larva di *Tanytarsus*: e ciò, alla luce della situazione chimica esistente nella microzona,

è certo di vitale interesse. Si potrebbe obiettare che anche le larve di maggiori dimensioni devono passare, durante l'accrescimento, attraverso stadi di dimensionamento minore (per esempio, la larva di *C. anthracinus*, appena uscita dall'uovo, misura circa 1,5 mm); inoltre in alcune specie si è visto che l'emoglobina compare solo quando la larva è giunta al secondo stadio larvale. In connessione con queste considerazioni è tuttavia interessante osservare che la distribuzione verticale delle giovani larve di *Chironomus* è generalmente più adlitoralizzata rispetto a quella delle larve giunte già all'ultimo stadio, come mostra la figura 45.

Tab. 4. Spiegazioni nel testo.

	lunghezza max (mm)	Superf. corporea (mm ²)
Chironomus plumosus	28,0	176
<i>Chironomus anthracinus</i>	18,0	77
<i>Sergentia coracina</i>	14,0	35
<i>Tanytarsus</i> sp. (media grandezza)	7,0	11

Fig. 45. Distribuzione verticale delle larve di *C. anthracinus* del Lago di Varese, nei mesi di novembre (larve vecchie) e di giugno (larve giovani).



Inoltre è stato dimostrato che in *C. plumosus*, sia le giovani larve, sia quelle recanti i segni di incipiente metamorfosi a pupa (pre-pupe), sono capaci di movimenti natatori. Pare quindi che, allorché le necessità del ciclo biologico richiedano un maggior dispendio di ossigeno, almeno in alcune specie, le larve divengano capaci di spostamenti verticali aventi l'evidente scopo di farle accedere ad acque più ossigenate.

Anche durante l'evoluzione trofica di uno stesso ambiente lacustre (vedi Capitolo XIX), che mostra il passaggio graduale da una fase iniziale di oligotrofia ad una fase finale di eutrofia più o meno spinta, la tipologia lacustre basata sui Chironomidi ha trovato una chiara conferma. Infatti ricerche sulla stratigrafia dei sedimenti hanno messo in evidenza il succedersi, ai residui delle parti boccali chitinose delle forme tipiche di ambiente oligotrofo, di quelle d'ambiente mesotrofo e, successivamente, eutrofo, in corrispondenza con il contemporaneo cambiamento di trofia del lago, denunciato dai resti di altre popolazioni e dalla caratterizzazione chimica del sedimento.

QUANTITÀ TOTALE DI FAUNA BENTONICA

Mentre i valori di densità di popolazione si esprimono in numero di individui per m², la quantità di fauna bentonica sostenuta da un lago è generalmente espressa in kg per ettaro.

Per dare un indice della produzione bentonica si suole fornire il valore della biomassa media annuale, ma è chiaro che, poiché l'ammontare della biomassa subisce notevoli variazioni stagionali, specialmente in concomitanza con gli sfarfallamenti degli Insetti, si può dare significato rappresentativo solo alla media annuale di valori stagionali che abbiano interessato i momenti più significativi in relazione alla biologia delle popolazioni ed alle vicende limnologiche del lago. Si tenga fin d'ora presente, tuttavia, che il valore di biomassa media annuale è ben lungi dal rappresentare la produzione bentonica e, tanto meno, la sua produttività.

L'ambito di variazione della quantità di fauna bentonica è molto ampio, passando da pochi chilogrammi per ettaro a (in laghi con abbondanti popolazioni a molluschi) diverse migliaia di chilogrammi per ettaro. Per esempio il Lago Maggiore dà un valore di 28,5 kg/ha (solo fauna profonda), il Lago di Varese 493 kg/ha (solo fauna profonda), il Lago Esrom (Danimarca) 18.000 kg/ha. Questi esempi ci introducono alla considerazione dei rapporti intercorrenti fra caratteristiche del lago e biomassa bentonica (intenderemo, d'ora in poi, con questo termine, la biomassa bentonica espressa come media annuale). Se si compara la biomassa bentonica di molti laghi, riuniti in raggruppamenti geografici (Fig. 46), si nota immediatamente che alcuni gruppi regionali, cioè i laghi finlandesi e svedesi, sono estremamente poveri di fauna di fondo, mentre è evidente la generale somiglianza delle distribuzioni di frequenza e la considerevole ampiezza dell'ambito di variazione per ciascun proprio distretto lacustre.

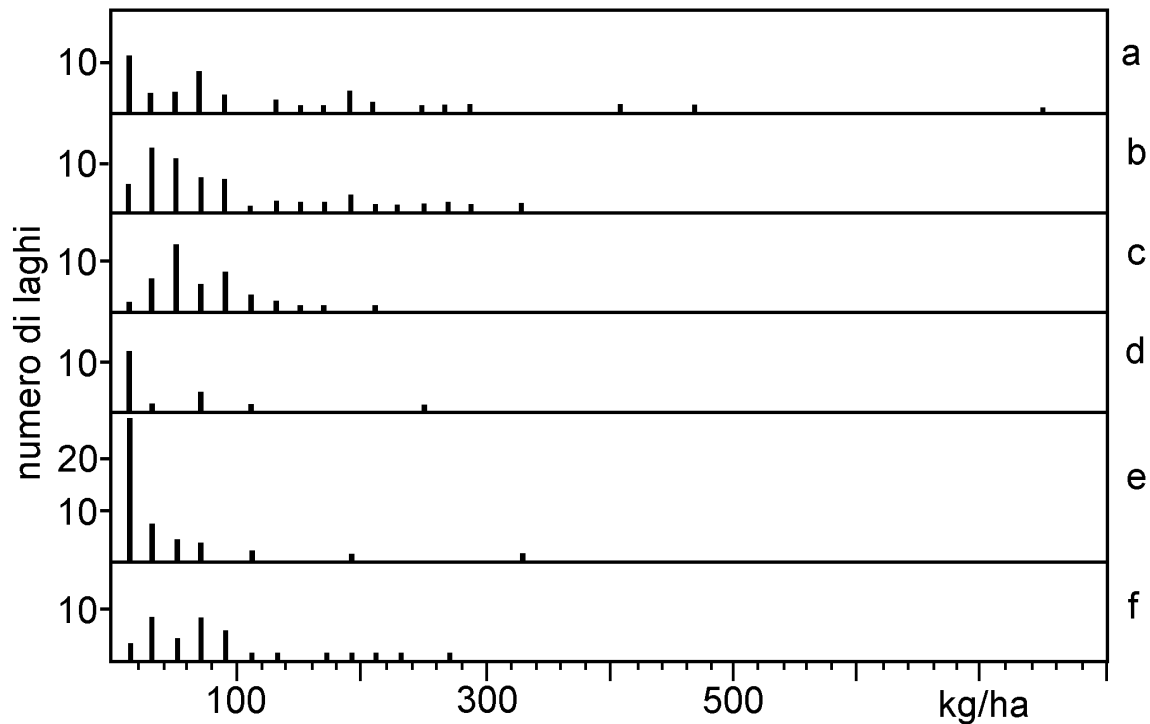


Fig. 46. Distribuzione di frequenza della quantità di fauna bentonica in alcuni distretti lacustri:

a: 46 laghi russi;

c: 43 laghi marginali alpini;

e: 50 laghi finlandesi;

b: 60 laghi della Germania settentrionale;

d: 19 laghi svedesi;

f: 36 laghi del Connecticut (USA).

È quindi evidente che i fattori edafici regionali, derivanti dalla natura del bacino imbrifero, ed i fattori climatici, possono giocare un importante ruolo nel determinare l'ordine di grandezza della quantità di fauna bentonica. Altri fattori, fra i quali i più importanti sono quelli morfometrici ed in particolare la profondità, hanno importanza decisiva nello stabilirne, nell'ambito della variabilità regionale, il valore assoluto. È infatti chiaro che di due laghi di uno stesso distretto, aventi superfici equivalenti, ma profondità molto diverse, quello più profondo diluirà l'esito della produzione degli strati trofici in un volume molto maggiore che non l'altro, con la conseguente minore disponibilità di sostanze trofiche per unità di superficie di fondo. È questa infatti la ragione principale per cui, come abbiamo detto, la biomassa bentonica del Lago di Varese (prof. max. metri 26) è tanto maggiore di quella del Lago Maggiore (prof. max. metri 370). Alcuni autori hanno cercato di legare mediante una funzione semplice di tipo iperbolico, il volume, o la profondità media, dei laghi, con la loro rispettiva biomassa bentonica, ma il tentativo non

è riuscito che parzialmente, ciò che in fondo dimostra che altri fattori, non ancora delucidati, intervengono in modo sensibile. Sono stati fatti, con maggior successo, tentativi di correlare alcune caratteristiche chimiche o biologiche dei laghi, con la loro biomassa bentonica. È risultato che, contrariamente a quanto si potrebbe ritenere, non c'è alcuna correlazione tra quantità di vita e concentrazioni di azoto e fosforo organici nei primi strati dei sedimenti. Ancora, si è osservato che esiste un approssimativo rapporto inverso tra quantità di ossigeno delle acque profonde e quantità degli insediamenti batiali. Questo risultato conferma d'altronde le osservazioni più volte fatte in natura, dalle quali appariva che gli insediamenti a *Chironomus* erano generalmente parecchio più densi di quelli a *Tanytarsus*.

Altra correlazione significativa si è vista esistere tra biomassa bentonica e quantità di organismi fitoplanctonici esistenti nella sovrastante colonna d'acqua; questa correlazione si applica però bene solamente per laghi profondi, poiché, per laghi piatti, una forte attività fotosintetica condiziona necessariamente anche un più elevato contenuto di ossigeno nell'ipolimnio, il che gioca a favore della correlazione negativa con le quantità di ossigeno.

L'assenza di una correlazione con la quantità di sostanza organica dei sedimenti è da mettersi in rapporto con il fatto che una fauna bentonica da tempo affermatasi non potrà dipendere alimentariamente dal detrito che si trova già nei sedimenti, ma principalmente dal detrito recente, che continuamente cala sul fondo; altrimenti, si arriverebbe presto ad uno squilibrio tra necessità nutritive degli organismi e disponibilità alimentari.

POPOLAMENTO BATTERICO

Le raccolte d'acqua continentali, stagnanti e correnti, sono conosciute abbastanza bene dal punto di vista della batteriologia sanitaria, cioè per quanto riguarda il loro contenuto in batteri patogeni o legati in qualche modo alla eliminazione dei rifiuti umani, quali le acque di fognatura, o provenienti dal dilavamento dei terreni agricoli ad opera delle acque piovane.

Sulle forme batteriche indigene, al contrario, si hanno solo conoscenze generali. Le principali difficoltà che si incontrano in questi studi sono di due tipi, difficoltà di coltivazione, in quanto non sono normalmente utilizzabili i comuni terreni di coltura usati in batteriologia, per le diverse esigenze nutrizionali e di ambiente dei batteri acquicoli; difficoltà di classificazione, che per tali batteri non è stata ancora affrontata sistematicamente, in parte per le controversie ancor oggi vivissime sui metodi ed i criteri per una classificazione dei batteri in generale.

La funzione dei batteri negli ambienti acquatici è importantissima: essi chiudono il ciclo della materia alimentare, trasformando le sostanze organiche contenute nelle spoglie degli organismi vegetali ed animali in composti inorganici a disposizione nuovamente dei vegetali (mineralizzazione) ed in parte costituiscono una diretta fonte alimentare per altri piccoli organismi, quali protozoi, rotiferi, cladoceri. È la loro presenza che permette ad un lago di essere teoricamente autosufficiente anche se potessimo escluderlo dal suo bacino di alimentazione idrografica.

Le trasformazioni sono operate principalmente dai batteri eterotrofi, che sono anche i batteri più facili da studiare, ma nell'economia generale non minore importanza rivestono i processi dovuti ai batteri autotrofi.

Tra gli autotrofi si distinguono le specie **chemiosintetiche** che utilizzano composti inorganici facilmente ossidabili (idrogeno molecolare, zolfo, ferro,

ammoniacale, nitriti, idrogeno solforato, tiosolfati, solfiti, monossido di carbonio) ricavandone l'energia necessaria alla sintesi del materiale organico cellulare, e specie **fotosintetiche** che per mezzo di pigmenti fotosintetici (due clorofille leggermente diverse dalle clorofille delle piante superiori e non organizzate come queste ultime in cloroplasti) e con l'intervento anche di carotinoidi (che assorbono lunghezze d'onda non assorbite dalle clorofille) utilizzano la energia della luce solare per trasformare idrogeno solforato e anidride carbonica in materiale cellulare. Al gruppo dei batteri fotosintetici autotrofi appartengono i solfobatteri verdi e porpora. I batteri fotosintetici non liberano ossigeno.

I batteri eterotrofi ed autotrofi potrebbero essere considerati rispettivamente organismi demolitori e produttori, ma questa definizione ha poca importanza; in realtà, se la loro attività si arrestasse, una gran parte delle sostanze che entrano a far parte della catena alimentare limnetica andrebbe persa all'economia generale del ciclo (sostanze azotate, ferro, manganese, ecc.). Si è calcolato che del carbonio organico attaccato dai batteri il 30-40% viene trasformato in nuove sostanze organiche cellulari e il 60-70% viene liberato come CO_2 . Il problema delle capacità produttive nell'acqua è molto simile a quello del terreno, la cui produttività è in gran parte legata all'attività dei batteri.

ALCUNE CARATTERISTICHE DEI BATTERI

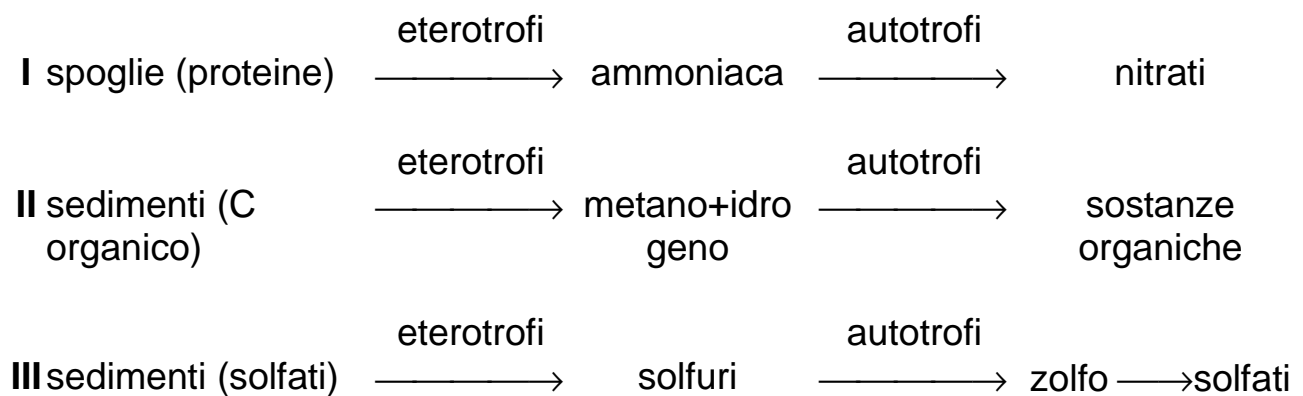
È qui interessante ricordare quali capacità potenziali sono possedute in generale dai batteri. Si consideri una cellula batterica che si divida ogni 20 minuti; dopo 48 ore le cellule prodotte saranno 2^{144} . Assumendo che il peso di una singola cellula è di 10^{-12} grammi, dopo 48 ore si saranno cioè prodotte 24×10^{24} tonnellate di cellule, cioè un peso equivalente a 4000 volte quello della terra. Evidentemente le condizioni favorevoli ad uno sviluppo così rigoglioso si verificano solo raramente e per brevi periodi di tempo.

I batteri, con le alghe azzurre, sono gli esseri più adatti a condizioni ambientali estreme. Sono note specie che vivono normalmente a temperature prossime a 0°C , altre fino a 80°C . Si sono trovate specie che sopportano campi di pH da 1 a 6,1 e altre da 6,0 a 13,0. Valori estremi di pH quali 1 e 10,5 possono essere prodotti dalle stesse attività batteriche. Le concentrazioni saline sopportabili vanno da 0 (acqua distillata) alle soluzioni saline sature. La concentrazione di ossigeno è importante per i processi batterici entro l'acqua, perché gli aerobi obbligati, gli anaerobi facoltativi e gli anaerobi obbligati sono condizionati nel loro sviluppo dalle sue variazioni nello spazio come nel tempo. Durante l'estate frequentemente si producono verso il fondo dei laghi condizioni di mancanza totale di ossigeno, consumato dagli stessi batteri e dagli animali con la respirazione e non sostituito. Si è

determinato che un grammo di batteri in attiva crescita a 22 °C può consumare fino a 30 cm³ di ossigeno all'ora. In tali condizioni la vita degli aerobi non è più possibile e quindi si sostituisce una attività batterica da anaerobi facoltativi ed obbligati. Specialmente all'interfacies acqua-sedimento l'anaerobiosi è assoluta.

SPECIE E PROCESSI BATTERICI INTERESSANTI NELL'ECONOMIA LIMNETICA

Come già detto, la classificazione sistematica dei batteri presenta ancor oggi grandi lacune. Nessuna delle classificazioni attuali può essere considerata definitiva; una delle più usate è quella americana del Bergey. Diamo ora tre esempi di cicli che si svolgono entro le acque:



Nel **primo ciclo** intervengono processi metabolici anaerobi (genere *Bacillus*) o fermentazioni di aminoacidi, che producono ammoniaca. Questa viene ossidata a nitriti da batteri del genere *Nitrosomonas*, ed i nitriti a nitrati dal genere *Nitrobacter* con liberazione di energia utilizzata nei processi metabolici anaerobi.

Nel **secondo ciclo** è interessante la possibilità di utilizzazione dell'idrogeno molecolare ad opera di autotrofi facoltativi del genere *Hydrogenomonas*.

Nel **terzo ciclo** intervengono numerosi generi di batteri tipicamente acquatici: *Thiobacillus*, *Desulfovibrio*, *Thiosarcina*, *Thiopedia*, *Lamprocystis*, *Thiospirillum*, *Thiothrix*, *Beggiatoa*, *Macromonas*. I processi di questo ciclo diventano particolarmente imponenti durante i mesi estivi negli strati profondi di laghi con notevole contenuto in solfati, come, ad esempio, nei laghi d'Alserio, di Caprolace, di Pergusa. Molti di questi batteri sono autotrofi, fotosintetici e pigmentati in porpora da batteriopurpurina; quando si sviluppano in abbondanza impartiscono tale colorazione all'acqua. I processi di riduzione dei solfati portano in molte specie al deposito intracellulare di

zolfo, sotto forma di piccolissime gocce; molti depositi naturali di zolfo minerale hanno avuto questa origine.

Altri processi interessanti sono operati dai ferrobatteri, appartenenti ai generi *Desulfovibrio*, *Gallionella*, *Siderocapsa*, *Sphaerotilus*, *Crenothrix*, che portano alla precipitazione dei sali di ferro (o manganese), disciolti nell'acqua, sotto forma di idrati o solfuri. Si deve a questi processi la formazione di imponenti giacimenti di minerali di ferro (come nelle Minettes della Lorena).

CENNI SUI FUNGHI

Anche se non rientrano nella batteriologia vera e propria, vogliamo qui ricordare che nelle acque dolci vivono numerose specie di funghi primitivi, saprofiti o parassiti. Ci sono numerosi indizi che fanno ritenere che nessuno degli organismi importanti delle acque interne sfugga ad una qualche forma di attacco da parte di funghi acquatici. Le alghe, specialmente le diatomee, sono attaccate da Ficomyceti dell'ordine Chytridiales che vivono parassiticamente fissati con sistemi rizoidi. In periodi favorevoli possono arrivare ad infettare il 90% del popolamento di determinate specie di alghe planctoniche. Altri funghi più evoluti, Oomiceti dell'ordine, Saprolegniales, attaccano animali superiori come pesci e crostacei. *Allomyces* e *Saprolegnia* sviluppano il loro bianco micelio sulle branchie o sulle ferite di animali vivi o vivono da saprofiti sui loro cadaveri.

Sono facilmente osservabili, particolarmente in animali tenuti in acquari.

METODI DI RACCOLTA DEI CAMPIONI PER LE, ANALISI BATTERIOLOGICHE

Vengono usate particolari bottiglie in vetro che si possono aprire e chiudere alla profondità voluta. Le bottiglie a chiusura consuetamente usate per altri scopi limnologici non sono adatte per la facilità di inquinamenti da batteri estranei. Le bottiglie metalliche non si prestano neppure, perché i diversi metalli hanno un effetto battericida più o meno forte.

Un metodo molto pratico è quello di usare bottiglie di vetro molto robusto, del tipo comune per latte pastorizzato. Esse, con i loro tappi in gomma provvisti di un capillare di vetro chiuso all'estremità esterna, vengono sterilizzate in autoclave; i tappi non sono fissati nel collo delle bottiglie, ma solo appoggiati su di esse. Durante la sterilizzazione l'aria contenuta nelle bottiglie viene sostituita almeno in parte da vapore acqueo. Alla apertura dell'autoclave, si fissa immediatamente il tappo, ottenendo con il raffreddamento un vuoto abbastanza spinto. Queste bottiglie vengono calate in acqua su adatto supporto e alla profondità voluta si provoca con l'uso di un messaggero la rottura del capillare. Il vuoto interno provoca il riempimento con acqua senza pericolo di inquinamento. Per profondità oltre i 50 metri non

è necessario usare bottiglie sotto vuoto, perché la forte pressione idrostatica provoca lo spostamento dell'aria da parte dell'acqua.

METODI DI STUDIO

Tra i dati più importanti riguardanti i batteri nell'acqua è il loro numero per un dato volume di acqua. Per stabilirlo si possono usare diversi metodi.

A) **Conteggio su piastra.** Si esegue seminando un piccolo volume (0,1-0,5 ml) dell'acqua in esame, eventualmente dopo diluizione con acqua sterile, su una piastra Petri contenente un determinato terreno nutritivo. Purtroppo non esiste un terreno capace di permettere la crescita di tutte le specie batteriche; tra i più usati sono l'agar-brodo normale e la gelatina-brodo, che dà conteggi circa dieci volte superiori al precedente. Il massimo numero di colonie si ottiene con terreno al caseinato di sodio e glucosio. Il conteggio su piastra presenta lo svantaggio che gruppi di batteri raccolti su piccoli frammenti di sostanze od organismi viventi non possono dare altrettante colonie singole e distinguibili, ma in genere ne danno una sola. Si contano gli eterotrofi aerobi e anaerobi facoltativi.

B) **Terreni selettivi.** Sfruttando le conoscenze sulle necessità nutrizionali o d'ambiente delle diverse specie batteriche, si possono preparare terreni selettivi che permettono lo sviluppo di una sola o di poche specie batteriche. Ad esempio, terreni privi di sostanze azotate permettono la crescita dei soli batteri capaci di utilizzare l'azoto atmosferico (azotofissatori); eliminando l'ossigeno dai terreni di coltura si possono coltivare gli anaerobi obbligati e facoltativi.

Facendo uso del metodo per diluizione successiva si può così calcolare l'entità dei popolamenti delle specie con particolari caratteristiche fisiologiche.

C) **Concentrazione.** Un campione d'acqua, di volume determinato, può essere filtrato attraverso filtri finissimi da sterilizzazione o concentrato per evaporazione a bassa temperatura e bassa pressione o centrifugato ad alta velocità o trattato con sostanze flocculanti. Con questi metodi si ottiene la separazione e la concentrazione dei batteri che vengono successivamente contati al microscopio dopo colorazione. Non si possono evidentemente distinguere i batteri vivi dai morti, quelli autoctoni da quelli di altra origine e talvolta anche i batteri da minuscole particelle di detrito aventi le stesse dimensioni. I conteggi ottenuti con questo metodo danno valori che sono anche di centinaia di volte superiori a quelli ottenuti con metodi colturali.

D) **Portaoggetti immersi.** Un ultimo metodo consiste nel sospendere a determinate profondità e verticalmente dei vetrini portaoggetti da microscopio, per un determinato periodo di tempo, in genere qualche giorno. I vetrini sono poi essiccati, fissati e colorati. L'esame microscopico permette di studiare la morfologia e di eseguire il conteggio dei batteri insediatisi in aderenza ai vetrini stessi. Il principale inconveniente di questo metodo è il fatto che sui vetrini crescono solo le specie che necessitano di un substrato solido. Secondo alcuni autori anche i batteri acquicoli, oltre ai terricoli, avrebbero questa caratteristica. I valori più alti ottenuti con questo metodo sarebbero appunto dovuti alla moltiplicazione di batteri terricoli (provenienti dal dilavamento del terreno) e perifitici, raggiungenti cioè la massima velocità di sviluppo quando aderenti ad un substrato solido.

DISTRIBUZIONE DEI BATTERI

Nell'ambiente acquatico si possono distinguere quattro tipi di insediamento di popolazioni batteriche, ecologicamente ben definiti.

- a) Un gruppo di specie che in ambienti di piccole dimensioni e con alto contenuto di sostanze organiche si sviluppano massivamente alla superficie dell'acqua, nella interfaccia aria-acqua, dove si hanno particolari condizioni per quanto riguarda la tensione superficiale, la luce, l'ossigeno, la temperatura. Costituiscono la cosiddetta patina batterica che dà spesso iridescenze quando osservata sotto un opportuno angolo visuale. Questo tipo di insediamento non riveste grande importanza nelle acque dei grandi laghi.
- b) I batteri che, insieme ad altri organismi, quali alghe microscopiche, protozoi, poriferi, briozoi, ecc. formano il mantello perifitico che avvolge le parti immerse delle macrofite costiere e di ogni altra struttura sommersa.
- c) Si ha quindi un vero e proprio insediamento pelagico, che fa rientrare i batteri ivi viventi tra gli organismi planctonici, più precisamente nel nanoplancton. Questi batteri possono essere liberamente vaganti oppure aderenti a spoglie in via di decomposizione, nel qual caso i processi di moltiplicazione divengono più attivi per la maggior disponibilità di nutrimento.

Altri numerosi batteri vivono sopra ed entro altri organismi acquatici vivi. Per esempio le alghe sono sempre associate a batteri, frequentemente in condizioni di simbiosi, con mutui scambi di vitamine (specialmente B₁₂), ormoni, zuccheri, sostanze azotate, anidride carbonica ed ossigeno. A questo proposito sono da ricordare le difficoltà che si incontrano nel liberare le alghe dai batteri quando si vogliono ottenere colture algali pure (axeniche), prive di batteri. Non è stato finora possibile mantenere alcune specie di alghe, specialmente oceaniche, in colture prive di batteri. Dati

curiosi si possono ricavare da considerazioni sullo spazio a disposizione dei batteri liberi in acqua. Consideriamo un numero di 100 batteri per millilitro d'acqua, valore piuttosto alto per la maggior parte dei laghi non inquinati. Assumendo una misura media di un micron di lunghezza per un volume di 0,5 micron cubi per batterio e facendo un confronto tra queste dimensioni e quelle di un uomo medio, un batterio in queste condizioni di distribuzione, supposta uniforme, dispone di tanto spazio di quanto ne disporrebbe un uomo libero di muoversi entro uno spazio cubico di più di mille metri di lato.

- d) La maggior parte dei batteri si trova però confinata a livello dei sedimenti, dove si determina la concentrazione del materiale organico particolato che deposita, con conseguenti maggiori disponibilità alimentari, anche se date da sostanze in gran parte non facilmente decomponibili, essendo le più facilmente decomponibili già state utilizzate durante la sedimentazione, che può richiedere anche parecchi giorni nel caso di spoglie di piccoli organismi.

Il gran numero di batteri presenti nello strato superficiale dei sedimenti non implica che la loro attività specifica sia maggiore qui rispetto alle acque soprastanti. Le temperature generalmente più basse ed altre caratteristiche ambientali, indurrebbero a pensare il contrario. Queste caratteristiche ambientali determinano piuttosto la presenza in questo ambiente di specie ecologicamente molto più rigorose e specifiche. Facciamo qui le stesse considerazioni, fatte per i batteri nell'acqua, sulle disponibilità di spazio, nell'ipotesi di una densità di popolamento, per centimetro cubo di sedimento, di 50 milioni di batteri. Le dimensioni siano ancora un micron di lunghezza e 0,5 micron cubi di volume. Sul totale di 10^{12} micron cubi contenuti in un centimetro cubo, 50 milioni di batteri rappresentano solo $1/40.000$ (25×10^6 micron cubi). Anche qui si tratta di affollamento apparente ed ogni batterio ha ancora un considerevole intorno spaziale: un uomo in proporzione disporrebbe del volume di una stanza di 25×25 metri con soffitto alto 4,5 metri. Inoltre un numero di 50 milioni di batteri per centimetro cubo di sedimento è alto e corrisponde a valori ottenuti con conteggi al microscopio, mentre con coltivazione si ottengono valori attorno ad un milione per centimetro cubo.

Distribuzione verticale ed orizzontale dei batteri nelle acque lacustri

In molti laghi i batteri nell'acqua presentano un massimo nelle acque epilimniche. Ciò è probabilmente legato alla più forte densità di popolamento del plancton pelagico presso la superficie, ed infatti questa distribuzione è evidente in laghi con fioriture algali estive. Altra causa potrebbe essere la stratificazione di acque di drenaggio convogliate da immissari. I conteggi su

piastra non mettono in evidenza grandi differenze tra le densità di popolamento nell'epilimnio e nell'ipolimnio; tali differenze diventano invece evidenti, in laghi con netto termoclinio, se si usa il metodo dei vetrini immersi. In laghi di questo tipo il numero va decrescendo dalla superficie al fondo, con un addensamento però a livello del termoclinio probabilmente dovuto al rapido variare in questo strato della densità e viscosità dell'acqua, che determina una diminuzione della velocità di caduta.

La distribuzione dei batteri nei fanghi di fondo presenta un massimo nella interfaccia acqua-sedimento e poi un decremento logaritmico con l'aumentare della profondità entro il sedimento. È stato osservato a questo proposito che la crescita di molte colture batteriche cessa al di sopra di una determinata concentrazione di anidride carbonica nell'ambiente, con influenza anche da parte di altri ioni.

La distribuzione dei batteri nella fascia litorale è fortemente determinata dalla presenza di vegetazione macrofita costiera e dai movimenti dell'acqua; nelle baie chiuse i batteri periferici e quelli di fondo sono molto più abbondanti che non nelle zone costiere aperte.

Differenze stagionali nella densità dei popolamenti batterici

In laghi di tipo diverso si osservano comportamenti pure diversi. In laghi che gelino regolarmente durante l'inverno, si osservano due massimi corrispondenti ai due periodi di piena circolazione delle acque, prima e dopo il gelo. La causa più probabile è il rimescolamento delle acque, con trasporto verso la superficie di sostanze nutritive concentrate sul fondo, ma una influenza indubbiamente è anche esercitata dalle piogge autunnali e dal disgelo primaverile, che trasportano batteri terricoli.

In laghi molto eutrofizzati si nota un rapporto diretto tra la densità batterica e la densità dei popolamenti planctonici espressi come biomassa. Questa correlazione può essere dovuta alle modificazioni stagionali della temperatura che influenzano nello stesso senso entrambi i popolamenti. Non devono però essere trascurati i legami di tipo nutrizionale, come per esempio le sintesi di vitamine operate da batteri ed utilizzate da alghe, o in senso opposto l'escrezione di sostanze organiche, la maggior quantità di deiezioni e di organismi morti. In generale si può ritenere che gli animali, a parte la possibilità di cattura a scopo alimentare (Cladoceri, Rotiferi, Protozoi), sono sempre da considerarsi favorevoli al rigoglio della vita batterica, mentre i vegetali (alghe fitoplanctoniche) possono produrre effetti batteriostatici o battericidi attraverso la produzione di sostanze organiche; un esempio è l'antibiosi da Clorellina, prodotta da *Chlorella vulgaris* e *pyrenoidosa*.

La velocità di moltiplicazione dei batteri è legata a molti fattori quali temperatura, abbondanza di sostanze nutrienti, differenze di specie. Può

occasionalmente diventare molto grande; in occasione di decadimenti massivi di ricche fioriture algali i processi metabolici batterici consumanti ossigeno possono portare in pochi giorni alla scomparsa di tutto l'ossigeno disciolto nell'acqua, anche negli strati superficiali. Si può osservare conseguentemente la morte delle forme animali, alla quale concorrono fenomeni di intossicazione per sostanze prodotte dai batteri o liberate dalle alghe in decomposizione.

TIPI DI LAGHI E POPOLAMENTI BATTERICI

Ad un maggior grado di trofia corrisponde una più attiva vita batterica; non si è trovata però una correlazione tra numero di batteri sul fondo e numero di batteri nell'acqua. Si è tentato di utilizzare il rapporto densità di batteri nel pelago / densità batterica nei sedimenti come un criterio di classificazione dei laghi, intendendosi così confrontare il metabolismo delle acque epilimniche con quello delle acque ipolimniche.

I laghi distrofi rispetto ai laghi armonici, qualunque sia il loro grado di trofia, sono caratterizzati più che da differenze nelle densità batteriche, da specie batteriche tipiche e specializzate.

Fino al 50% dei batteri coltivabili presenti in acque di laghi limpidi è pigmentata, per lo più in giallo, ma anche in rosa viola, bruno, ecc. I batteri pigmentati sono invece praticamente assenti nelle acque scure dei laghi distrofici. Le funzioni di questi pigmenti sono sconosciute.

È stato trovato che il numero di batteri per millilitro è minore in acque acide o neutre e a pH pressoché costante, rispetto ad acque alcaline e con ampie variazioni di pH nella vicenda stagionale.

CAPITOLO XVI**LE ACQUE CORRENTI**

Nell'economia generale della Terra i corsi d'acqua rivestono una importanza senza dubbio superiore a quella della raccolta di acque stagnanti che interrompono di tratto in tratto il loro corso. Si pensi all'azione modificatrice (erosione) delle forme del paesaggio, all'azione distributrice dell'umidità nei territori percorsi, alla mobilitazione di sostanze solubili che essi incessantemente vanno carpendo alla crosta terrestre per distribuire lungo il loro corso, e quindi al mare.

Nonostante ciò, l'ambiente lotico (acque correnti) è molto meno conosciuto nelle sue caratteristiche di quanto non lo sia l'ambiente d'acque ferme o lentiche.

Gli aspetti fondamentali che differenziano queste due strutture ambientali sono:

- **Profondità.** Generalmente, le acque correnti hanno profondità assai minori che non le acque ferme; le variazioni di livello sono molto più cospicue, però, nell'ambiente fluviale, se siano messe in rapporto con il livello medio.
- **Corrente.** Il moto dell'acqua è sempre molto più cospicuo dei movimenti che per varie ragioni possono temporaneamente determinarsi in una massa d'acqua stagnante, ed inoltre esso ha sempre uno stesso senso.
- **Erosione ed ablazione.** In ogni punto del suo corso, il fiume esercita una azione erosiva sul suo alveo, molto più forte di quella che avviene in un lago. Il materiale derivante da questa erosione (che, a parità di condizioni, dipende dalla velocità di corrente) come anche tutto quello che si trova già

sospeso o disciolto nelle acque fluviali, tende ad essere continuamente trasportato (ablazione) verso i tratti inferiori del fiume. È, questa, una differenza fondamentale rispetto al lago, dove tutto il materiale eroso, ed in buona parte anche quello disciolto, rimangono acquisiti.

- **Stratificazione.** Sia la stratificazione termica che quella chimica sono molto meno evidenti che non nei laghi. La ragione di ciò è da ricercarsi nel continuo movimento delle acque, che anche nei lentissimi ed ampi corsi di pianura impedisce che si verifichino le condizioni che portano alla stagnazione lacustre. Origine delle sostanze nutritive. Il rapporto tra sostanze nutritive autoctone ed alloctone è molto diverso nel fiume rispetto al lago. Quasi ogni fiume elabora, lungo il suo corso, modeste quantità di sostanze nutritive, ma dipende molto più fortemente dal drenaggio delle stesse dal terreno circostante. A differenza dell'ambiente lentico, che forma un ecosistema praticamente chiuso, quello lotico deve quindi interpretarsi come un sistema aperto, strettamente correlato a quello terrestre e, nel caso di fiumi emissari di grandi laghi, a quello lentico.
- **Gradiente ecologico.** Mentre nei laghi, pozze, ecc. si ha una zonazione di caratteristiche ecologiche che, nei suoi fondamentali aspetti, può essere raffigurata come una serie di anelli concentrici dalle rive alla zona più depressa, in un fiume si hanno invece due gradienti distinti: il primo - trasversale - interessa la modificazione ambientale che si ha dal greto della riva al filone centrale della corrente fluviale, dove la velocità è massima, con conseguenti modificazione della composizione dei sedimenti che tappezzano l'alveo fluviale e dei relativi insediamenti floro-faunistici; il secondo - longitudinale - riguarda la modificazione che interviene nel corso d'acqua dalle sue scaturigini fino al termine del suo corso: per esempio, aumento della temperatura e della concentrazione di sostanze nutritive, diminuzione della velocità di corrente, ecc., che si possono via via identificare nella successione: ruscello - torrente - fiume pedemontano - fiume lento di pianura.

CONDIZIONI FISICHE E CHIMICHE DELLE ACQUE CORRENTI

La velocità di corrente è, in linea generale, progressivamente minore dall'origine del corso d'acqua alla sua fine; questo dà anche ragione dell'ampliamento progressivo del letto, necessario per convogliare nell'unità di tempo (portata) una massa d'acqua che inoltre va aumentando per l'apporto dei corsi tributari. La velocità di corrente non è però uniforme nei diversi punti di una sezione trasversale del corso d'acqua: le velocità minori si trovano lungo le scarpate laterali e sul letto (attrito dell'acqua in moto contro

le pareti dell'alveo); basse velocità si hanno anche in superficie, per l'azione frenante esercitata dalla tensione superficiale; i filetti più veloci si trovano al centro del corso d'acqua un poco al disopra dello strato equidistante dalla superficie e dal fondo. La velocità di corrente regola, in ogni punto, l'erosione, il trasporto del materiale eroso e la sedimentazione.

La massima potenza erosiva di un corso d'acqua si ha nel suo tratto superiore, dove, pur essendo scarsa la portata, l'acqua ha una grande velocità a causa della maggiore pendenza del letto. Oltre che dalla velocità di corrente, l'azione erosiva dipende dal volume dell'acqua in moto e dal materiale che costituisce le pareti dell'alveo: essa è minima se il fondo è levigato e compatto, intensa se presenta asperità e dislivelli. L'erosione si esplica con una azione di trapanazione sul fondo e di lima sulle sponde: scava così e approfondisce il letto fluviale.

Il materiale eroso può essere trasportato a valle in sospensione nella corrente fluviale (materiale più minuto) o per rotolamento sul letto fluviale (materiale più grossolano). La velocità di corrente è la condizione più importante nel determinare la quantità di materiale trasportato, e minime modificazioni di velocità possono avere ingenti effetti, poiché, grossolanamente la capacità di trasporto di una corrente fluviale varia con la sesta potenza della sua velocità.

La sedimentazione ha inizio nel tratto medio di un corso d'acqua, dove diminuiscono gradatamente la pendenza del letto, e quindi la velocità di corrente, e diviene meno sensibile l'azione erosiva dell'acqua; aumenta successivamente, per assumere il suo massimo valore in prossimità della foce.

La temperatura, come si è detto, non presenta modificazioni cospicue rispetto alla profondità, ma piuttosto nei diversi tratti del corso d'acqua. Generalmente, le temperature più basse si registrano nel tratto iniziale durante i mesi invernali, le più alte nel tratto terminale, in pianura e alla foce, durante i mesi estivi. Un comportamento opposto si ha, durante l'inverno, per gli ambienti sorgivi, con acque più calde all'origine che nei tratti successivi dove, perduta la loro riserva termica, ipogea, si equilibrano con la più fredda temperatura esterna e, per i fiumi emissari di grandi laghi di zone temperate, per l'accumulo di calore che in questi ultimi si determina durante l'estate. Per la modesta profondità ed il continuo contatto con l'aria dovuto alla corrente, molto più simili che in un lago risultano le temperature dell'acqua del fiume rispetto a quelle dell'atmosfera, sia nel ciclo diurno che in quello stagionale; logicamente, questa analogia è maggiore nei corsi d'acqua piccoli piuttosto che nei grandi, in quelli a bassa velocità di corrente che in quelli ad alta, dipendendo dal volume d'acqua mediamente esposto alle condizioni termiche atmosferiche nell'unità di tempo.

La torbidità è normalmente più cospicua nei corsi d'acqua che nei laghi di una stessa regione. Il movimento dell'acqua impedisce che la sedimentazione avvenga tanto celermente come nei laghi, e per di più - per l'azione erosiva che si ha sulle sponde in ogni punto del corso fluviale - si ammettono continuamente nuovi apporti di materiale che può essere tenuto in sospensione. Vi è inoltre una caratteristica differenza qualitativa circa il materiale che determina la torbidità in un ambiente ad acque ferme rispetto ad un ambiente ad acque correnti: nel primo caso, si avrà soprattutto una torbidità sostenuta dalla vita planctonica e dai suoi residui, quindi organica, mentre nel secondo caso questa frazione mancherà quasi completamente e coprirà, invece, un ruolo importantissimo il materiale minerale. Il valore della torbidità, nei corsi d'acqua dei nostri climi, è tutt'altro che costante, avendosi incrementi notevoli in occasione di forti precipitazioni, soprattutto all'epoca del disgelo e per acque provenienti da lingue glaciali. La torbidità è naturalmente un ostacolo alla produttività dei corsi d'acqua, essendo meccanicamente dannosa a molti organismi e impedendo la penetrazione della radiazione luminosa.

Per quanto riguarda il condizionamento chimico, ricorderemo che nelle acque correnti l'ossigeno è contenuto quasi sempre in quantità prossime al valore di saturazione. In altre parole, ciò significa che la sua concentrazione è strettamente dipendente dalla temperatura, e il movimento più o meno turbolento delle acque nell'alveo del corso d'acqua interviene soltanto nel rendere più o meno sollecito l'equilibrio con l'atmosfera: si avranno, perciò, maggiori concentrazioni di ossigeno, generalmente, nei torrenti montani che non nei corsi, ricchi di meandri, dei lenti fiumi di pianura. In particolari casi - lenti corsi d'acqua con abbondanti insediamenti di macrofite - si può avere una notevole pulsazione dei valori di concentrazione dell'ossigeno durante il ciclo giorno-notte.

Le quantità ed i rapporti, nei quali si rinvencono nelle acque fluviali i soluti, non variano in genere molto rispetto a quelle caratteristiche per i laghi. Il pH, normalmente, è più prossimo alla neutralità di quanto non avvenga per particolari tipi di acque stagnanti (torbiere, ecc.).

ZONAZIONE DEGLI ORGANISMI INSEDIATI IN ACQUE CORRENTI E LORO ADATTAMENTI

Anzitutto, nelle acque correnti non esiste generalmente una tipica biocenosi planctonica. Vi si trovano però spesso elementi planctonici (fito- e zoo-) anche nei fiumi non molto grandi, la cui origine deve essere però fatta risalire ai laghi attraverso quali i fiumi scorrono, alle lanche da essi dipendenti, ad insenature con acque molto tranquille. Pertanto, è chiaro che gli organismi planctonici che si ritrovano negli emissari dei laghi (**carico biologico**) sono

facilmente riconducibili alla fisionomia delle biocenosi planctoniche dei laghi dai quali derivano: così, i popolamenti planctonici del Ticino a Sesto Calende e dell'Adda a Lecco sono, rispettivamente, molto simili a quelli del Lago Maggiore e del Lago di Como.

Il fattore di maggiore importanza per gli insediamenti biologici nei corsi d'acqua è la velocità di corrente e, quasi sempre in buona correlazione con essa, la natura del substrato, la temperatura e la quantità di ossigeno disciolto. Ne deriva che i principali componenti delle comunità animali dell'ambiente lotico sono le biocenosi bentoniche e quelle dotate di un'attiva capacità di nuoto (pesci).

Corso d'acqua lento (di pianura)

Sui substrati prevalentemente limosi di questi ambienti, per quanto riguarda l'aspetto floristico, sono comuni le associazioni di *Potamogeton* e di *Anacharis* (*Elodea*) e grande sviluppo acquistano anche le associazioni litorali (*Typha*, *Phragmites* ecc.).

In linea generale, vi è qui una biocenosi che ha molti elementi comuni con quelle tipiche delle acque stagnanti (laghi e pozze)- euritermi, perciò, e capaci di tollerare anche basse concentrazioni di ossigeno. Predominano gli Oligocheti, ed in modo particolare i Tubificidi, che vivono parzialmente immersi nel fango, dal quale estraggono il loro alimento, principalmente costituito da detrito organico non recente. Frequenti sono anche i Chironomidi., che possono costruirsi piccoli tubi di fango e che sono pure parzialmente limofagi, ma che preferiscono generalmente il sedimento organico più recente, e quindi più superficiale. Abitatori del sedimento sono le larve del genere *Ephemera*, capaci di scavare gallerie nello spessore di esso, i Lamellibranchi (*Unio*, *Anodonta*, *Pisidium*), che si rinvergono anche su substrato sabbioso, e gli Ostracodi, che vivono subito al disotto della superficie del sedimento.

Alla superficie del sedimento abbiamo altre larve di Efemerotteri (*Caenis*), Isopodi (*Asellus*) e Gasteropodi (*Bithynia* e *Valvata*). Un substrato più solido - pietre, fusti di macrofite richiedono i Briozoi, i Poriferi *Spongilla*, *Ephydatia*, le Idre, i Turbellari (*Dendrocoelum lacteum*, *Polycelis nigra*, *Dugesia lugubris*, ecc.), gli Irudinei, gli Idracnidi ed i Gasteropodi dei generi *Lymnea* e *Physa*.

Tra la vegetazione delle piante acquatiche abbiamo densi popolamenti di Efemerotteri, Tricotteri, Odonati, Coleotteri, Megalotteri (*Sialis*) Emitteri e Ditteri, appartenenti soprattutto ai Tabanidi, Culicidi, Tipulidi.

Corso d'acqua pedemontano

La copertura vegetale è assicurata da *Myriophyllum* e *Ranunculus*, spesso comuni sui greti a ciottoli, ed ancora dal *Potamogeton*, che preferisce terreni

a tessitura più fine; in questo tratto acquistano una importanza considerevole anche le alghe epilitiche (Diatomee, ecc.).

Gli organismi animali tendono qui ad una più o meno rigida stenotermia fredda e richiedono più alte e stabili concentrazioni di ossigeno. Essi si difendono dalla più forte velocità di corrente, insediandosi sulle rive, soprattutto sul lato interno del meandro, sotto le pietre e nella porzione sottocorrente di esse.

Molti di questi animali presentano interessanti dispositivi di adattamento, che rendono più difficile il loro allontanamento ad opera della corrente dalla zona del loro insediamento. La forma del corpo tende ad essere appiattita, specialmente nella parte cefalica (rivolta verso la corrente) e la superficie dei tegumenti è liscia e priva, o quasi, di ornamentazioni aggettanti; si hanno spesso organi di fissazione, come ventose ed arti fortemente uncinati, in alcuni casi derivati da trasformazione di altre strutture (ad esempio, l'Efemerottero *Rhithrogena* ha le branchie modificate in organi di adesione, e proprio per questo più vincolato ad un rinnovo continuo di acqua). In altri casi (Tricotteri), si ha la costruzione di un astuccio larvale con materiale pesante (granuli di sabbia, nicchi di piccoli molluschi, ecc.). *Ancylastrum fluviale*, uno dei Gasteropodi più comuni delle acque veloci, si garantisce con l'aderenza del suo largo piede. Tutte queste modificazioni riguardano gruppi sistematicamente anche molto lontani, ed hanno quindi significato di fenomeni di adattamento convergente.

Frequenti sono qui i Plecotteri, che mancano, o quasi, nel corso d'acqua lento, gli Efemerotteri (*Ephemerella*, *Centroptilum*, ecc.), Tricotteri, ma ancora Chironomidi, Gasteropodi (*Lymnea* e *Physa*), Oligocheti, Irudinei, Idracnidi ed il *Gammarus* (Anfipode), che tende a sostituire l'*Asellus*.

Dal punto di vista alimentare, prevalgono in questa sezione i fitofagi sui limofagi: beninteso, sono anche presenti predatori (Irudinei, Idracnidi ed alcune specie di Tricotteri, Plecotteri e Coleotteri).

Torrente

Più in alto ancora, quando il corso d'acqua assume carattere torrentizio e le rapide e le cascate sono frequenti, il letto fluviale cambia sostanzialmente d'aspetto: i ciottoli aumentano di dimensioni e su larghe superfici appare la roccia in posto, lisciata ed prosa dalla più vivace corrente.

La vita vegetale è rappresentata dalle alghe epilitiche e, dove la corrente è meno forte, da muschi subacquei.

Anche gli organismi animali si rinvengono solamente nei recessi ad acque più tranquille: Efemerotteri, Tricotteri e Plecotteri danno il maggiore contributo alla fauna, e spesso con specie che si possono rinvenire soltanto in un habitat di questo tipo.

Sorgenti

Le sorgenti rappresentano, indipendentemente dalla loro altitudine, l'inizio di un corso d'acqua. Questo può seguire immediatamente alla sorgente (**sorgenti reocrene**) oppure la sorgente può organizzarsi in una pozza, anche di notevoli dimensioni (ad esempio, le fonti del Clitumno), alla quale fa seguito l'emissario (**sorgenti limnocrene**). Infine, la bocca sorgiva, per le caratteristiche morfologiche del terreno, può espandersi in una zona paludosa (**sorgenti eleocrene**). L'ambiente di sorgente è molto interessante, poiché, essendo alimentato da acque profonde, è largamente indipendente dalla vicenda termica stagionale. Anche la composizione chimica dell'acqua è costante. Ciò ha permesso appunto di compiere studi interessanti su quelle comunità che sono sottratte in larga misura alla successione stagionale comune agli altri ambienti acquatici.

Ci si renderà conto come sia difficile schematizzare su una base generale una zonazione delle comunità fluviali. Ciò dipende in larga misura dal fatto che il corso d'acqua riconosce una articolazione ecologica più variata di quella offerta dalle acque superficiali di un ambiente limnico. Un corso d'acqua, in altre parole, difficilmente offre delle rigide preclusioni - nella successione delle sue facies - a popolamenti di organismi indicatori: differenti combinazioni di caratteristiche ambientali e di strutture fisiografiche del fiume possono localmente offrire ricetto a popolamenti che tipicamente dovrebbero trovarsi limitati nei tratti a valle ed a monte.

La fauna ittica ha una notevole importanza nel corso d'acqua e presenta, anche per le sue capacità di movimento, una seriazione di popolamenti caratteristici. Su questo argomento si troveranno notizie nel capitolo che tratta della ecologia dell'ittiofauna.

CENNI DI METODOLOGIA LIMNOLOGICA

La necessità, da parte dell'idrobiologo, di conoscere la distribuzione spaziale, nell'ambito dell'ecosistema lacustre, non solo degli elementi biocenotici, sia vegetali che animali, ma anche delle caratteristiche fisiche e chimiche delle acque e dei sedimenti, ha determinato il fiorire di una vasta gamma di tecniche, talora esclusivamente limnologiche, tal'altra trasposte da altre discipline, che nel loro complesso costituiscono la metodologia limnologica.

PLANCTON

Campionamento

Lo strumento più comunemente usato per il campionamento del plancton è la **rete**. Consta essenzialmente di un cerchio metallico di vario diametro, che sostiene un cono di garza di nylon, che termina a sua volta con un imbuto con meccanismo di chiusura. A seconda delle dimensioni medie degli organismi che si vogliono catturare, si sceglie la fittezza del tessuto filtrante (esprimibile come numero di maglie per centimetro) ed a seconda del tipo di informazione che si ritiene opportuno assumere, si trascina la rete a velocità opportuna, ma sempre relativamente modesta, lungo tragitti verticali, orizzontali, obliqui, ecc. In pratica, tuttavia, non si può ricorrere ad uno strumento "universale", ma si fa uso di reti di vario tipo a seconda delle esigenze di campionamento.

Per pescate verticali, una rete del tipo descritto (Fig. 47, a) è calata alla profondità voluta e quindi riportata in superficie con moto uniforme; durante il tragitto il tessuto filtrante avrà trattenuto all'interno della rete gli organismi di dimensioni maggiori di quelle delle maglie. Per il calcolo della densità media degli organismi nella colonna di acqua esplorata si riferirà il materiale raccolto

al volume di acqua, dato dall'area dell'imboccatura della rete moltiplicata per la profondità alla quale la rete è stata calata (volume filtrato teorico). Ancora per pescate verticali, si fa uso di reti così dette "a chiusura", che differiscono dalle precedenti per il fatto che l'imboccatura è chiudibile mediante un coperchio. La chiusura del coperchio si ottiene con l'invio lungo il cavo di un messaggero (massa metallica provvista di un foro nel quale si impegna il cavo) che, urtando contro un dispositivo a molla, ne provoca l'abbassamento. In tal modo è possibile chiudere il coperchio ad una qualsiasi profondità ed esplorare colonne d'acqua che non arrivino necessariamente alla superficie, ma che siano situate tra due qualsiasi profondità.

È importante tener presente che la rete, oltre ad operare una certa selezione dimensionale in favore degli organismi di dimensioni maggiori, filtra in effetti un volume d'acqua sempre minore di quello teorico (il fattore è generalmente compreso, fra 0,4 e 0,7). Ciò per l'intasamento progressivo che il tessuto filtrante subisce durante la pescata, con la conseguente progressiva diminuzione del suo potere filtrante. Per raccolte prolungate, nelle quali l'inconveniente assume proporzioni gravi, si può usare un tipo di campionario nel quale un telaio di supporto, dotato di alette elicoidali, imprime una rotazione assiale al cono di rete, con conseguente continuo lavaggio del tessuto filtrante.

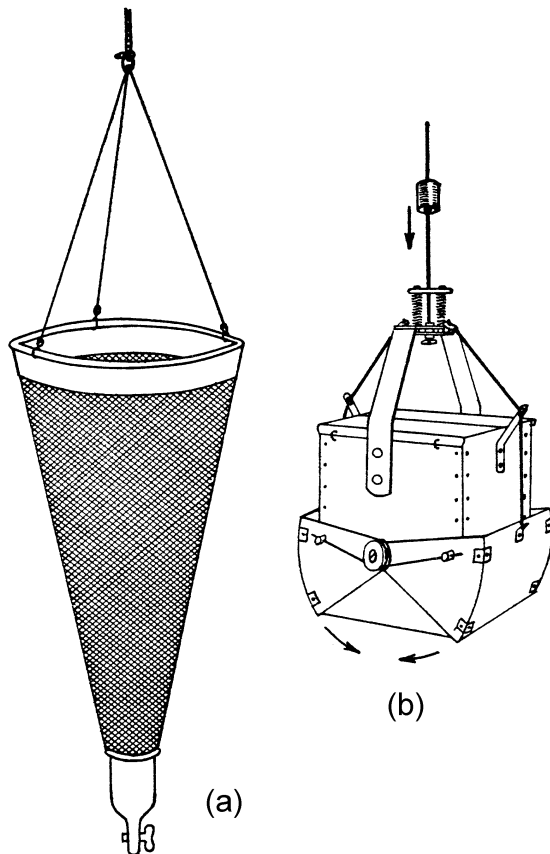


Fig. 47.
(a) rete per plancton;
(b) draga di Birge

Altri campionatori a rete permettono invece di misurare il volume d'acqua effettivamente filtrato. È il caso del **plankton-sampler** che, ideato dagli oceanografi, ha trovato larga applicazione anche nelle acque dolci. Consta essenzialmente di un tubo metallico, di ampio diametro, che sostiene posteriormente il cono di tessuto filtrante, mentre un coperchio imperniato diametralmente può chiuderne od aprirne la luce anteriore. Nell'interno del tubo tra il coperchio e la rete, è posto un mulinello, che, collegato meccanicamente ad un contagiri, indica con esattezza il volume d'acqua effettivamente filtrato. Lo strumento, fatto scendere alla profondità desiderata chiuso, viene aperto tramite l'invio lungo il cavo di un primo messaggero e chiuso successivamente mediante l'invio di un secondo messaggero. Tramite le posizioni chiuso-aperto-chiuso il plankton-sampler permette quindi di campionare lungo tragitti (orizzontali od obliqui) che iniziano e terminano in due punti qualsivoglia delle acque libere, così come, tramite il traino contemporaneo di più samplers fissati a determinati intervalli lungo il cavo, di ottenere campioni contemporanei entro strati a diverse profondità.

Con altro strumento, il **plancton-bar**, si possono investigare contemporaneamente sezioni successive del popolamento planctonico, lungo quote prestabilire. Il suo principio generale è il seguente: al medesimo cavo di traino e ad intervalli calcolati, viene assicurato un certo numero di reti per campionamento orizzontale; dall'imbuto di ogni rete parte un tubo flessibile che fa capo, a bordo, ad una camera di depressione che, in momenti e per durate determinabili dall'operatore, permette la salita, fino a recipienti appositi, del materiale filtrato. Si tratta quindi di un apparato che dà informazioni analoghe a quelle fornite dai *plankton-records* usati in oceanografia, che permettono di tenere separate, con opportuni accorgimenti, le trazioni di popolamento planctonico raccolte nelle fasi successive di uno stesso tragitto di campionamento.

Per speciali indagini, quando, ad esempio, occorra raccogliere una grande quantità di plancton, si può ricorrere all'uso di una **pompa**, che, mediante un tubo di lunghezza opportuna, aspiri l'acqua alle diverse profondità. A bordo del natante sul quale la pompa è sistemata, si provvede alla filtrazione dell'acqua con filtri di diversa porosità, a seconda di ciò che si vuole catturare (batteri, alghe, crostacei, ecc.). È ovvio che ogni pompa, con la differente aspirazione che le è propria, determinerà una certa selezione degli organismi reotattici in misura inversa alle loro capacità natatorie.

Per indagini su batteri o su fitoplancton si ricorre utilmente all'impiego di **bottiglie a chiusura**, consistenti essenzialmente di un cilindro di metallo o di vetro, con coperchio di chiusura superiore ed inferiore, manovrabili con messaggeri. Con questo metodo si possono evidentemente raccogliere gli

organismi più minuti, che sfuggirebbero alla cattura impiegando anche le reti più fitte.

Esame e conteggio

Il plancton, raccolto con uno dei metodi sopra descritti, verrà fissato con aggiunta di formalina neutralizzata pari al 10% del volume del campione, o di soluzione iodo-iodurata.

Per il conteggio si procederà come segue. Se il materiale raccolto non è molto abbondante ed occorre grande precisione, si conteggeranno tutti gli organismi raccolti, portando successivamente su di un vetrino rigato piccole quantità del materiale pescato. Se invece la pescata è molto abbondante, con pipette a stantuffo speciali (pipette di Hensens) che possono prelevare una quantità costante di liquido, si porteranno all'esame successivi campioni della sospensione di organismi, omogeneizzata con opportuni scuotimenti. Conoscendo il volume totale della sospensione (organismi + acqua + formalina) e il numero di centimetri cubici esaminati e conteggiati, si può risalire alla quantità di organismi raccolti e, da questa, alla densità media degli organismi nella colonna o nello strato d'acqua esplorati.

Talora, in casi particolari, l'usuale metodo di conteggio al microscopio può essere sostituito con l'uso di un "contatore di particelle". Tale strumento, costruito per scopi emocitometrici, è schematicamente così costituito: la sospensione di particelle da conteggiare e da classificare è forzata a passare, con flusso costante, attraverso uno stretto passaggio, prima e dopo del quale sono situati due elettrodi fra i quali è posta una differenza di potenziale. Al passaggio di una particella, il potenziale subisce una repentina variazione, di entità proporzionale al volume della particella stessa, che opportuni circuiti elettronici misurano e conteggiano. La soglia di risposta può essere scelta in modo da conteggiare (come se si trattasse di un dispositivo filtrante con maglie a fittezza regolabile) solo le particelle di dimensioni minori di quella scelta. Finora tale apparecchio ha trovato la sua migliore applicazione nel conteggio di colture pure di alghe unicellulari sferiche (per esempio, *Chlorococcum*), ma è presumibile che con futuri perfezionamenti, per ricerche nelle quali sia sufficiente la conoscenza dei numeri di cellule e la loro distribuzione secondo il volume, si potrà usare anche per il fitoplancton. Per esempio per il conteggio di campioni di, "flos aquae" che spesso sono costituiti da popolazioni monospecifiche.

MATERIALE DI FONDO

Campionamento

Ove non occorra un'analisi quantitativa degli insediamenti, ma semplicemente di riconoscere il tipo di biocenosi bentonica, si useranno **reti a strascico**, di

tessuto molto robusto, che vengono trascinate a rimorchio del natante a piccola velocità e filando una lunghezza di cavo pressoché tripla della profondità alla quale giace il fondo da esplorare.

Per studi quantitativi si ricorre invece a draghe o benne (Fig. 47, b) assai simili, ma di dimensioni molto più ridotte, a quelle usate per estrarre la sabbia o la ghiaia dalle cave.

Lo strumento è calato aperto sul fondo, ove penetra per il proprio peso (spesso si ricorre, all'uopo, ad un appesantimento supplementare); la chiusura delle valve si ottiene tramite l'invio di un messaggero lungo il cavo, indi lo strumento è riportato in superficie. Conoscendo l'area di apertura della draga e conteggiando gli organismi raccolti, è molto semplice ottenere, con campioni ripetuti, valori attendibili sulla densità degli insediamenti per unità di superficie. Alcune draghe permettono l'inserimento laterale di superfici di taglio, così da poter suddividere il campione in un certo numero di sezioni orizzontali parallele. Ciò ci dà, benché l'artificio sia un po' grossolano e permetta un certo slittamento degli organismi verso la porzione inferiore del campione, una certa informazione sulla distribuzione verticale degli organismi nel contesto del sedimento.

La draga, tuttavia, non dà un'informazione attendibile sulle popolazioni bentoniche che vivono nella interfaccia sedimento acqua (herpon). Per queste ultime è molto adatto il **campionatore Jenkin**, che raccoglie in un cilindro di materiale plastico trasparente non solo un campione di sedimento, ma anche l'acqua ad esso sovrastante. Lo schema di funzionamento è il seguente: il cilindro è fissato ad un telaio di supporto, assieme al quale, una volta calato sul fondo, penetra parzialmente nel sedimento; un sistema di molle, che lentamente ed automaticamente si disimpegnano, provvede, tramite la traslazione di un coperchio superiore e di uno inferiore, a chiudere le estremità del cilindro. Tratto lo strumento a bordo, si preleva il cilindro riempitosi e lo si sostituisce con uno vuoto per il campionamento successivo. Il campione così ottenuto è estremamente utile anche per ricerche sperimentali sugli scambi chimici tra sedimento ed acqua.

Per indagare la composizione granulometrica o per rintracciare i resti sub-fossili di organismi lacustri o la natura dei granuli pollinici nello spessore, dei sedimenti di fondo, si impiegano sonde, che, con vari accorgimenti, possono penetrare verticalmente entro il fango anche per diversi metri. Si ottengono così delle "carote", le cui sezioni rappresentano strati più o meno profondi e quindi più o meno antichi. Si può così indagare la storia e l'evoluzione dell'ambiente.

Solo nella zona profonda, gli strumenti menzionati trovano un sedimento che, essendo generalmente fangoso, ne permette un perfetto funzionamento; nella zona litorale, invece, il sedimento, irregolare ed eterogeneo per la

presenza, in vario rapporto, di sabbia, ghiaia, ciottoli, detrito grossolano e macrofite, richiede altri metodi di campionamento. Si fa così uso di strumenti a strascico, raccolte dirette per periodi di tempo (o in aree) prefissati, esportazione con rastrelli appositi di macrofite dalle quali, con successivo lavaggio, si separano gli organismi epifitici, ecc. Quando il substrato lo permetta, si fa anche uso di speciali draghe che, fissate all'estremità inferiore di un'asta rigida, vengono affondate per la pressione diretta esercitata dall'operatore a bordo del natante.

In generale, comunque, nella zona litorale è praticamente impossibile un campionamento quantitativo.

Estrazione e conteggio degli organismi bentonici

Contrariamente al plancton, il bentos è sempre raccolto (salvo ricerca diretta, per esempio sulla linea di costa) assieme al sedimento di fondo. La separazione da questo si opera visivamente, osservando attentamente, in successive riprese ed in piccole quantità, il materiale raccolto, dal quale si estraggono gli organismi interessati dalla ricerca. Se necessario, si fa uso di lenti o di un microscopio a piccolo ingrandimento. Si può però anche ricorrere a filtrazione su tessuto di rete a fittezza opportunamente scelta o all'immersione del campione (o di subcampioni) in soluzioni saline molto concentrate: gli organismi si portano così, per la loro minore densità, sulla pellicola superficiale, dalla quale, poi, si prelevano. È ovvio che questi ultimi metodi sono più rapidi; ma non così accurati come quello visuale.

DETERMINAZIONI FISICHE E CHIMICHE

Fra i dati fisici e chimici che il limnologo assume sulle acque, alcuni possono o debbono essere determinati in loco, altri, invece, in laboratorio, su campioni prelevati con bottiglie a chiusura alle profondità volute e conservati, per il trasporto, in recipienti appositi.

Misure di temperatura

Per raccogliere dati termici in acque che non siano superficiali, si fa uso dei **termometri a rovesciamento** (Fig. 48, a, b). Il termometro consta di un capace bulbo (2) che continua in un capillare, che termina a sua volta superiormente in una piccola ampolla-serbatoio (6) di diametro maggiore di quello del capillare. Il bulbo e il capillare sono riempiti di mercurio. Il termometro viene collocato in un'armatura metallica che si può far rovesciare alla profondità voluta, a mezzo dell'invio di un messaggero. Quando il termometro si sarà rovesciato, e cioè il bulbo sarà passato dalla posizione inferiore a quella superiore, una piccola asperità (4), appositamente realizzata presso l'inserzione del capillare al bulbo, provocherà lo

spezzamento della colonna di mercurio; tutto il mercurio che stava sopra a questa asperità scivolerà quindi verso il basso, occupando il serbatoio e raggiungendo nel capillare un'altezza diversa per ciascuna temperatura. L'intero termometro è contenuto in un tubo di vetro (5), chiuso ad entrambe le estremità, e che ha lo scopo di impedire che la pressione idrostatica intervenga nel modificare, in aumento, l'altezza raggiunta dal mercurio nel capillare. L'intercapedine tra il bulbo ed il tubo esterno di protezione è riempita di mercurio (1) per facilitare il rapido scambio calorico tra il mercurio del bulbo e l'acqua circostante; un tappo (3) impedisce al mercurio dell'intercapedine di spostarsi.

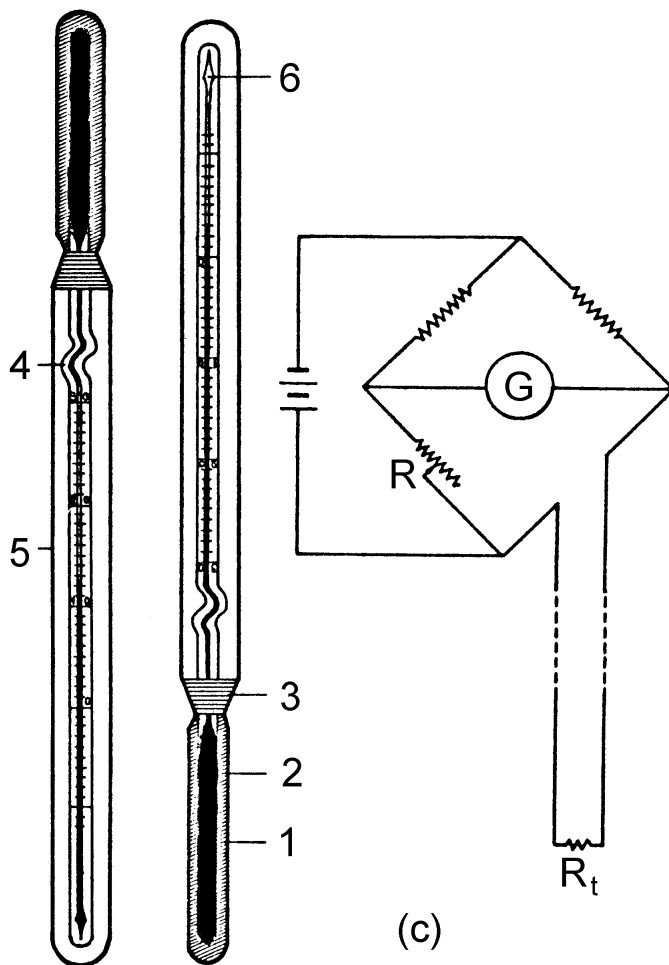


Fig. 48. (a) termometro a rovesciamento nella posizione di lettura (bulbo in alto); (b) posizione nella quale il termometro deve essere calato; (c) schema del circuito elettrico di un thermistor (maggiori precisazioni nel testo).

Misure di temperatura accurate e rapide si ottengono anche mediante l'uso di strumenti basati sul principio delle coppie termoelettriche o mediante termometri a resistenza e specialmente di "thermistors", nei quali la resistenza è data da una miscela, opportunamente preparata, di ossidi metallici. Nel primo caso non occorre una sorgente di F.E.M., che si origina,

come è noto, per la differenza di temperatura esistente fra le saldature della coppia. Nel secondo caso (Fig. 48, c) tale sorgente è necessaria; la resistenza R_t è calata in acqua e il collegamento, mediante un cavo, ad un ponte di Wheatstone situato a bordo, permette di leggere al reostato R valori elettrici, che, previa taratura dello strumento, danno la temperatura alla quale si trova la resistenza R_t . Per il fatto di essere di più pratico e rapido uso, la misura elettrica delle temperature permette di ricostruire con molti punti, e quindi con maggiore approssimazione, la curva termica. Dispositivi speciali permettono inoltre la misura centralizzata delle temperature così ottenute e la loro registrazione; è per esempio possibile, collocando su di una boa lo strumento registratore e la sorgente di F.E.M., ottenere la registrazione delle variazioni termiche alle profondità alle quali si sono posti, sotto la boa, più thermistors in serie verticale.

Larga applicazione ha trovato pure uno strumento, trasposto dalla metodologia oceanografica, che dà direttamente una curva termica in relazione alla profondità, anche da un natante in movimento. Si tratta del **batitermografo**. L'apparecchio, che ha la forma di un siluro, consiste di due parti: una parte per la misura della temperatura, costituita da un lungo tubetto avvolto a spirale, riempito con liquido ad alto coefficiente di dilatazione termica, che termina con uno stilo mobile sul piano orizzontale e che incide una traccia su una lastrina di vetro, coperta di nerofumo. Questa lastrina è solidale ad un supporto collegato alla seconda parte dell'apparecchio che consiste di una speciale scatola barometrica: la variazione di profondità è sentita come una variazione di pressione, che si traduce in uno scorrimento della lastrina affumicata, in senso ortogonale rispetto al movimento dello stilo di registrazione termica. Si ottiene così mediante la composizione dei due movimenti, un diagramma profondità-temperatura.

Altri dati fisici, come trasparenza, torbidità, trasmissione, composizione spettrale della radiazione alle diverse profondità, possono essere evidentemente assunti soltanto in loco (strumentazione ottica: Cap. VI).

Determinazione della concentrazione di ossigeno

I metodi chimici per la determinazione dell'ossigeno disciolto nell'acqua richiedono l'aggiunta di reattivi al campione d'acqua appena raccolto per "fissare" l'ossigeno presente, mentre la determinazione vera e propria è operata, poi, in laboratorio. Si va però estendendo l'uso di una speciale cella galvanica consistente in due elettrodi metallici immersi in un elettrolita di supporto, che genera una corrente la cui intensità (che è dell'ordine dei μA) è funzione della concentrazione di ossigeno e della temperatura. Essa funziona

cioè come una "pila ad ossigeno" e pertanto non necessita, per il funzionamento, di una sorgente di F.E.M. La corrente è misurata con microamperometro oppure inviata ad uno strumento di registrazione; conoscendo la temperatura, si risale, previa taratura dello strumento, alla concentrazione dell'ossigeno. Questo strumento presenta quindi vantaggi analoghi a quelli del thermistor nei confronti del termometro a rovesciamento.

È anche possibile assumere in loco misure chimico-fisiche di grande interesse, come quelle di pH, potenziale OX/RED, conducibilità, ecc.

CAPITOLO XVIII

PRODUZIONE, PRODUTTIVITÀ, ATTIVITÀ METABOLICA

Tra questi termini esiste tuttora, nel significato loro attribuibile nel campo ecologico, una certa confusione. Le definizioni che si propongono sono le seguenti.

Produzione: la quantità di materia organica prodotta da una popolazione o da una biocenosi di un biotopo (o parte di esso), nelle condizioni naturali.

Produttività: la produzione che si potrebbe prevedere o ottenere in qualunque dei predetti livelli di organizzazione sociale, quando le condizioni siano ottimali.

Attività metabolica o intensità di produzione: l'entità della produzione nell'unità di tempo. Questa acquista anche spesso il significato di produzione nell'unità spaziale (metro quadrato, litro, strato, ecc.).

Per la produzione e la produttività *sensu stricto* il tempo, entro il quale viene fatta la misura, dovrebbe teoricamente corrispondere con il tempo, stagionalmente definito, entro il quale è compiuto un ciclo biologico, inteso, quest'ultimo - se esaminiamo una popolazione specifica - come il tempo durante il quale la specie stessa è attivamente presente; se esaminiamo un biotopo o l'intero ambiente - la conclusione di un intero ciclo annuale.

Ognuno di questi criteri di valutazione può essere ancora distinto in un valore lordo ed in un valore netto: vale a dire, la intera produzione metabolica, o quest'ultima diminuita delle perdite dovute alle attività cataboliche.

Mentre la misura dell'attività metabolica non offre che le consuete difficoltà di una valutazione biologica, la misura della produzione diventa un compito assai arduo e che spesso si concreta soltanto in un valore largamente approssimato.

La produzione, infatti, è la somma delle attività metaboliche svolte momento per momento da ogni organismo presente, in tutto il periodo di tempo al quale l'indagine deve essere riferita. Bisognerà teoricamente, quindi: 1) valutare l'attività metabolica tipica della o delle specie interessate, distinguendo in momenti stagionali, stadi di età, stadi fisiologici, e 2) moltiplicare questi valori unitari per il numero di individui presente ad ogni situazione, con censimenti tanto raffittiti da non mascherare naturali andamenti curvilinei delle fluttuazioni delle densità delle popolazioni (riproduzione, mortalità) con andamenti a spezzate.

Questa è l'impostazione teoricamente valida di una tale valutazione: è chiaro come essa risulti di attuazione praticamente impossibile in un ambiente naturale. Si comprende pertanto come ci si sia sforzati di ottenere delle stime approssimate, valutando l'attività globale di parcelle della biocenosi o dell'ecosistema (ad esempio, produzione fotosintetica del fitoplancton) o di ricostruire l'entità di tali processi attraverso la variazione nel tempo delle fonti energetiche a disposizione (radiazione solare, soluti, alimento a disposizione) e la conoscenza del loro grado di utilizzazione. Anche le variazioni della biomassa degli organismi interessati possono servire allo scopo, nei molteplici aspetti di biomassa in aumento per accrescimento corporeo (per esempio, pesci), per riproduzione, e di biomassa che sparisce dalla scena per mortalità. Si può anche ricorrere alla valutazione di parametri, che si abbia ragione di ritenere correlati all'attività metabolica, come pigmenti, sostanze di riserva, entità dei fenomeni riproduttivi.

PRODUZIONE PRIMARIA

Si intende per produzione primaria la produzione dovuta ai processi di foto- e chemosintesi, che è svolta quindi dalle alghe planctoniche, dalle piante acquatiche e da alcuni batteri. Rappresentando, questo, il primo anello della catena alimentare, il suo studio riveste una enorme importanza. Le produzioni degli anelli successivi di un ecosistema avranno, da un punto di vista scientifico, un interesse soprattutto per quanto riguarda il grado di utilizzazione della materia organica messa a disposizione dal livello precedente e di quella effettivamente consumata.

Due metodi sono a disposizione del limnologo per la misura della intensità con la quale si effettua la produzione primaria.

1) Metodo delle bottiglie chiare e scure

Si prelevano dalle diverse profondità campioni d'acqua, senza alcun trattamento e quindi con il naturale popolamento di alghe ed eventualmente di animali in essa contenuti; si riempiono anzitutto completamente due bottiglie - una a vetro chiaro e l'altra oscurata con vernice a forte spessore o

con cappuccio di stoffa nera - e sull'acqua rimanente si esegue la determinazione del contenuto di ossigeno. Le coppie di bottiglie (una bianca ed una nera) vengono affidate ad un cavo fissato ad una boa, e riportate alla profondità di provenienza, e cioè alla temperatura ed alla radiazione luminosa subacquea originarie. Dopo un certo lasso di tempo (in genere, 24 ore), si recuperano le bottiglie e si procede su di esse alla determinazione dell'ossigeno. Nelle bottiglie chiare sospese nello strato eufotico di norma si avrà, alla fine dell'esperimento, una concentrazione di ossigeno superiore a quello di partenza, prevalendo la produzione di ossigeno da fotosintesi sul consumo determinatone dai processi respiratori. Nelle bottiglie scure, invece, l'ossigeno sarà diminuito e ci darà una misura principalmente dell'attività respiratoria. Il decremento verificatosi nella bottiglia: scura, più l'incremento osservato nella bottiglia chiara, dove pure si sono svolti processi respiratori, rappresenta la produzione totale di ossigeno, secondo l'equazione: anidride carbonica + acqua + energia radiante = glucosio + ossigeno. Siccome la produzione fotosintetica porta generalmente a nuovo protoplasma, con maggior precisione abbiamo l'espressione: 1.300.000 Cal energia solare + moli 106 CO_2 + moli 90 H_2O + moli 16 NO_3 + 1 mole PO_4 + elementi minerali = moli 154 O_2 + 13.000 Cal energia potenziale (contenuta in 3.258 g di protoplasma, dei quali 815 ceneri minerali) + 1.287.000 Calorie degradate (utilizzo 1%!).

2) Metodo del ^{14}C

Nelle bottiglie, che devono essere riempite con l'acqua proveniente da diverse profondità, si introduce una piccola quantità (1 ml) di una soluzione di $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ o della quale si conosca attività beta del ^{14}C . Il ^{14}C sarà utilizzato, unitamente al ^{12}C non radioattivo presente, per i processi fotosintetici, e avremo quindi l'incorporazione di ^{14}C nel protoplasma delle alghe presenti nelle bottiglie. L'esposizione delle bottiglie alla luce può avere luogo *in situ*, cioè nell'ambiente stesso dal quale l'acqua fu prelevata ed alla stessa profondità, oppure in laboratorio, in condizioni controllate di luce e di temperatura. Quando è terminato il periodo di esposizione, si filtra l'acqua su dischetti con pori che sicuramente trattengono le alghe presenti; si trattano i dischetti in modo da eliminare il carbonio inorganico precipitato o adsorbito, e si misura infine l'attività beta del dischetto più alghe con un contatore di Geiger. Si può quindi risalire alla quantità di ^{14}C che è stata metabolizzata durante l'esposizione alla luce, e quindi, conoscendo il rapporto tra ^{12}C presente e ^{14}C introdotto, risalire al valore dell'attività fotosintetica totale.

I fenomeni, che noi misuriamo nelle bottiglie, sia con la determinazione dell'ossigeno che del ^{14}C , sono in qualche caso osservabili direttamente in scala macroscopica nell'ambiente naturale come variazione del pH o della

quantità di ossigeno o di anidride carbonica intervenuta nella colonna d'acqua sottostante ad una unità di superficie del lago (1 m^3 o 1 cm^3). In qualche caso (negli oceani) si è valutata l'attività metabolica dei popolamenti fitoplanctonici seguendo, nel tempo e lungo la colonna di acqua, la progressiva riduzione delle concentrazioni dei sali nutritivi disciolti.

Questo tipo di procedura trova l'impiego più consono, però, nella misura della attività di produzione primaria in acque correnti, per la ritmica fluttuazione che le concentrazioni di ossigeno e di anidride carbonica vi assumono in dipendenza dell'alternarsi del giorno e della notte, introducendo naturalmente le necessarie correzioni per le attività respiratorie.

Si sono fatti anche numerosi tentativi di misurare la produzione primaria attraverso la determinazione delle concentrazioni dei pigmenti clorofilliani presenti in volumi d'acqua unitari alle diverse profondità e della radiazione luminosa che perviene alle stesse profondità, nell'ipotesi che esista un rapporto tra luce, clorofilla e attività metabolica del popolamento algale. Sappiamo, purtroppo, però, che l'attività di un'unità di clorofilla non è una costante, pur nello stesso clima ottico e termico, ma che varia largamente per le diverse specie e per il loro stato fisiologico. Una conferma è data anche dal fatto che la densità con la quale una massa d'acqua è popolata dagli organismi fitoplanctonici, o se vogliamo la biomassa (*standing crop*) da essi rappresentata, è lontana dall'essere in un rapporto diretto con l'attività metabolica. Possiamo avere, in altri termini, ambienti o situazioni con notevole densità di popolamento algale, ma con scarsa produzione, e viceversa ambienti con più scarso popolamento algale, ma con un metabolismo più vivace.

È chiaro come la stratificazione, sia dei popolamenti algali che delle caratteristiche chimiche e fisiche che più intervengono nel controllarne le attività, non possa non determinare anche una stratificazione dell'attività fotosintetica in seno a un qualsiasi corpo d'acqua, avendosi generalmente un valore massimo qualche metro sotto la superficie (Fig. 49). L'andamento della curva può essere più o meno regolare, potendosi avere anche più di un livello di vivace produzione. La diversa trasparenza del mezzo ambiente determina l'interessamento alla produzione di uno strato più o meno profondo a partire dalla superficie; nei laghi fortemente produttivi è la stessa densità del popolamento fitoplanctonico che diviene la causa fondamentale della torbidità e che limita la produzione allo spessore anche di pochi metri, costituendo ogni organismo sospeso uno schermo più o meno completo all'ulteriore trasmissione in profondità del fascio di luce che lo investe (ad esempio, nel Lago di Varese: vedi Fig. 49).

Date queste premesse, in ogni ambiente lenticò sufficientemente profondo, esisterà, per ogni situazione stagionale, un orizzonte di profondità nel quale si

avrà una produzione di ossigeno da fotosintesi (dall'alba al tramonto) sufficiente a soddisfare i consumi di ossigeno (respiratori, ma anche ossidativi), che si verificano allo stesso livello durante le 24 ore. A questa profondità, quindi, si avrà una condizione di equilibrio compensato nel ciclo giornaliero: è per questo che a tale profondità vien dato il nome di profondità o di punto di compensazione. Tutto lo strato d'acqua che sta al disopra del punto di compensazione prende il nome di strato trofogeno, di strato cioè dove i processi di produzione netta prevalgono sui processi di demolizione e di respirazione. Lo strato sottostante alla profondità di compensazione è lo strato trofolitico, nel quale i rapporti sono invertiti. È chiara l'importanza della trasparenza e del clima ottico in generale nel determinare la profondità - variabile per ogni ambiente nel corso dell'anno - del punto di compensazione.

La distribuzione rispetto alla profondità delle attività metaboliche del popolamento fitoplanctonico è governata da così numerosi fattori, tra loro in parte anche sinergici, da diventare una caratteristica individuale di ogni ambiente lacustre.

Dobbiamo, infatti, considerare, accanto all'estinzione progressiva e caratteristica della radiazione subacquea, la struttura della stratificazione termica, che può regolare la vivacità metabolica di uno stesso popolamento euritermo, come anche condizionare la stratificazione di diversi popolamenti. Abbiamo ancora le caratteristiche chimiche, per cui si determinano diverse disponibilità, ed anche assenze temporanee (legge del minimo di Liebig) dei soluti necessari alle sintesi. Tra i fattori più strettamente biologici ha una grande importanza, naturalmente, la composizione del popolamento (adattamenti fisiologici a determinate bande di lunghezza d'onda e intensità di luce nelle diverse specie). La stessa diversa utilizzazione delle alghe presenti in strati diversi da parte di organismi fitofagi può avere una precisa importanza nel mantenere il popolamento algale appetibile in una composizione di classi di età diversa: prevarranno gli individui giovani là dove c'è forte consumo, mentre un popolamento algale poco sfruttato dai fitofagi, dopo una fase iniziale di espansione, entrerà in una più o meno spiccata senescenza, con attenuazione della sua attività fotosintetica.

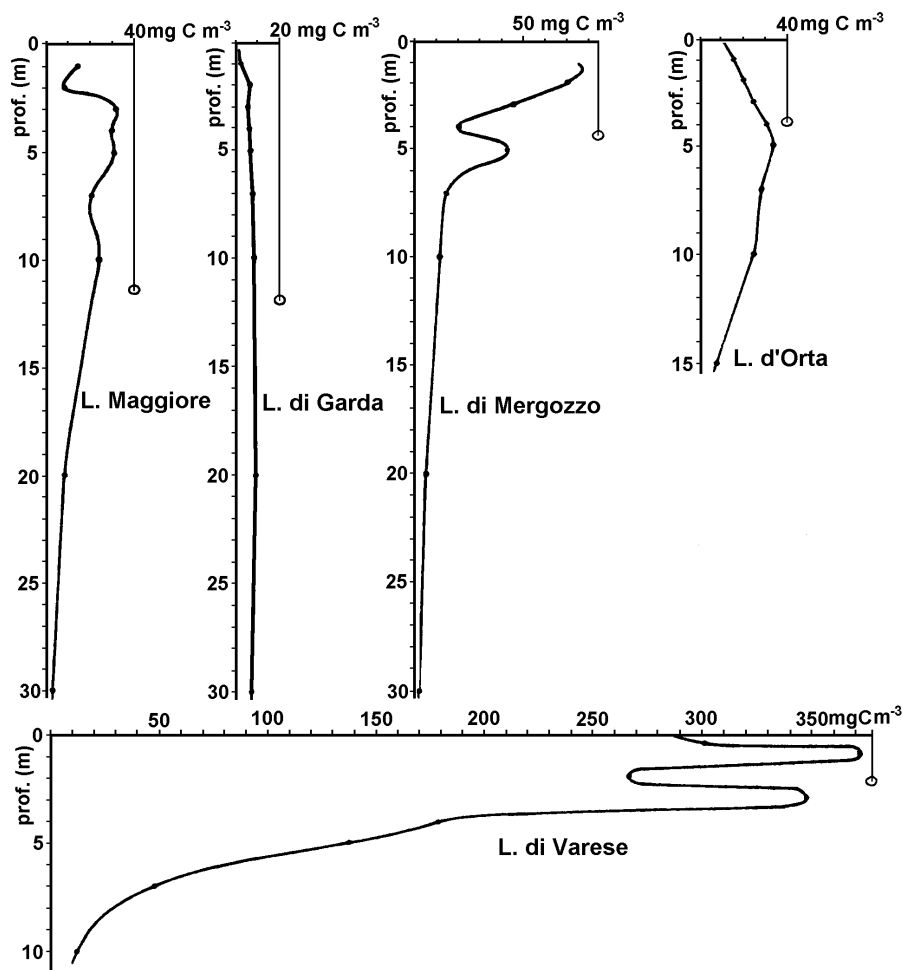


Fig. 49. Produzione primaria misurata con il metodo del ^{14}C nei laghi di Maggiore, di Garda, di Mergozzo, d'Orta e di Varese nella seconda quindicina di aprile. I grafici indicano l'entità della produzione, mg C m^{-3} d'acqua alle diverse profondità; la produzione nello stesso giorno per la colonna d'acqua di un metro quadrato di area fu, rispettivamente per i diversi laghi, nell'ordine di 412, 247, 449, 328 e 1660 mg di Carbonio organico sintetizzato. È indicata la profondità di trasparenza (disco di Secchi)

PRODUZIONE A LIVELLO DEI CONSUMATORI

La misura del flusso energetico, che in partenza dal popolamento fitoplanctonico interessa successivamente la comunità zooplanctonica, ittica e bentonica, ha una grande importanza da un punto di vista teorico, ma dobbiamo subito ammettere che è di difficile esecuzione.

Molto spesso si dà un significato di produzione a questi livelli, basandosi semplicemente sulla differenza che divide le due situazioni stagionali estreme in termini di densità di popolamento, biomassa, ecc. Questa valutazione può

avere un significato solamente se abbiamo un'adeguata conoscenza dei cicli biologici delle specie interessate e possiamo valutare l'incidenza della mortalità (naturale e da predazione); altrimenti, con ogni probabilità, otteniamo delle stime in difetto, in quanto non teniamo conto dello sforzo produttivo di popolamenti effimeri e di popolamenti di specie a rapido ciclo biologico, che si sostituiscono più volte durante l'anno.

Questo è particolarmente vero per lo zooplankton, dove abbiamo cicli di sviluppo estremamente rapidi (da pochi giorni a qualche settimana). La reale situazione delle cose può essere esaminata qui soltanto attraverso censimenti estremamente frequenti.

Per le comunità bentoniche le difficoltà sono relativamente minori. Abbiamo anzitutto la larga partecipazione di larve d'insetti (Chironomidi, *Chaoborus*, Tricotteri, ecc.) che, con la alternanza delle fasi di vita acquatica (larve e ninfe) e subaerea (emergenza a insetto perfetto), ci consente ragionevoli valutazioni. Anche i Molluschi, con il loro accrescimento continuo e la durata di vita abbastanza lunga, possono fornire utili informazioni. Ciò non è vero, invece, per un'altra importante componente di tale comunità - gli Oligocheti - benché il loro censimento numerico, se diviso in classi di grandezza (peso, lunghezza, volume), ci consenta di ricostruire l'accrescimento individuale.

Notevoli progressi nelle conoscenze in questo campo si sono naturalmente fatti, misurando in laboratorio i ritmi riproduttivi, le attività respiratorie e l'utilizzazione del cibo in termini energetici di specie singole, ed estrapolando poi i risultati all'ambiente naturale, sulla base della densità dei popolamenti specifici in esse presenti. Gli isotopi radioattivi usati come traccianti metabolici hanno servito e serviranno moltissimo in questo settore.

La produzione ittica si lascia valutare con maggiore precisione. Nei torrenti e nei fiumi si possono ottenere censimenti, disponendo reti attraverso una sezione del corso d'acqua e curando che esse arrivino fino al fondo. Tale metodo può essere reso più efficiente, introducendo nelle acque a monte appropriati tossici, come il solfato di rame, il rotenone, ecc. Sono impiegati a questo scopo anche generatori elettrici che, collegati a speciali elettrodi, inducono uno "shock" nei pesci che passano attraverso il campo elettrico così determinatosi.

In acque ferme i metodi di censimento sono necessariamente diversi. Il più generalmente usato è il metodo di Petersen, che prevede: a) la cattura di un determinato numero di pesci, la loro marcatura (fissazione di etichette di vario tipo al corpo del pesce), eventuali misure di peso, lunghezza, ecc., e la reimmissione immediata degli stessi nell'acqua stessa da dove erano stati pescati; b) operazioni di cattura successive nel tempo.

Nella fase b) noi raccoglieremo quindi, accanto a individui non marcati, anche individui marcati. Se il numero di pesci marcati è stato idoneo all'ampiezza dell'ambiente, e del popolamento ittico, potremo valutare:

1) la grandezza della popolazione sulla base del rapporto

$$\frac{\text{pesci.marcati.ricatturati}}{\text{totale.pesci.marcati}} = \frac{\text{pesci.catturati(marcati.e.no)}}{\text{popolazione.totale.dei.pesci}}$$

Ad esempio: marchiamo 25 pesci: ne catturiamo susseguentemente 40 (dei quali 10 marcati); la popolazione totale sarà $(25 \times 40)/10 = 100$

2) l'accrescimento degli individui marcati sulla base delle differenze di peso, lunghezza, ecc., emergenti dalle misure fatte al momento della marcatura e al momento della ricattura;

3) fenomeni migratori e distribuzione nell'ambiente.

Si sa d'altra parte che l'accrescimento dei pesci alle nostre latitudini subisce un arresto, più o meno completo, durante la stagione invernale. Questa sosta dei processi accrescitivi si riflette su alcune strutture (squame, otoliti, vertebre), che denunciano, analogamente agli anelli di accrescimento della sezione del tronco di una pianta, l'alternanza dei periodi di vivacità e di sosta metaboliche, e quindi l'età in anni dell'individuo. Di ciò sarà trattato più diffusamente nel capitolo dedicato ai pesci.

Se volessimo comparare i valori di produzione ai diversi livelli della catena alimentare, potremmo sempre constatare una progressiva (esponenziale!) diminuzione dai produttori ai consumatori primari (fitofagi), ai secondari (carnivori), e così via. Perché la biocenosi intera possa conservare la sua struttura di equilibrio, è infatti necessario che ciascun livello produca molto di più di quanto è consumato dal livello che segue. Ad ogni passaggio del flusso energetico, si hanno poi fortissime perdite di energia dissipata: in altri termini, il protoplasma consumato serve soltanto per una modesta frazione a formare nuovo protoplasma.

Su questa piramide delle entità di produzione si adegua una piramide delle biomasse, dei pesi cioè, di tutti gli organismi che formano ciascun livello alimentare, ed una ancora più evidente della piramide dei numeri (degli organismi), in quanto, procedendo dai bassi agli alti livelli di organizzazione, aumenta la biomassa individuale media (diatomea, copepode, alborella, luccio).

CLASSIFICAZIONE DEI LAGHI SULLA BASE DELLE LORO CAPACITÀ PRODUTTIVE

Si può facilmente constatare come in certi distretti, particolarmente in pianura, tutti gli ambienti limnici in condizioni naturali presentino, con una certa regolarità, periodi di massive fioriture di alghe, che possono impartire una spiccata colorazione alla raccolta d'acqua, mentre in altre regioni, particolarmente in distretti montuosi a rocce antiche, tale tendenza è minima. Alla stregua dei terreni agricoli, le acque di un distretto possono essere considerate come fertili o non fertili (sterili), oppure eutrofe od oligotrofe. È nella disponibilità di azoto e fosforo che si debbono riconoscere i fattori fondamentali che sono alla base delle differenze tra questi due tipi estremi di acque (laghi, stagni, fiumi).

Accanto alla concentrazione dei sali nutritizi, anche altre sostanze, o caratteristiche, possono però avere un peso determinante nell'impartire una fisionomia produttiva, ed abbiamo quindi:

- sali nutritizi (azoto, fosforo)
- sali di calcio;
- sostanze umiche;
- materie inorganiche sospese (per esempio, argilla);
- sali di ferro;
- pH.

Quando i primi cinque componenti chimici sono presenti, in quantità minime, ed il pH non è molto discosto dalla neutralità, si hanno acque "oligotrofe". Quando le sostanze nutritizie sono abbondanti e le altre sostanze sono presenti in quantità tali da non creare ostacoli alla produttività primaria, l'acqua è "eutrofa".

Un eccesso di calcio può impoverire un ambiente acquatico, legando, e quindi sottraendo, il fosforo, in effetto, in acque molto ricche di calcio, si ha consuetamente una situazione oligotrofica, che viene meglio definita come "alcalitrofia". Similmente, acque molto umiche hanno una scarsa produttività, per la scarsa penetrazione della radiazione che esse determinano, perché possono legare (umati) sostanze nutritizie, e forse direttamente in quanto tossiche: le acque in queste condizioni vengono definite "distrofe".

Si ipotizzò anche che le acque di tipo eutrofo ed oligotrofo sostengono una produzione primaria, almeno teoricamente, fino alla disponibilità delle loro capacità nutritizie. Negli altri tipi di acque si hanno invece dei limiti di produttività inferiori alle capacità potenziali, per la presenza di alcune sostanze in eccesso. I primi tipi di acque vengono chiamati "armonici", i secondi "disarmonici". È questo, come vedremo, un concetto molto utile.

Laghi armonici

Anche la morfometria ed in special modo la profondità di un lago possono intervenire nel determinarne il grado di trofia.

Consideriamo una serie di laghi di profondità crescente, ma di eguale superficie, che abbiano uno strato trofogeno di eguale spessore e che contengano, in identiche condizioni climatiche, un'acqua identica dal punto di vista chimico. La produzione totale per unità di superficie sarà anche identica. In dipendenza della loro profondità, gli organismi planctonici, che muoiono e che vanno sedimentando, potranno essere decomposti preferenzialmente nello spessore dell'acqua ipolimnica oppure a contatto con il fango di fondo. In entrambi i casi, verrà consumato ossigeno ipolimnico e questo consumo di ossigeno sarà uguale per tutti i laghi. Ma, mentre il deficit di ossigeno - rispetto alle condizioni primitive - sarà identico per unità di area dell'orizzonte ipolimnico, sarà diverso per unità di volume dell'acqua ipolimnica. E così i laghi più piatti presenteranno curve di ossigeno di tipo eutrofo, al contrario dei più profondi, nei quali troveremo la tipica curva oligotrofica dell'ossigeno. È per questo che si propone di prendere in considerazione il rapporto tra il volume dell'epilimnio (e) ed il volume dell'ipolimnio (i); quando questo rapporto è maggiore di uno ($e/i > 1$), vi sarà una forte presunzione per ritenere che il lago in oggetto, almeno nelle nostre regioni, sia un lago eutrofo e, rispettivamente, se inferiore all'unità, oligotrofo. In altre parole, si arriva alla ragionevole, e forse ovvia, identificazione di massima del lago oligotrofo con il lago profondo, e del lago eutrofo con il lago piatto.

D'altra parte non si deve affatto ricercare una stretta correlazione tra capacità produttiva e profondità. Oltre al fattore morfometrico, altri intervengono a modificare, caso per caso, la situazione. Possiamo infatti distinguere ancora i seguenti fattori.

- a) **Idrologico.** La portata degli immissari al lago valutata nel suo rapporto con il volume d'acqua contenuto nel lago. Abbiamo così laghi che ricevono apporti tali da consentire il teorico rinnovo dell'acqua lacustre anche più volte nel ciclo annuale, ed altri per i quali il rinnovo teorico richiede invece molti anni. Ciò condiziona una permanenza più o meno lunga dell'acqua nell'ambiente lacustre, e quindi una sua trasformazione chimica più o meno spinta, sulla base dei processi biologici che si svolgono nel lago, tanto differenti (plancton) da quelli che si svolgono in un fiume. Nel caso estremo, per esempio di un lago di montagna che riceva un forte affluente, il lago stesso sarà mantenuto in condizione di continuo "lavaggio" del limnobia, che non potrà sfruttare adeguatamente le potenzialità chimiche dell'acqua che riceve.

- b) **Edafico.** L'acqua degli immissari può essere grandemente diversa dal punto di vista chimico, in quanto legata alla differente fertilità del terreno sul quale si sviluppa il reticolo idrografico di alimentazione. Abbiamo quindi che il contenuto di sostanze nutritive nel lago è condizionato sia dalla qualità delle acque immissarie che dal tempo della loro permanenza nella cuvetta lacustre.
- c) **Evolutivo.** Entro limiti ragionevoli, si può ritenere che il grado di trofia sia legato all'età del lago: quanto più vecchio è il lago, tanto maggiori sono le probabilità che si sia evoluto dall'oligotrofia iniziale alla meso- ed eutrofia. Ciò è causato dalle seguenti circostanze: per i laghi di una stessa regione esiste un rapporto diretto tra lo spessore dei sedimenti lacustri depositati ed il contenuto dei nitrati nell'acqua; si ha quindi una progressiva tesaurizzazione dell'azoto pelometabolico (dell'azoto cioè estraibile per il metabolismo dei sedimenti), che diviene più facilmente mobilitato perché, diminuendo, per la progressiva sedimentazione, la profondità del lago, si determina un progressivo (relativo, non assoluto!) aumento dell'acqua a contatto con i sedimenti rispetto all'acqua più propriamente pelagica.
- d) **Climatico.** Temperatura atmosferica, che regola la vicenda termica del lago; il clima di radiazione (fotosintesi); il vento (moti di circolazione epilimnica e totale); le precipitazioni, che possono rappresentare, nei diversi casi, un fattore di diluizione o di arricchimento in sali di azoto dell'acqua del lago intesa come mezzo di coltura.

Per laghi di una stessa regione sono da prendersi in considerazione soltanto i primi due fattori, essendo generalmente coevi tutti i laghi che vi si trovano.

Si può concludere affermando che, se il criterio regionale di classificazione (o edafico, perché la distribuzione regionale altro non è che una classificazione dei tipi di terreno dei singoli bacini imbriferi) determina il grado teorico di produttività di un lago, sono i fattori morfometrici, e soprattutto la profondità media, che possono far acquisire una maggiore o minore velocità al processo di evoluzione verso una maggiore trofia.

Laghi disarmonici

Sono quei laghi nelle acque dei quali è presente una sostanza in assoluto predominio su quelle altre che normalmente assicurano le capacità produttive.

- a) **Distrofia.** Acque distrofiche sono le acque molto ricche in sostanze umiche, disciolte o in sospensione colloidale. Si suppone che il detrito umico giuochi un importante ruolo nella nutrizione degli organismi ospitati dal lago; è per questo che, generalmente, in tali acque lo zooplancton è molto più abbondante di quanto la densità del fitoplancton potrebbe far supporre. Tuttavia, per la scarsa trasparenza delle acque, lo strato trofogenico è ridotto e la produzione primaria per unità di superficie si stabilisce su valori bassi. Nei laghi distrofi l'ossigeno alla superficie non arriva alla saturazione, e compaiono marcati deficit ipolimnici. Nella fauna di fondo si rinvencono *Chironomus* e *Chaoborus* come nei laghi eutrofi, ma in quantità sempre ridotta.
- b) **Alcalitrofia.** Si ha quando nelle acque sono contenuti forti quantitativi di sali di calcio: come limite inferiore, si indica un contenuto di 100 mg/litro di calcio. In tali laghi, normalmente, il contenuto di fosforo è molto basso, perché, essendo il fosfato di calcio meno solubile del carbonato, si ha un arricchimento di fosforo insolubile a livello dei sedimenti ed a scapito del contenuto in fosforo dell'acqua. In genere, la vita costiera (macrofite, pesci costieri, bentos litorale) è molto più sviluppata della vita pelagica.
- c) **Argillotrofia.** È caratterizzata dalla presenza di forti quantità di argilla in sospensione e, in generale, di minute particelle inorganiche. Laghi di questo tipo si trovano nella fertile pianura della porzione settentrionale del centro-Europa, ma soprattutto nelle regioni aride. La loro capacità produttiva è normalmente modesta.
- d) **Acidotrofia.** È caratterizzata da un pH molto basso, inferiore a 5. Alcuni ricercatori sostengono che questa acidità può essere dovuta in qualche caso alla presenza di acidi organici, ma in realtà sembra invece esclusivamente dovuta ad acidi minerali forti come il solforico. In questi ambienti l'acidità impedisce la formazione di idrosol organici, per cui l'acqua è molto limpida e praticamente non ha alcuna colorazione propria. Il plancton è in questi ambienti molto ridotto come quantità e come numero di specie.
- e) **Siderotrofia.** Gli esempi più cospicui si hanno in laghi collocati in regioni vulcaniche (Giappone). Accanto ad un alto contenuto di ferro (oltre 10 mg/litro), si ha anche una forte quantità di manganese. Questi laghi sono praticamente privi di vita, ad eccezione di una fascia di macrofite incrostate di idrossido di ferro.

Non si può chiudere questo capitolo senza una considerazione sul significato che acquista per un lago la capacità di demolire completamente (o quasi), o in modo insufficiente, la sostanza organica sedimentaria. Lo sforzo produttivo, nel primo caso, sarà infatti conservato al lago, e nel secondo in buona parte sottratto e confinato nei sedimenti. In questo fatto va ricercata la fondamentale situazione, per la quale i laghi eutrofi si colmano più rapidamente dei laghi oligotrofi.

La capacità demolitoria ha chiari vincoli con la capacità produttiva e con il contenuto di nutrienti per i diversi tipi di trofia, come segue:

Lago		oligotrofo	eutrofo	distrofo
contenuto di nutrienti	di	basso	alto	basso
capacità produttiva		bassa	alta	bassa
capacità demolitoria		quasi completa	insufficiente	insufficiente

LA VICENDA EVOLUTIVA DEI LAGHI

Come già è stato detto, un lago rappresenta un fenomeno effimero, in scala di tempi geologici, del reticolo idrografico dal quale dipende. La maggior parte dei laghi sussiste per tempi valutabili in migliaia o decine di migliaia di anni.

La causa fondamentale dell'estinzione del lago è il suo progressivo interrimento, provocato sia da materiale estraneo al lago stesso (alloctono), sia da materiale sedimentario che si forma nel limnobia stesso (autoctono).

Fra i materiali che concorrono a formare i sedimenti lacustri possiamo ricordare:

- 1) **Materiale minerale di origine costiera**, che entra a far parte del lago, perché eroso dalle rive emerse per azione del moto ondoso: schematicamente, si può affermare che ogni lago tende, per questo fenomeno, ad allargare la sua area ed a diminuire conseguentemente le sue profondità. Il materiale che riconosce questa origine ha prevalentemente struttura grossolana ed è ridepositato entro il lago non lontano dalla riva, là dove la propagazione in profondità del moto ondoso non riesca a riportarlo in sospensione.
- 2) **Materiale minerale di origine fluviale**: nella maggior parte dei casi, rappresenta il contributo principale della sedimentazione permanente. La quantità e la qualità di esso dipenderanno ovviamente dalla giacitura geologica del lago e dalla natura delle rocce del suo bacino imbrifero. La grandezza degli elementi che formano questa frazione sedimentaria è generalmente inferiore a quella dei sedimenti erosi dal litorale e consisterà di sabbia fine e di particelle ancora più piccole (argilla, ecc.); che conferiscono la caratteristica torbidità ad un fiume in piena. Le

particelle del materiale di questo tipo, giunte al lago, sedimenteranno lungo curve paraboliche di caduta, più o meno allungate in dipendenza delle loro dimensioni, del loro peso specifico, della corrente prodotta dall'immissario nel lago, delle correnti lacustri vere e proprie, ecc. A ciò consegnerà un riempimento della cuvetta lacustre ineguale e pronunciato sopra tutto in prossimità delle zone di sbocco degli immissari.

- 3) **Carbonato di calcio**: in dipendenza del noto equilibrio tra carbonati e bicarbonati, si può determinare una precipitazione di carbonati superiore alle capacità di solubilizzazione che una maggiore concentrazione di anidride carbonica può attuare in altri e diversi momenti del ciclo stagionale. La precipitazione può essere organizzata in concrezioni lungo la fascia litorale (marna lacustre: soprattutto in presenza di piante acquatiche *Chara*, ecc. - che determinano, per la loro attività fotosintetica, un locale abbassamento delle concentrazioni di anidride carbonica), oppure no (aspetto lattiginoso delle acque di laghi carsici, soprattutto in fase di aumento di livello).
- 4) **Composti di ferro**, ossidati (idrossido ferrico) e ridotti (solfuri): tipici degli ambienti siderotrofici e distrofi.
- 5) **Sedimenti torbosi**: tipici, anche questi, degli ambienti umici, e con una tessitura gradatamente più fine, passando dal litorale alle zone profonde del lago.
- 6) **Detrito organico**, che possiamo distinguere in: a) una frazione grossolana, di frammenti vegetali, nei quali è ancora riconoscibile una struttura; b) materiale organico, amorfo e flocculoso, di color grigio scuro o giallo bruno, ed infine c) veri e propri residui fossilizzabili, quali frustoli di diatomee, membrane cellulose, frammenti di esoscheletri chitinosi, granuli pollinici, ecc. Quando la componente organica della sedimentazione è modesta e la sua decomposizione può espletarsi completamente (laghi oligotrofi), abbiamo, nelle zone più profonde, un sedimento a colori attenuati (grigio chiaro); quando l'entità della sedimentazione organica sopravvanza le capacità demolitorie (laghi eutrofi e distrofi), il sedimento assume una colorazione molto più scura, è maleodorante, e prende il nome di sapropél (dal greco, *sapròs* = putrido e *pelòs* = fango), tipico di una, decomposizione anaerobica in ambiente fortemente riducente.

È chiaro, quindi, come molte delle condizioni essenziali in ogni lago si rifletteranno sulla composizione dei sedimenti, la cui maggiore tipicità dovremo però cercare ai livelli più profondi. Poiché il ritmo produttivo di un lago non è uniforme, ma presenta periodi stagionali di diversa intensità, avremo una diversa struttura degli apporti sedimentari stagionali, ad esempio

più o meno ricchi in sostanza organica. In alcuni laghi, la stratificazione di questi successivi quadri stagionali di sedimentazione è addirittura riconoscibile nello spaccato di una carota del fango di fondo, come una alternanza di straterelli più scuri (stratificazione estiva-autunnale, più organica) e di straterelli più chiari (stratificazione invernale). A questi straterelli è stato dato il nome di varve, ed il loro conteggio lungo il profilo di un determinato spessore di sedimento permette di calcolare il numero di anni durante i quali è avvenuto quell'accumulo sedimentario, e quindi l'entità della sedimentazione media annuale.

Si è già accennato al fatto che un lago, durante la sua esistenza, subisce normalmente una caratteristica modificazione delle sue capacità produttive (trofia): da una iniziale estrema oligotrofia, che corrisponde alla formazione della raccolta di acqua stagnante, si passa, più o meno velocemente, per i diversi ambienti (fattori morfometrici, edafici, ecc.) ad un aumento di trofia, che raggiunge un massimo, dal quale inizia poi un declino per l'instaurarsi, anche progressivo, di condizioni distrofiche.

Le principali cause che determinano queste modificazioni sono da ricercarsi nella progressiva diminuzione della profondità media del lago, per il continuo accumulo dei sedimenti; nella maggiore estensione che viene assumendo la zona sublitorale del lago per la formazione di un sempre più esteso scanno, dove trovano ambiente adatto all'insediamento le piante acquatiche che intervengono direttamente ad aumentare il patrimonio organico del lago; ed infine nella capacità che l'intero limnobia ha di accumulare e di conservare, almeno in parte, all'ambiente le sostanze alloctone necessarie ed importanti per il suo metabolismo. Ognuna delle tappe di questa serie continua di modificazioni del lago lascerà tracce nei sedimenti coevi ad ognuna di esse.

Tali tracce potranno riflettersi in modificazioni delle caratteristiche chimiche, diverse da strato a strato del sedimento: per esempio, il variare del rapporto tra sostanza organica e frazione minerale, o l'aumento di elementi chiave, come azoto e fosforo o di composti direttamente legati all'attività produttiva della quale sono testimoni, come pigmenti clorofilliani, chitina, aminoacidi, zuccheri, lipidi, che, nell'ambiente anaerobico ed a bassa temperatura del sedimento profondo, possono conservarsi molto a lungo.

Uno studio in questo senso ci permetterà di seguire la trasformazione progressiva dell'ambiente chimico e di ricostruire, anche parzialmente, le vicende nel tempo dei popolamenti, attraverso il riconoscimento di spoglie fossilizzate di organismi, alcuni dei quali possono addirittura avere il valore, di indicatori biologici (Diatomee, larve di ditteri) per determinate caratteristiche ambientali (ossigeno, temperatura, ecc.).

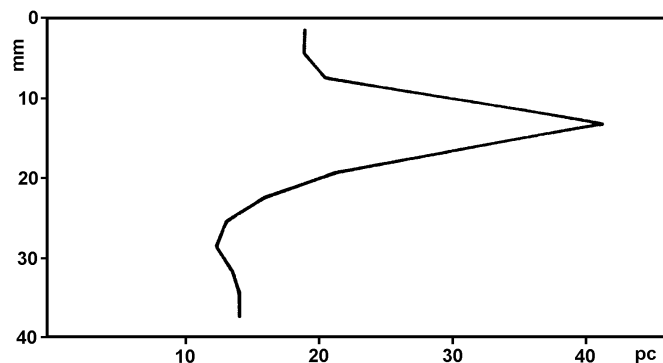
Come collegare queste trasformazioni alla scala dei tempi? Molti mezzi vengono in aiuto al limnologo. Il più importante è senza dubbio la datazione della frazione organica dei sedimenti attraverso la misura dell'attività dell'isotopo betaemittente del carbonio, il ^{14}C : questo isotopo è, o per meglio dire era, presente in una percentuale relativamente costante nell'atmosfera, e lo scarto tra questa costante ed il rapporto misurato tra le presenze del ^{12}C e del ^{14}C ci indicherà l'età del sedimento, come di ogni altra struttura organica, per il decadimento naturale dell'attività radioattiva del C che ha una vita media (dimezzamento della sua attività) di circa 10.000 anni. Con questo metodo è stato, per esempio, possibile datare a circa 900 anni a.C. la formazione del Lago di Molveno, in quanto la frana, che determinò il lago, sommerse nel bacino neformato un bosco di conifere, il cui legno, in equilibrio originariamente con la costante $^{12}\text{C}/^{14}\text{C}$ si era venuto progressivamente arricchendo in ^{12}C .

I granuli pollinici molto spesso si conservano perfettamente e divengono importantissimi testimoni, con la loro presenza ed anche con una loro diversa percentuale di partecipazione all'intero spettro pollinico, delle modificazioni climatiche verificatesi attraverso una diversa struttura del mantello della vegetazione anemofila circumlacustre: tali modificazioni climatiche possono essere cronologicamente databili con studi particolari di altra natura.

Anche l'insediamento umano attorno alle rive di un lago, o per meglio dire il suo tipo di cultura, può permettere deduzioni che servono a datare un determinato livello di sedimentazione: abbiamo, per esempio, la comparsa di pollini di piante coltivate o l'aumento della frazione minerale, che compone i sedimenti di un determinato livello, per il disboscamento che l'uomo in età passate condusse nel bacino imbrifero del lago, determinando conseguentemente una maggiore erosione del terreno superficiale. Informazioni di questo ultimo tipo sono, per esempio, state accertate in diversi laghi del continente nord-americano, situati in zone già boschive, in seguito alla colonizzazione "disboscatrice" dell'uomo bianco.

In alcuni casi, addirittura (Längsee, Carinzia), il disboscamento effettuato diversi secoli avanti Cristo dalle popolazioni celtiche che abitavano la zona, per convertire la foresta in terreno agricolo, determina, attraverso la maggiore erosione, una evidente fase di meromissi demolizione incompleta della frazione organica dei sedimenti), spiegata con il grande apporto al lago di particelle argillose che, modificando la densità propria delle acque ipolimniche, impedì per lungo tempo una piena circolazione.

Fig. 50. Attività beta totale (in picocurie per grammo di peso umido) entro i primi 40 mm del sedimento del Lago Maggiore, a 300 m di profondità (gennaio 1961). $1 \text{ pc} = 1 \mu\mu\text{c} = 10^{12} \text{c}$.



Anche eventi eccezionali possono, con le loro ripercussioni nella stratificazione dei sedimenti, rappresentare una data accertabile. Abbiamo, ad esempio, depositi di ceneri, testimoni di passate attività vulcaniche nella regione, o consistenti strati di sedimento minerale legati alla torbida determinata nel lago da frane avvenute in epoca storica. L'avvento dell'era atomica, con le sue esplosioni ed il conseguente *fall-out* di materiale radioattivo, ha marcato e datato i sedimenti della maggior parte dei mari e dei laghi del nostro pianeta (Fig. 50).

Altre possibilità di indagine si offrono all'osservatore attento: un caso curioso è stato studiato nel piccolo lago vulcanico di Monterosi ("Janula" dei Romani), situato ad una quarantina di chilometri a nord di Roma, che dall'esame dei suoi sedimenti rivela un passaggio da uno stato oligotrofico ad uno eutrofico, databile attorno ai 400-100 a.C. La probabile ragione di questa modificazione è stata ascritta ai lavori di sterro e di disboscamento che i Romani effettuarono allora per la costruzione della Via Cassia, che passa al margine del lago, e che convertì l'alimentazione idrica del lago da prevalentemente superficiale, quale era prima, in un regime misto di acque di scorrimento superficiale e di acque di percolazione profonda che, filtrando attraverso il materiale vulcanico di cui sono formate le sponde emerse, estrasse dallo stesso grandi quantità di materiale solubile e metabolicamente utile.

DISPERSIONE, ISOLAMENTO E FENOMENI EVOLUTIVI IN ORGANISMI LACUSTRI

Dispersione

La biocenosi planctonica - probabilmente più di ogni altra biocenosi - è ricca di specie che possono essere definite cosmopolite. Ciò non significa già che il popolamento planctonico degli ambienti acquatici sia uniforme, ma piuttosto che esso varia soprattutto in funzione delle caratteristiche climatiche e fisico-

chimiche dell'ambiente che non in funzione della distanza che separa due ambienti ecologicamente simili. Ciò è vero soprattutto per il fitoplancton, la cui distribuzione non riconosce neppure le barriere continentali.

La ragione di questo fenomeno è in gran parte riconducibile alle piccole dimensioni di questi organismi, ed in particolare delle loro forme di resistenza: spore, uova durature, efitipi, stadi dormienti, forme incistate.

La dispersione di queste forme nell'ambito di una entità idrografica non offre difficoltà: è la continuità stessa del mezzo liquido che può diventare tramite di passaggio. Il trasferimento di una forma da un bacino idrografico ad un altro anche lontano presuppone, oltre alla possibilità dell'organismo interessato di produrre forme di resistenza che sopravvivano, qualche tempo almeno, al disseccamento, un trasporto passivo che di esse viene fatto da agenti esterni: tra questi, anzitutto il vento, che può sollevare dalle zone rivierasche dei laghi, stagionalmente messe a secco, queste forme, innalzarle alla alta atmosfera e ridepositarle anche a distanze enormi. Non si deve neppure disconoscere l'importanza del trasporto passivo, che può essere effettuato da vertebrati ad abitudini acquatiche: soprattutto gli uccelli, che possono portare in luoghi lontani da quello dove furono raccolte queste forme di resistenza entro le modeste quantità di fango che restano aderenti alle zampe o al piumaggio, quand'anche non siano introdotte col cibo nell'apparato digerente e possano resistere ai processi chimici ed enzimatici della digestione. È interessante a questo proposito notare come l'area di distribuzione di particolari – e meno frequenti – entomozoi ripeta fedelmente le rotte migratorie più consuete di uccelli acquatici, all'interno di un continente (Siberia-Europa meridionale) o anche su due continenti prossimi (Europa-Africa).

Gli organismi planctonici hanno quindi a loro disposizione meccanismi di distribuzione passiva inconsueti, la cui efficienza è dimostrata dal fatto che una specie tipica di un areale latitudinale nordico (per esempio, *Mixodiptomus laciniatus*, caratteristico abitatore delle acque interne della Norvegia, delle terre bagnate dal Mare di Barents, della Scozia), si ritrova anche a latitudini inferiori in quegli ambienti, dove la variazione climatica atmosferica è vicariata, per così dire, da altre caratteristiche ambientali: per esempio, una maggiore altitudine (Pirenei, Alpi, Carpazi, Atlante marocchino) o l'ipolimnio freddo di un lago profondo (grandi laghi marginali subalpini). Costatazioni di questo tipo fanno perdere indubbiamente molto del loro valore ai così detti relitti glaciali nell'ambiente acquatico.

Come si è già accennato altrove, il popolamento di un lago può essere distinto in una società strettamente pelagica ed in altre che non si spingono nel pelago o che lo occupano soltanto temporaneamente. Questo diverso modo di vita ha una grande importanza per le possibilità di distribuzione dei

diversi organismi nell'ambito di una entità idrografica. Gli organismi ad abitudini strettamente pelagiche, come la maggior parte dei Diaptomidi, alcuni Cladoceri e Rotiferi, non possono impunemente affrontare un soggiorno prolungato nella turbolenta acqua di un fiume: la delicatezza delle loro strutture e la molto maggiore quantità di materiale minerale sospeso nelle acque correnti ne determinano ben presto la morte. Fanno eccezione i grandissimi corsi d'acqua (Volga, Rio delle Amazzoni, Congo, ecc.) a modesta velocità di corrente, nei quali esiste addirittura un potamoplancton. Normalmente, però, due laghi situati ad una notevole distanza lungo uno stesso reticolo idrografico non possono cedere o ricevere elementi della loro biocenosi eupelagica. Per altri organismi la situazione è molto differente, e la connessione idrografica diventa addirittura la strada di una colonizzazione: tra questi, gli insetti, i vermi, i molluschi, i pesci, ecc. Un esempio tipico di questo modo di disseminazione ci è stato offerto in anni recenti da un Turbellario Triclade, la *Dugesia tigrina*, originaria del Nord America e che si va diffondendo in Europa seguendo appunto le connessioni idrografiche, lentiche o lotiche che esse siano.

Isolamento

Per gli organismi eupelagici che, come si è detto, non sopportano un trasporto fluviale, o per gli organismi bentonici batiali, un grande lago non deve considerarsi in modo molto diverso, per l'isolamento che determina, da un'isola oceanica.

In un lago, che esista già da molto tempo e nel quale si siano già potute estrinsecare le pressioni selettive ambientali sugli arrivi sporadici di coloni, nel duplice aspetto di permettere o no un insediamento e di modificarlo, se accettato, attraverso i meccanismi genetici nel modo più adeguato, ulteriori arrivi di coloni pelagici avranno scarsa probabilità di successo, perché si troveranno a competere con popolamenti ben dimensionati e già ben adattati.

L'isolamento della fauna bentonica batiale è, sotto questo aspetto, ancora più rigoroso. Le comunità batiali consistono, infatti, sia di elementi che si rinvencono anche nelle acque freatiche (tipico è il *Niphargus*, che troviamo, oltre che nelle acque freatiche, nei laghetti di grotta ed alle maggiori profondità dei nostri grandi laghi marginali), come di elementi che si ritiene derivino dalla forma bentonica litorale e che per successivi adattamenti si sono spinti a popolare le zone più profonde, divenendo spesso, per perdita di caratteri inutilizzati, vincolati all'ambiente stesso: ciechi, frigidostenotermi, ecc., e spesso distinguibili, oltre che fisiologicamente, anche per la diversa morfologia rispetto a quelle specie litorali, dalle quali si presume siano derivati.

Non può destare meraviglia, quindi, che specie eupelagiche ospitate in ambienti lacustri anche non molto vecchi - originatisi, per esempio, nel

postglaciale - abbiano espresso forme biometricamente distinguibili e tipiche di ogni ambiente. Senza dubbio, buona parte di questo differenziamento è soltanto fenotipico, ma esistono prove certe della esistenza di una diversificazione su basi genetiche della specie in entità qualche volta ascrivibili addirittura ad endemotipi.

Tipico è l'esempio offertoci dai popolamenti di *Arctodiaptomus bacillifer* di dodici laghi, scaglionati tra i 1600 e i 2400 metri di altezza, nella Val Bognanco (Alpi occidentali). Ognuna di queste popolazioni è biometricamente distinguibile, su basi statistiche, dalle altre, anche nel suo differenziamento stagionale, e - di più - le differenze sono più sensibili tra le popolazioni insediate in laghi che non appartengono allo stesso vallone rispetto a quelle di laghi situati a diverse altezze entro uno stesso vallone. Quest'ultimo fatto può essere spiegato, tenuta presente la modesta distanza che separa i diversi laghi nello stesso vallone, con il continuo flusso migratorio ai laghi inferiori di organismi provenienti dai laghi sovrastanti: ciò che impedisce uno stretto isolamento ed una perfetta selezione ambientale.

Un altro caso interessante è offerto dalla separazione del Lago di Mergozzo dal corpo principale del Lago Maggiore, avvenuta circa 600 anni fa ad opera delle alluvioni del Fiume Toce. In entrambi i laghi è ospitato un diaptomide (*Mixodiaptomus laciniatus*) che deriva ovviamente da quella popolazione ospitata appunto 600 anni fa nel più grande Lago Maggiore, dal quale non si era ancora separato il golfo di Mergozzo. In questi 600 anni le caratteristiche biometriche delle due popolazioni - del Lago di Mergozzo e del Lago Maggiore - si sono fortemente differenziate, nel senso che la statura del *laciniatus* di Mergozzo è di circa il 20% inferiore a quella della forma oggi ospitata nel Lago Maggiore.

In via generale, i popolamenti di specie pelagiche debbono essere intesi in questo modo: è come se la specie, nel territorio totale della sua distribuzione, fosse suddivisa in un numero molto elevato di piccole aree, ciascuna essendo rappresentata in natura da un lago, dove combinazioni geniche differenti sono state isolate e dove esse sono portate alla differenziazione di un fenotipo particolare, che può anche essere considerato come una specie in "*statu nascenti*".

Fenomeni evolutivi

Quando un lago esista come tale da un tempo molto più lontano che nei casi sui quali ci siamo intrattenuti più sopra, l'isolamento, durato più a lungo, avrà conseguenze molto più rilevanti.

Questo è il caso di alcuni tra i più grandi laghi della terra, che hanno le loro origini nel Terziario, vale a dire milioni di anni fa. Ricordiamo il Lago Baikal nella Siberia orientale, che è il lago più antico (Paleocene) e più profondo

della terra (prof. max. 1741 m), il Lago Nyassa (prof. max. 706 m) ed il Lago Tanganika (prof. max. 1470 m), originatisi nel Pliocene - Pleistocene, e i laghi illirici di Ochrida e di Prespa, di molto minore profondità, ma che hanno un'età analoga.

Gli endemismi che si sono potuti accertare in questi laghi hanno del favoloso: è come se noi esaminassimo ambienti staccati dal resto del nostro pianeta.

Nel Lago Baikal, al di sotto dei 500 metri di profondità, ogni specie rinvenuta è endemica: non si ritrova, quindi, in nessuna altra parte della terra. Nelle acque più superficiali gli endemismi sono logicamente meno frequenti, ma pur tuttavia il 44% dei vegetali ed il 38% dei protozoi è pure endemico. Molto noto è il caso degli Anfipodi di profondità, dei quali i laghi europei non ospitano, nell'insieme, più di una dozzina di specie, mentre il Baikal da solo ne conta più di 200, distinte in 32 generi, dei quali uno solo è stato trovato altrove.

L'endemizzazione del popolamento del Lago Tanganika è ancora più elevata, ed arriva al 73% delle specie rinvenute. Celebri sono i suoi endemismi per i pesci e per i molluschi: su 90 specie di Ciclidi presenti, soltanto una non è endemica; su 84 specie di Gasteropodi, 76 sono sconosciute altrove.

Per il Lago di Ochrida si può ricordare lo straordinario frammentamento delle specie di Ostracodi batiali.

L'esistenza di queste limnofaune endemiche in laghi molto antichi pone interessanti problemi: si può infatti considerare tale fatto semplicemente come un effetto dell'isolamento, che non vi ha permesso l'insediamento delle altre forme tendenzialmente cosmopolite, che si sono venute evolvendo man mano negli altri ambienti lacustri più effimeri nel tempo.

Si potrebbe però anche ritenere, almeno in qualche caso, che la stessa grande profondità di questi laghi (Baikal: profondità media 730 metri; Tanganika: 572 metri), determinando una notevole inerzia sia alle modificazioni fisiche che chimiche, abbia permesso di superare con minori variazioni le vicende climatiche passate, mantenendo cioè i loro originari ospiti in un ambiente altamente conservativo rispetto a tutti gli altri laghi. Ciò avrebbe permesso l'evoluzione verso una maggiore e più dettagliata specializzazione ambientale per i vari gruppi. Non è infatti senza significato il fatto che la frequenza degli endemismi aumenti con la profondità, scendendo cioè verso quegli strati del batipolimnio, che certamente meno hanno risentito e risentono di accidentalità climatiche.

CAPITOLO XX

**L'ITTIOFAUNA D'ACQUA DOLCE:
BIOLOGIA, ECOLOGIA E PESCOLTURA****LE SPECIE ITTICHE DELLE ACQUE DOLCI ITALIANE**

Nelle acque interne italiane sono rappresentate le seguenti famiglie:

Acipenseridae. Scheletro parzialmente cartilagineo, corpo ricoperto da placche ossee, bocca inferiore e protrattile, pinna caudale fortemente eterocerca. Specie anadrome potamotiche. Lo storione (*Acipenser sturio*) risale ancora in buon numero dall'Adriatico nel Po e in alcuni suoi affluenti per riprodursi. Due altre specie di storione, *Acipenser naccarii* e *Huso huso*, sono molto più rare.

Clupeidae. Corpo ricoperto da grandi squame poco aderenti, addome munito di carena dentata, dorsale unica opposta all'anale. Presente un unico genere, *Alosa*, con una sola specie, la cheppia, (*A. fallax nilotica*) che in primavera risale in grandi branchi dal mare nei fiumi, ove si riproduce. Nei laghi prealpini vive l'agone (*Alosa fallax lacustris*) che è una cheppia adattata all'ambiente lacustre.

Salmonidae. Corpo fusiforme, due dorsali delle quali la posteriore, detta adiposa, priva di raggi di sostegno. La morfologia dell'apparato boccale permette di distinguere due sottofamiglie: Salmoninae. Bocca ampia, munita di numerosi denti robusti. Specie tipo è la trota (*Salmo trutta*), carnivora e predatrice. Attualmente si ritiene corretta l'ipotesi di un'unica specie con tre forme principali: trota di mare, di lago, di fiume, caratterizzate da taglie e livree diverse. Altre specie: trota iridea (*Salmo gairdnerii*) importata dagli Stati

Uniti alla fine del secolo scorso; salmerino (*Salvelinus alpinus*) importata dal lago svizzero di Zug.

Coregoninae. Bocca piccola con denti minuti o assenti, filtro branchiale assai sviluppato. Il genere *Coregonus*, non presente in precedenza al sud dell'arco alpino, fu introdotto dalla Svizzera nei nostri laghi prealpini nella seconda metà del secolo XIX; genere estremamente plastico, si esprime in una grande gamma di specie ed ecotipi di difficile definizione. Un altro genere, *Thymallus*, è presente con un'unica specie, il temolo (*T. thymallus*).

Esocidae. Corpo fusiforme, dorsale unica assai spostata caudalmente ed opposta all'anale. Muso molto allungato con bocca ampia e munita di numerosi denti robusti. L'unico genere *Esox* è rappresentato dal luccio (*Esox lucius*), specie predatrice che può superare i 20 chilogrammi di peso.

Ciprinidae. Corpo in genere subovale, ricoperto da squame cicloidi, bocca inerme e più o meno protrattile, denti faringei ben sviluppati. Specie tipo la carpa (*Cyprinus carpio*), pesce onnivoro che ama le acque stagnanti ricche di vegetazione e che può raggiungere taglie assai notevoli. Altri Ciprinidi presenti nelle nostre acque: carassio (*Carassius carassius*); (*Tinca tinca*); barbo (*Barbus barbus*); barbo canino (*Barbus meridionalis*); gobione (*Gobio gobio*); alborella (*Alburnus alborella*); sanguinerola (*Phoxinus phoxinus*); scardola (*Scardinius erythrophthalmus*); cavedano (*Leuciscus cephalus cabeda*); vairone (*Telestes souffia muticellus*); triotto (*Leuciscus aulatus*); pigo (*Leuciscus pigo*); savetta (*Chondrostoma soetta*); Lasca (*Chondrostoma genei*).

Cobitidae. Corpo allungato, squame piccole, bocca inferiore con almeno tre paia di barbigli. Un'unica dorsale senza raggi ossei. Specie tipo il cobite (*Cobitis taenia*), lungo non più di 15 cm, che vive affondato nei sedimenti del fondo. Al genere *Nemacheilus* appartiene il barbatello (*N. barbatula*).

Bagridae. Corpo mediamente allungato e a pelle nuda. Da 2 a 4 paia di barbigli. Adiposa presente, pinna dorsale a raggio spinoso. Un solo genere con un'unica specie, il pesce gatto (*Ameiurus nebulosus*) importato nel secolo scorso dagli Stati Uniti. Pesce onnivoro assai vorace, si è reso molto dannoso nelle nostre acque, nelle quali però raggiunge taglie assai limitate.

Anguillidae. Corpo assai allungato, cilindrico, con pelle apparentemente nuda e mucosa. Pinne pelviche assenti, dorsale caudale e anale fuse insieme. Apertura branchiale piccola situata all'inserzione delle pettorali. Un genere con una specie, l'anguilla (*Anguilla anguilla*), che può raggiungere i

150 cm di lunghezza. Dopo anni di vita sedentaria nelle acque dolci, l'anguilla si porta in mare per raggiungere le aree di frega situate presumibilmente nel Mare dei Sargassi. Le larve (Leptocefali), fogliiformi e trasparenti, compiono lo stesso tragitto in senso opposto.

Gadidae. Famiglia essenzialmente marina caratterizzata dal corpo allungato con piccole squame, pinne pelviche in posizione giugulare, barbigli presenti o assenti, una o due dorsali, una o due anali. Nelle nostre acque è rappresentata dalla bottatrice (*Lota lota*), pesce vorace e di costumi notturni che può eccezionalmente giungere fino a 1 m di lunghezza.

Gasterosteidae. Corpo fusiforme privo di squame, pinne pettorali e prime pinne dorsali assai ridotte e trasformate in aculei robusti. Un genere, *Gasterosteus* con una specie, lo spinarello (*G. aculeatus*), piccolo pesce che non supera in genere i 7-8 cm di lunghezza. Il maschio costruisce un nido fatto di vegetali impastati con una particolare secrezione vischiosa dei reni. In esso la femmina depone le uova che saranno poi sorvegliate dal maschio.

Atherinidae. Famiglia composta in prevalenza da specie marine o di acque salmastre. Corpo fusiforme con squame lisce, bocca assai protrattile, due pinne dorsali assai distanziate. Una specie, il latterino (*Atherina mochon*) si è adattata a vivere in acqua dolce in alcuni laghi dell'Italia centrale, meridionale e insulare. Non supera in genere i 10 cm di lunghezza.

Centrarchidae. Un'unica dorsale formata da due porzioni diverse delle quali l'anteriore sostenuta da raggi spinosi. Pinne pelviche allineate con le pettorali. Opercolo portante al suo angolo superiore una spina. È rappresentata attualmente in Italia da due specie, il persico sole (*Eupomotis gibbosus*) e il persico trota (*Micropterus salmoides*) originarie del Nord America. Il persico trota, specie particolarmente vorace che può superare i 3 chilogrammi di peso, è preda particolarmente ambita dai pescatori sportivi.

Percidae. Corpo ovale ricoperto da squame ctenoidi, pinne pelviche in posizione giugulare, preopercolo a margini dentati, opercolo munito di una o più spine. Due pinne dorsali delle quali la prima a raggi spinosi. Sono presenti il genere *Perca*, rappresentato da un'unica specie, il pesce persico (*Perca fluviatilis*), pesce molto vorace che vive in branchi nei fiumi a corso lento e nei laghi, e *Lucioperca*, rappresentato anch'esso da una unica specie, il lucioperca o sandra (*Lucioperca lucioperca*).

Blenniidae. Piccoli pesci dalla pelle nuda molto viscida. Testa triangolare. Pinna dorsale che si estende dalla testa alla pinna caudale, pinne pelviche in posizione giugulare. Si tratta di una famiglia essenzialmente marina, di cui una specie, la cagnetta (*Blennius fluviatilis*), si è adattata alla vita in acqua dolce.

Gobiidae. Famiglia essenzialmente marina, caratterizzata dalla fusione delle pinne pelviche in una sorta di ventosa situata in posizione mediana. Una specie, che non misura in genere più di 6-8 cm, il ghiozzo (*Gobius fluviatilis*), si è adattata alla vita nelle acque dolci.

Cottidae. È anch'essa una famiglia essenzialmente marina. Si tratta di pesci a testa assai robusta, corpo privo di squame, occhi rivolti verso l'alto. Due pinne dorsali e pinne pelviche allineate con le pettorali. Lo scazzone (*Cottus gobio*) è un piccolo pesce che non supera in genere i 12 cm e che vive sul fondo sassoso dei corsi d'acqua poco profondi e del litorale dei laghi.

Tra le specie marine che si possono incontrare occasionalmente in acqua dolce, oltre la zona d'influenza delle maree, ricordiamo qui di seguito: la passera (*Platichthys flesus italicus*, Fam. Pleuronectidae); la spigola (*Dicentrarchus labrax*, Fam. Serranidae); i cefali (Gen. *Mugil*, Fam. Mugilidae).

AZIONE DEI FATTORI ABIOTICI AMBIENTALI SULLE POPOLAZIONI ITTICHE

La lunga evoluzione percorsa dalla Classe dei pesci ha portato alla formazione di un elevato numero di specie (15.000 e più specie conosciute) adattate alle condizioni ecologiche più diverse.

Benché gli adattamenti specifici riguardino l'organismo vivente *in toto* nelle relazioni con il suo ambiente globale, ci si vede costretti, in uno studio ecologico ad analizzare i singoli fattori ambientali in rapporto con le diverse caratteristiche morfologiche e fisiologiche di ogni specie.

Pressione e densità dell'acqua

La vescica natatoria è l'organo che permette al pesce di mantenersi in equilibrio nell'acqua, nonostante che la densità dei suoi tessuti sia leggermente superiore a quella del mezzo ambiente. La regolazione della pressione interna di questo organo, in funzione della pressione idrostatica esterna, avviene tramite un meccanismo di secrezione e di assorbimento dei gas a livello della rete vasale del "corpo rosso" annesso alla vescica. Le

specie senza vescica natatoria sono generalmente specie bentoniche come il cobite, la cagnetta e il ghiozzo.

Salinità

Meccanismi osmoregolatori permettono al pesce di mantenere un mezzo interno a pressione osmotica diversa da quella del mezzo esterno. Tali meccanismi intervengono in senso opposto nei pesci ossei marini e di acqua dolce. Nei primi, l'ipotonicità del mezzo interno è mantenuta grazie a un assorbimento intestinale di acqua ed a una concomitante escrezione di sali attraverso i reni e le branchie. Nei pesci di acqua dolce invece, l'escrezione renale di acqua e l'assorbimento di sali attraverso le branchie e la pelle contribuiscono a mantenere l'ipertonicità del mezzo interno.

Nelle forme migratrici, al momento del loro passaggio dalla acqua salina all'acqua dolce (anguilla, salmone), la costanza del mezzo interno è mantenuta grazie all'inversione dei meccanismi osmoregolatori.

Temperatura

Tale fattore ecologico assume un'importanza preponderante per organismi poichilotermi quali sono i pesci, condizionando il loro metabolismo, la velocità di sviluppo e costituendo inoltre lo stimolo all'avvio di processi biologici importanti come la riproduzione e le migrazioni.

Le specie stenoterme di acque fredde (Salmonidi) presentano a basse temperature un tasso di metabolismo che le specie euriterme o quelle stenoterme di acque calde possono raggiungere soltanto a temperature molto più alte (Fig. 51).

Questo comportamento delle specie stenoterme di acque fredde esige che vi sia nell'ambiente una elevata concentrazione di ossigeno, il che normalmente si verifica in natura per il progressivo aumento dei valori di saturazione in ossigeno con l'abbassamento della temperatura dell'acqua. Ciò costituisce un adattamento evidente agli elevati dispendi energetici di specie che, come la trota, devono sopravvivere in torrenti a corrente rapida (altro fattore, tra l'altro, che favorisce l'ossigenazione).

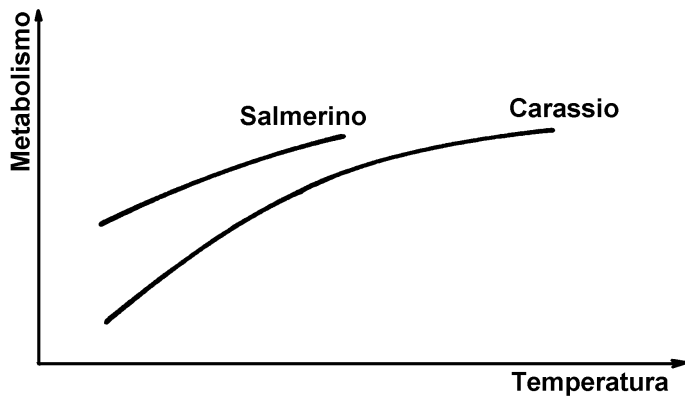


Fig. 51. Relazione del metabolismo con la temperatura.

La struttura delle vicende termiche stagionali dei grandi laghi insubrici permette la coesistenza in essi di specie ad esigenze termiche molto diverse. L'epilimnio, a causa dell'ampiezza delle sue escursioni termiche annuali, ospita specie euriterme (pesce persico, Ciprinidi, ecc.), mentre i minimi termici relativamente elevati (circa 6-7 °C), hanno permesso l'insediamento di specie di origine meridionale (agone, ghiozzo). Invece, le acque dell'ipolimnio, per la loro temperatura relativamente bassa e meno variabile, nonché per la loro buona ossigenazione, ospitano specie stenoterme di acque fredde (Salmonidi).

Con le loro caratteristiche termiche estreme, i piccoli laghi di alta montagna (fino ai 2000 m) presentano una fauna ittica limitata a poche specie come la trota e il salmerino, tipici rappresentanti di acque fredde molto ossigenate.

Ossigeno

Diversi sono gli adattamenti dei pesci al tenore di ossigeno. Ogni specie, per le sue caratteristiche morfofisiologiche, è adattata a un certo livello di ossigenazione. Limitandoci alle specie indigene, possiamo stabilire una scala di ossifilia decrescente come segue: trota-coregone; temolo-bottatrice; cavedano-triotto; pigo-carpa-tinca-carassio. A tale scala corrisponde in linea generale un'analogia serie per i consumi di ossigeno.

Adattamenti particolari permettono inoltre a certe specie la utilizzazione diretta dell'ossigeno atmosferico: respirazione aerea cutanea dell'anguilla, intestinale del cobite.

Ai diversi tipi di laghi classificati secondo il loro grado di trofia e il loro regime di ossigenazione corrispondono diverse composizioni della fauna ittica. I laghi oligotrofi in senso stretto sono caratterizzati dalla dominanza dei Salmonidi (coregoni, trota, salmerino). La prima fase dell'eutrofizzazione provoca un'accelerazione dell'accrescimento di certi Salmonidi (coregoni), mentre già nei laghi mesoligotrofi si nota una diminuzione dell'importanza dei Salmonidi a favore del pesce persico (e in certe condizioni del lucioperca).

Questa evoluzione si accentua, con l'aumento della trofia, fino alla scomparsa completa delle popolazioni di coregoni e di trota e al sopravvento del pesce persico e dei Ciprinidi.

I laghi eutrofici poco profondi della regione prealpina sono dei laghi a Ciprinidi (carpa, tinca, "pesce bianco") per il loro regime di temperatura e di ossigenazione incompatibile con la sopravvivenza dei Salmonidi.

In acque correnti, è possibile distinguere da monte a valle diverse zone caratterizzate da un regime di temperatura e di ossigenazione progressivamente meno favorevoli ai Salmonidi e più favorevoli ai Ciprinidi: zone a trote, a temoli, a barbi e a carpe-tinche ("*zone à brème*" degli autori di lingua francese).

La luce

Diversi adattamenti dell'organo visivo si incontrano nei pesci. Ricordiamo, tra l'altro, gli occhi più grandi delle forme di profondità, gli occhi rivolti verso l'alto nelle forme bentoniche (cobite, ghiozzo, bottatrice, scazzone).

La colorazione dei pesci spesso rivela un significato adattativo sia agli effetti della protezione (mimetismo), sia per il reperimento mutuo degli individui in seno al branco. I tipi più frequenti di colorazione possono essere classificati in colorazione pelagica (coregone, alborella), colorazione vegetale (luccio, carpa), colorazione bentonica (bottatrice), colorazione di branco (linee o macchie nere: triotto, agone; intensi colori iridescenti di specie gregarie delle acque umiche equatoriali)

Torbidità

La torbidità, conferita dalla presenza di particelle in sospensione, caratterizza certe acque correnti, nonché le acque salmastre soggette alla turbolenza provocata dalle maree.

Tale fattore ambientale esercita un'influenza generalmente sfavorevole sulla fauna ittica, sia per l'azione abrasiva delle particelle sospese sia per l'occlusione delle branchie che può portare all'asfissia del pesce. Fra gli adattamenti alla torbidità, bisogna ricordare la riduzione delle dimensioni degli occhi (barbatello), nonché la capacità del muco di certe specie tropicali (*Lepidosiren*) di far sedimentare le particelle in sospensione.

Anche l'assorbimento della radiazione dovuto alla torbidità o alla colorazione dell'acqua può influenzare le popolazioni ittiche. Così, in acque particolarmente opache e pollute, sono stati riportati casi di rachitismo nei pesci, dovuti alla mancanza di sintesi della vitamina D in un ambiente scarso di radiazione ultravioletta.

Il fondo

Benché meno legati al substrato solido rispetto agli altri vertebrati, i pesci presentano spesso una certa relazione col fondo. Questo assume un ruolo di protezione per i pesci scavatori (serpentiformi come l'anguilla o a testa stretta come il cobite) e per i pesci che vivono sotto le pietre (ancorati con una ventosa come il ghiozzo), nonché di substrato adatto per la deposizione di uova di alcune specie (salmerino, coregone) sui ghiaietti ed arenili subacquei.

Composizione fisico-chimica dell'acqua

La concentrazione di certi elementi minerali in acqua dolce può esercitare una notevole influenza sull'accrescimento, dei pesci. Particolarmente importante a tale riguardo è la concentrazione in calcio che, oltre ad essere assunto col cibo, viene assorbito direttamente dall'acqua attraverso le branchie e la pelle. Un elemento "vicariante" del calcio, assorbito nello stesso modo, è lo stronzio, che, per il suo assorbimento diretto anche in quantità minime, assume un'importanza notevole nell'accumulo di radioattività nelle strutture ossee (l'isotopo ^{90}Sr è un componente importante delle cadute radioattive).

È anche da rilevare un effetto diretto del pH. La maggioranza delle specie ittiche sono adattate a vivere in acque con pH prossimo alla neutralità: pH nettamente acidi (meno di 5) o basici (più di 9) hanno generalmente un effetto sfavorevole diretto sui pesci, che si somma all'effetto indiretto attraverso la fauna e la flora acquatica.

Movimenti dell'acqua

La forma del corpo del pesce è adattata al nuoto in ambiente più o meno agitato. È da notare specialmente la forma a fuso dei buoni nuotatori che vivono in correnti rapide (salmone, trota), e la forma appiattita lateralmente dei pesci di acque stagnanti (carpa, scardola).

AZIONE DEI FATTORI BIOTICI AMBIENTALI SULLE POPOLAZIONI ITTICHE

Relazioni tra i pesci ed altri organismi

Nell'ambiente naturale i pesci sono mutualmente legati agli altri organismi da rapporti estremamente vari, complessi ed importanti. Tali rapporti possono essere grossolanamente, ma efficacemente distinti in rapporti "a favore" e "a sfavore" del pesce.

Virus e batteri: rappresentano una delle principali cause di mortalità naturale per le popolazioni ittiche. D'altra parte i batteri, oltre alla ben nota e

fondamentale partecipazione alla digestione del cibo, sembrano svolgere, in alcune specie ittiche, un vero e proprio ruolo alimentare.

Vegetali: l'attività clorofilliana è anzitutto il *primum movens* nel ciclo produttivo delle acque dolci. Inoltre i vegetali sono usati da certe specie come substrato per la deposizione delle uova (carpa), nonché come cibo (carassio, scardola). Alcuni funghi (*Saprolegnia*) sono patogeni per i pesci e le loro uova.

Protozoi: comprendono numerosissimi ecto- ed endoparassiti dei pesci (*Costia*, *Myxobolus*, *Lentospora*). Il ruolo dei protozoi nella dieta degli stadi giovanili dei pesci è stato, a tutt'oggi, sicuramente sottovalutato.

Rotiferi: importante alimento degli stadi giovanili di molti pesci, nonché degli adulti di talune specie (alborella).

Vermi: oligocheti, policheti e nematodi a vita libera costituiscono un importantissimo alimento per le specie ittiche bentofaghe. D'altra parte altrettanto importante è l'azione negativa che altri vermi (trematodi, cestodi, nematodi) esercitano sui pesci come parassiti esterni ed interni.

Molluschi: molte specie (per esempio, gli sferidi) costituiscono un importante alimento per i pesci delle acque interne (per esempio, Ciprinidi). A Nord delle Alpi *Rhodeus amarus* depone le uova tra le valve di bivalvi dei generi *Unio* e *Anodonta*.

Crostacei: i rapporti che li legano ai pesci sono dei più importanti. Le forme planctoniche (copepodi, cladoceri) rappresentano l'alimento di base di quasi tutti gli stadi giovanili, nonché degli adulti di talune specie ittiche. Di contro tra i copepodi si annoverano numerosi ed importanti ectoparassiti dei pesci (*Argulus*, *Ergasilus*).

Insetti: sia le forme larvali che le imagini costituiscono un importante alimento per i pesci delle acque interne. Nei torrenti di montagna, durante i mesi estivi, gli insetti che cadono sulla superficie dell'acqua rappresentano spesso più del 50% della dieta delle trote. Alcuni insetti d'altra parte (*Dytiscus*, *Nepa*, *Notonecta*) attaccano e divorano gli avannotti.

Anfibi: possono essere consumati dai predatori (persico trota).

Rettili: nelle nostre acque dolci *Natrix natrix* si ciba di piccoli pesci (triotto, alborella, vairone, ecc.). I rettili entrano soltanto occasionalmente nella dieta dei predatori (luccio, persico trota).

Uccelli: possono favorire la diffusione delle specie ittiche trasportandone passivamente le uova. Nelle nostre acque interne, una discreta predazione è esercitata sui pesci da aironi, gabbiani, cormorani e dal martin pescatore (*Alcedo hispida*).

Mammiferi: l'impoverimento faunistico della nostra penisola ha portato anche alla quasi totale scomparsa dei mammiferi ittiofagi (lontra).

RELAZIONI FRA PESCI (INTER- ED INTRASPECIFICHE)

Sono qui da considerare più particolarmente i fenomeni di competizione alimentare, di predazione e di cooperazione in seno ai branchi.

Competizione alimentare

Uno degli adattamenti più importanti che permette, a diverse specie ittiche di coesistere in seno ad una biocenosi, sfruttando pertanto lo stesso habitat, consiste nello specializzare la propria nicchia alimentare. Ricordiamo la consistenza nei laghi insubrici di due specie strettamente planctofaghe (agone, coregone) che vivono però in estate a profondità diverse, nonché la consistenza in altri laghi alpini di più specie "simpatriche" di coregoni a regime alimentare complementare (planctofago e bentofago). In seno alla stessa specie, tale specializzazione alimentare si può verificare tra i diversi stadi di sviluppo (regime planctofago dei giovani e regime predatore degli adulti di pesce persico e di trota).

Tali adattamenti intervengono per limitare, pur senza cancellarla, la competizione che si ha quando una risorsa alimentare divenga parzialmente comune. Tale competizione alimentare assumerà un carattere acuto fra individui della stessa specie, quando la densità di questa si avvicini al carico biotico massimo dell'habitat e provocherà un rallentamento dell'accrescimento che potrà anche portare al nanismo. Una competizione interspecifica intensa potrà essere responsabile della diminuzione di densità di una specie già svantaggiata in un'altra fase del suo ciclo vitale (caso dei coregoni del Lago Maggiore a riproduzione aleatoria e che sopportano attualmente la competizione alimentare con i Ciprinidi a grande capacità riproduttiva)

La competizione alimentare può rivestire una particolare importanza nel caso di introduzione di una nuova specie. Se tale specie sfrutta una nicchia

alimentare identica a quella, di una specie preesistente, una delle due prenderà il sopravvento sull'altra fino a determinarne la scomparsa.

Predazione

Possiamo anzitutto distinguere specie ittiche predatrici obbligate (adulti di luccio, trota e pesce persico) e predatori occasionali, quali i "pesci bianchi" e specie normalmente planctofaghe come i coregoni e gli agoni. La differenza essenziale fra questi due tipi di predatori sta soprattutto nel rapporto di taglia fra preda e predatore, rapporto che sarà più grande per i predatori in senso stretto.

Gli stadi giovanili costituiscono prede facili per molte specie ittiche e un accrescimento rapido avrà pertanto come effetto di portare più rapidamente l'avannotto ad una taglia di sicurezza.

La predazione deve essere intesa sotto l'aspetto dell'equilibrio fra le diverse specie di una comunità e non soltanto dal punto di vista negativo, sfavorevole alla specie predata.

Quando la preda è rappresentata da una specie a forte capacità riproduttrice (resilienza), la predazione costituisce anzi un fattore benefico di regolazione della densità di popolazione, impedendo il manifestarsi di una competizione intraspecifica eccessiva (inanizione, nanismo, morbilità) o di una competizione alimentare interspecifica a favore di specie meno feconde (caso della competizione alimentare scardola-coregone nel Lago Maggiore). Quando la preda è rappresentata invece da una specie a scarsa capacità di riproduzione, la sua popolazione può essere decimata dal predatore. L'intensa predazione esercitata dall'uomo con la pesca può nello stesso modo influenzare favorevolmente o sfavorevolmente le popolazioni ittiche, a seconda della conduzione più o meno razionale della pesca.

Un adattamento generale alla predazione consiste nell'esistenza, in seno alla nicchia ecologica di una specie, di una zona di riparo. La vegetazione della zona litorale è utilizzata a tale scopo da numerosi pesci bianchi (triotto, alborella); la stessa zona, di contro, viene sfruttata da diversi tipici predatori come il luccio e il pesce persico. Specie planctofaghe come l'agone e il coregone trovano riparo nella zona pelagica appunto per la mancanza dei predatori sopracitati. L'insuccesso dell'introduzione del coregone in certi piccoli laghi si potrebbe spiegare anche con l'estrema riduzione del pelago.

Cooperazione in seno al branco

I vantaggi del raggruppamento di individui in branchi sono diversi. Il più facile reperimento visivo dei predatori come delle prede porta ad una protezione e ad una ricerca di cibo più efficaci. Inoltre, la riproduzione collettiva assicura alle specie gregarie un elevato successo della

fecondazione, una minore predazione (relativa) sugli stadi giovanili, nonché una migliore adattabilità alle condizioni ambientali grazie alla più ampia gamma di combinazioni genetiche.

REGIME ALIMENTARE

Trascorso il breve periodo iniziale dell'esistenza, durante il quale vivono a spese delle riserve alimentari provenienti dall'organismo materno (materiale vitellino dell'uovo), i pesci devono assumere dall'ambiente esterno il cibo necessario alla propria economia metabolica.

L'estrema varietà di condizioni ambientali nelle quali vivono è espressa, tra l'altro, in una corrispondente varietà di abitudini alimentari. Sulla base appunto del regime alimentare è consuetudine suddividere i pesci - nel nostro caso le specie dulciacquicole - in tre gruppi:

- I. **Erbivori** - si cibano di organismi vegetali, macrofite ed alghe (per esempio la savetta).
- II. **Carnivori** - si cibano di invertebrati: pesci planctofagi e bentofagi in genere (per esempio coregone e carpa).
- III. **Predatori** - si cibano di pesci, eventualmente anche di altri vertebrati (per esempio il luccio).

La classificazione sopra riportata appare però, anche ad un vaglio superficiale, assolutamente inadeguata nella sua rigidità, essendo i pesci, tra tutti gli altri gruppi di vertebrati, i più eclettici nelle abitudini alimentari che modificano, talvolta radicalmente, a seconda delle mutevoli situazioni ambientali (per esempio la trota, tipica specie predatrice, può trasformarsi in planctofago quasi assoluto in piccoli bacini d'alta montagna praticamente privi di pesci su cui predare).

Per alcune specie d'acqua dolce, infine, sarebbe indispensabile usare la denominazione di onnifaghe in senso vero e proprio, assumendo esse indifferentemente e in ogni stagione alimenti di varia natura (per esempio, il cavedano).

Adattamento morfo fisiologico al regime alimentare

Il particolare regime alimentare ha indotto nelle diverse specie ittiche adattamenti morfologici e fisiologici di quelle strutture che servono al reperimento, alla assunzione e all'assimilazione del cibo. Nei "predatori d'attesa" (luccio), l'organo della linea laterale segnala all'animale la perturbazione indotta nel mezzo acqueo dall'avvicinarsi della preda, mentre l'organo della vista gli permette, in un secondo tempo, di valutare la distanza e di

commisurare ad essa lo scatto d'aggressione. Nelle specie bentoniche (barbo, carpa, tinca) di contro, la vista non giuoca che un ruolo assolutamente secondario nella individuazione dell'alimento che viene invece localizzato grazie ad un ricco corredo di cellule sensoriali (chemocettori, pressocettori) situate sulle labbra o su speciali escrescenze carnose in rapporto con esse. Ne consegue direttamente una diversa importanza della luce nel reperimento dell'alimento, grande per i predatori e i planctofagi, minima per le specie bentofaghe.

Anche la morfologia degli organi deputati alla pressione del cibo appare notevolmente correlata col regime alimentare.

Possiamo distinguere una:

Bocca aggressiva - ampia, terminale, munita di robusti denti acuminati che impediscono alla preda di dibattersi (luccio);

Bocca tubolare - terminale o subterminale, protraibile in misura più o meno notevole, frequente tra le specie bentofaghe. Essa permette infatti una efficiente ricerca della preda nei sedimenti del fondo (penetrazione massima nella carpa con oltre 12 cm);

Bocca planctofagica - terminale, con denti piccoli o assenti, poco mobile. Si accompagna ad un filtro branchiale particolarmente fitto che trattiene i planctonti (coregone, agone);

Bocca perifitofaga - situata ventralmente, sviluppata in larghezza, con labbro inferiore corneificato atto a raschiare la vegetazione algale dal substrato (savetta).

Anche la morfologia e la fisiologia dell'apparato digerente appaiono chiaramente correlate con il tipo di dieta. Nei predatori lo stomaco appare solitamente ben sviluppato e capace di abbondante secrezione di acido cloridrico; ad esso segue un intestino di lunghezza generalmente inferiore a quella del corpo. Le specie vegetariane e onnivore invece, spesso prive di stomaco, sono caratterizzate da un notevole sviluppo in lunghezza dell'intestino (anche parecchie volte la lunghezza corporea). Differenze piene di significato si notano anche nel corredo enzimatico intestinale (enzimi amilolitici delle specie vegetariane e onnivore).

Ritmo alimentare: è in genere più lento che nei vertebrati superiori ed è determinato da numerosi fattori, tra i quali, in primo luogo, la velocità di digestione. Questa, a sua volta, è strettamente dipendente dalla temperatura dell'ambiente: così, in condizioni sperimentali, un pasto attraversa l'apparato

digerente di una carpa in 18 ore circa a 10 °C ed in 4 ore e mezza circa a 26 °C. Il fattore spazio si è rivelato, nella sperimentazione, assai importante nel determinare il desiderio di cibo, risultando questo massimo in ambienti mediamente affollati. Una grande disponibilità di cibo esita in una notevole riduzione della quantità di alimento introdotta in un pasto ed in una sua incompleta utilizzazione. Infine va ricordata la diversa dipendenza del ritmo alimentare dal giorno e dalla notte. Infatti, come si è già in precedenza accennato, le specie che reperiscono la preda prevalentemente mediante l'organo della vista, quali i predatori e i planctofagi, cessano praticamente di alimentarsi col sopravvenire della oscurità. Al contrario quelle specie che reperiscono il cibo mediante particolari recettori, come ad esempio le specie bentofaghe, possono alimentarsi indifferentemente durante le ore del giorno e della notte.

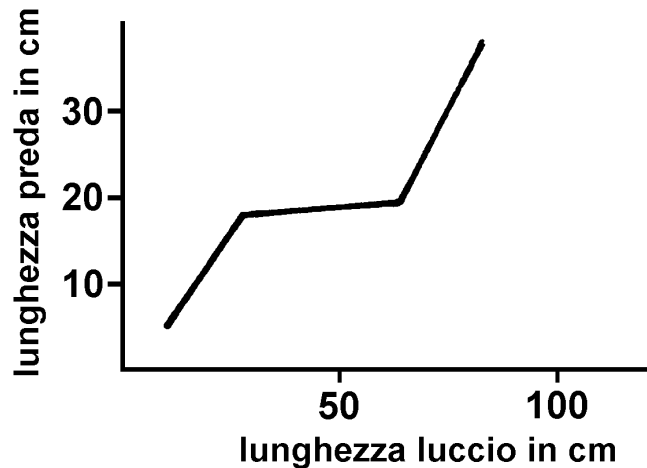
Variazione della dieta in rapporto alla taglia del pesce

Praticamente tutte le nostre specie ittiche d'acqua dolce si nutrono, allo stadio giovanile, di organismi planctonici. Così il luccio, predatore per eccellenza, si nutre di planctonti finché raggiunge i 7 cm di lunghezza. Ben presto, però, il consumo di energia necessario alla cattura supera il contenuto degli organismi introdotti ed il pesce passa, in genere gradualmente, al regime alimentare di adulto. Solo per le specie planctofaghe quali il coregone e l'agone, la cattura degli zooplanctonti resta remunerativa durante tutta la vita grazie all'efficienza del dispositivo filtrante formato dalle branchiospine.

Dimensioni del predatore e della preda

Il rapporto tra le dimensioni della preda e quelle del predatore è assai vario e si può modificare con l'età anche per individui appartenenti alla stessa specie. In genere, con l'aumento di taglia del predatore, aumentano le dimensioni dei singoli organismi predati mentre diminuisce il numero di quelli contemporaneamente ingeriti (Fig. 52).

Fig. 52. Relazione taglia preda / taglia predatore.



DINAMICA DI POPOLAZIONE

Rientrano in questo termine lo studio delle fluttuazioni della densità e della struttura di taglia di una popolazione ittica. Sono quindi da analizzare in questo capitolo i concetti di natalità (riproduzione) e di mortalità, che condizionano le fluttuazioni quantitative o di densità, e il processo di accrescimento che condiziona la struttura di taglia della popolazione.

Riproduzione

Età e taglia di maturità. I fattori genetici specifici, unitamente alle condizioni ecologiche, intervengono nel determinare l'età o piuttosto la taglia di maturità. In condizioni di accrescimento favorevoli, la taglia di maturità è raggiunta ad un'età più precoce che in condizioni di accrescimento sfavorevoli. In condizioni ecologiche particolarmente severe, però, si ha una maturazione precoce, che viene raggiunta a una taglia ridotta, ciò che costituisce un adattamento alla sopravvivenza della specie.

Fecondità e dimensioni dell'uovo. La fecondità relativa (numero di uova deposte per kg di femmina) è molto variabile secondo le specie, e generalmente più elevata nelle specie le cui uova e larve sono soggette ad una forte mortalità. Ricordiamo qui la fecondità relativa della trota (circa 2000 uova/kg), dei coregoni (20.000-50.000 uova/kg), del pesce persico (200.000 uova/kg). Il volume dell'uovo è in linea generale inversamente correlato con la fecondità relativa. Nelle specie ad alte esigenze energetiche durante lo sviluppo larvale (salmone, trota in torrenti), le uova sono di grande taglia e di conseguenza la fecondità relativa è limitata. In uno stesso ambiente, le dimensioni delle uova di una specie variano anche proporzionalmente allo stato di nutrizione della femmina e spesso alla sua taglia.

Le attività che presiedono alla fecondazione sono rigorosamente coordinate al fine di assicurare il massimo successo dei processi fecondativi

e dello sviluppo delle uova: scelta e preparazione dei posti di frega, stimoli psicologici (veste nuziale, corteggiamento) favorevoli all'incontro dei sessi e all'emissione contemporanea dei prodotti sessuali, indispensabile questa per la breve durata della mobilità degli spermatozoi nell'acqua.

Gli adattamenti dell'embrione e della larva durante il loro sviluppo investono soprattutto la funzione respiratoria: presenza di una densa rete vasale sul sacco vitellino e nelle pinne, più abbondante contenuto in pigmenti carotenoidi in condizioni respiratorie meno favorevoli, permanenza della larva nelle zone più ossigenate (come per esempio l'ancoraggio alla vegetazione delle larve di luccio).

Una mortalità molto elevata colpisce gli stadi giovanili (uova e larve). Intervengono qui fattori abiotici sfavorevoli (temperatura, ossigeno, oscillazioni del livello d'acqua), ma anche i predatori, la carenza alimentare che si manifesta durante il periodo del passaggio all'alimentazione attiva. Tale mortalità degli stadi giovanili è ridotta nelle specie che offrono cure parentali alle uova e alle larve: nido sorvegliato dall'adulto (maschi di persico sole, persico trota, spinarello), incubazione nella cavità orale della madre ove trovano riparo anche le giovani larve (*Tilapia*).

L'espansione o la riduzione di una popolazione ittica a seconda del potenziale biotico dell'ambiente si realizzano attraverso meccanismi di regolazione sia della natalità che della mortalità giovanile. In condizioni ecologiche favorevoli, si ha accelerazione dell'accrescimento, che provoca un aumento della fecondità della popolazione nonché produzione di uova più ricche in materiali di riserva e pertanto, con maggiori garanzie di sopravvivenza.

D'altra parte, a seconda delle condizioni ecologiche, varia notevolmente la frazione della capacità riproduttiva che viene normalmente eliminata con la mortalità giovanile: in altri termini, se una situazione ecologica è favorevole agli stadi giovanili, minore sarà la mortalità giovanile e maggiore diverrà la sopravvivenza. Tale frazione della capacità riproduttiva, capace di espandersi non appena si allenti la pressione negativa dell'ambiente, è chiamata resilienza. Nella competizione interspecifica, le specie a grande resilienza (come i Ciprinidi) spesso saranno portate a predominare sulle specie a scarsa resilienza (come i Salmonidi), appena i fattori ambientali saranno più sfavorevoli per i secondi che per i primi (evoluzione dei laghi verso l'eutrofia, inquinamenti organici).

Accrescimento

È indiscutibile che nei processi di accrescimento dei pesci i fattori ambientali siano più determinanti che nei vertebrati omeotermi. Bisogna sottolineare in modo particolare l'effetto della temperatura (che regola il

metabolismo e la velocità di processi biologici, come la digestione), l'effetto delle condizioni fisico-chimiche del mezzo acquatico (v. sopra), delle risorse alimentari e delle loro fluttuazioni stagionali, della competizione alimentare intra- e interspecifica.

Accrescimento e metabolismo

I processi di accrescimento sono da interpretare in relazione stretta con i processi metabolici. Il metabolismo totale appare così articolato: metabolismo basale (che assicura le funzioni vitali minime), metabolismo di sostituzione delle sostanze escrete (frazione generalmente piccola rispetto al metabolismo basale), metabolismo di attività (che copre i bisogni riferibili all'attività), metabolismo dell'accrescimento.

Interpretato in termini metabolici, l'accrescimento avviene quando l'energia assunta con il cibo ingerito viene a superare le esigenze del metabolismo basale e di attività. Tale eccesso di energia viene accumulato sia sotto forma di materiale di riserva (idrati di carbonio, grassi) che di materiale vivente propriamente detto (proteine cellulari), che contribuiscono direttamente all'accrescimento ponderale.

Il ciclo stagionale di accrescimento delle specie ittiche delle regioni temperate illustra tale concetto metabolico dell'accrescimento. È durante la stagione calda, quando la temperatura dell'acqua permette simultaneamente sia un alto livello di metabolismo nel pesce, sia una disponibilità elevata in risorse alimentari, che avviene l'accrescimento. La diminuzione di temperatura durante la stagione fredda rallenta i processi di accrescimento per bloccarli completamente a partire da una soglia di temperatura variabile a seconda delle specie. Da questo momento, e finché perdurino le basse temperature, il pesce, per soddisfare le esigenze del metabolismo basale, di sostituzione e di attività, consuma le sostanze di riserva accumulate, ciò che provoca una diminuzione del suo peso (diminuzione che è dell'ordine del 20-30% nella carpa).

Studio quantitativo dell'accrescimento dei pesci

Metodica. Le zone anulari che appaiono nelle strutture ossee dei pesci (soprattutto nelle squame, ma anche negli otoliti e nelle vertebre), come conseguenza dell'alternanza stagionale di forte e scarso accrescimento, permettono la determinazione dell'età nella maggior parte delle specie ittiche delle zone temperate. Inoltre, la misura dei raggi l_1 , l_2 , l_3 ... delle squame (Fig. 53) corrispondenti ai diversi anni (1, 2, 3, anni) di età dell'individuo, permette, sulla base della relazione statistica fra le dimensioni della squama e quelle del pesce, la determinazione della lunghezza raggiunta dall'individuo ai diversi anni di età. Tale studio, compiuto su campioni rappresentativi di una

popolazione, rende possibile determinare l'andamento generale dell'accrescimento nella popolazione intera.

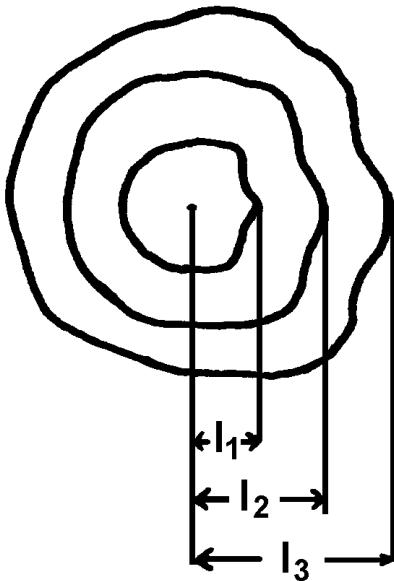


Fig. 53. Misura delle squame.

Longevità. La longevità varia notevolmente a seconda della specie. Ricordiamo fra le specie più longeve l'anguilla e la carpa (una cinquantina d'anni) e all'estremo opposto piccole specie tropicali a ciclo vitale annuale (Cyprinodontidae). Le condizioni ecologiche influiscono notevolmente sulla longevità: quando esse siano favorevoli, l'accrescimento è più rapido, l'invecchiamento fisiologico più rapido (per esempio, precoce maturità sessuale), e quindi la longevità, come la taglia massima, minori (longevità massima dei coregoni dei laghi insubrici 8-10 anni, rispetto ai 20-25 anni dei coregoni scandinavi).

Fattore di condizione. Per seguire le modificazioni della corpulenza in relazione con lo stato di nutrizione, è consuetudine usare il cosiddetto "fattore di condizione" K , uguale al rapporto fra il peso e il cubo della lunghezza del pesce ($K = P/L^3$). Tale fattore è utile, sia per determinare l'andamento stagionale dell'accrescimento ponderale che accompagna l'accrescimento in lunghezza, sia per confrontare il valore trofico di acque diverse, per le stesse specie.

Espressione matematica dell'accrescimento. I processi di accrescimento vengono espressi matematicamente per mezzo di coefficienti che definiamo qui brevemente. Se Y rappresenta la lunghezza (L) o il peso (P) del pesce, si

definisce tasso di accrescimento aritmetico riferibile a un intervallo di tempo dt , l'aumento di L o di P espresso per unità di tempo, cioè dY/dt .

Il tasso di accrescimento specifico rappresenta invece lo stesso aumento per unità di tempo, ma relativamente al valore di partenza Y , cioè $dY/dt \times Y$.

Curva di accrescimento in lunghezza. Se si tiene conto della lunghezza raggiunta dal pesce al termine di ogni anno di vita, si ottiene una curva L/t asintotica (Fig. 54), l'asintoto rappresentando la lunghezza massima che la specie può raggiungere in determinate condizioni ambientali.

Il tasso di accrescimento aritmetico in lunghezza (dL/dt) è, secondo tale curva, regolarmente decrescente durante il corso della vita, come lo è d'altra parte il tasso di accrescimento specifico.

La conversione dei dati di lunghezza in dati ponderali porta generalmente ad una curva P/t a forma di S , con punto di flesso (Fig. 55). La parte esponenziale della curva, che precede il punto di flesso, illustra l'aspetto cumulativo dei processi di accrescimento: ciò che risulta dall'accrescimento è a sua volta capace di accrescimento (analogamente agli interessi composti di un capitale). La parte della curva che segue il punto di flesso mette in evidenza una differenza essenziale fra mammiferi e pesci: in questi ultimi, infatti, l'accrescimento si protrae oltre la maturità sessuale, seppure con un ritmo regolarmente decrescente. La curva di accrescimento ponderale ad S implica un tasso di accrescimento aritmetico in aumento prima della maturità sessuale, massimo al momento di tale maturità che corrisponde al punto di flesso, per decrescere in seguito.

Il tasso di accrescimento specifico è, dal canto suo, regolarmente decrescente, indicando quindi una potenzialità di accrescimento in costante diminuzione durante il corso della vita.

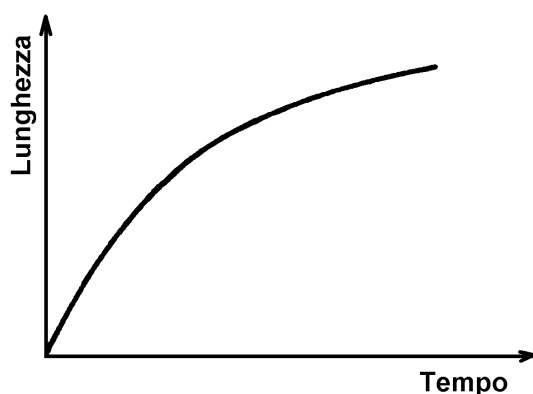


Fig. 54. Curva di accrescimento in lunghezza

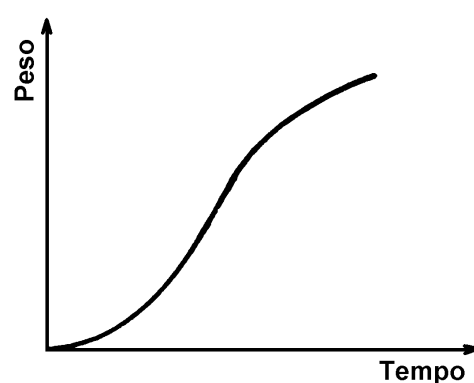


Fig. 55. Curva di accrescimento ponderale

I fattori determinanti il flesso della curva sono soprattutto di ordine fisiologico in quanto legati da una parte alla perdita periodica degli elementi germinali che vengono così sottratti all'accrescimento corporeo, dall'altra alla diminuzione di rendimento, cui è soggetto l'adulto, nella trasformazione degli alimenti ingeriti in tessuti viventi. Bisogna però tener conto che anche i fattori ecologici possono avere un ruolo preponderante. Il caso più tipico è quello di popolazioni ittiche che, per un improvviso cambiamento delle condizioni ecologiche soprattutto alimentari, presentano un aumento tanto notevole del tasso di accrescimento da portare alla scomparsa del punto di flesso.

Questo caso è illustrato fra l'altro dal salmone dopo la sua migrazione dall'acqua dolce all'acqua marina e dai coregoni giovani o adulti che vengono trapiantati da laghi poveri a laghi privi di coregoni e con risorse alimentari sovrabbondanti.

Mortalità

Le variazioni di densità delle popolazioni ittiche sono funzione della importanza relativa della natalità assicurata dai processi riproduttivi e della mortalità che colpisce con intensità differente ogni gruppo di età.

Si è già accennato alla grande mortalità che incide sugli stadi giovanili. Fluttuazioni anche lievi di tale mortalità sono determinanti nel condizionare il così detto "reclutamento", cioè la densità di una classe di età che abbia superato gli stadi giovanili. Per rendersi conto dell'importanza della mortalità giovanile, basti considerare che la sopravvivenza è raddoppiata se la mortalità diminuisce per esempio dal 99,5 al 99,0%.

Nel corso degli stadi successivi del ciclo vitale, l'importanza di una classe di età in termini di biomassa totale, è la risultante dell'effetto antagonista dell'accrescimento individuale, che tende ad aumentare la biomassa, e della mortalità che tende a diminuirla. Tale situazione è graficamente esprimibile con la consueta curva a campana che rappresenti l'accrescimento di una classe di età: nella parte ascendente della curva, l'accrescimento individuale è preponderante sulla mortalità; la biomassa massima è raggiunta allorché gli effetti dell'accrescimento e della mortalità si equilibrano; nella parte discendente, le sottrazioni dovute alla mortalità diventano invece preponderanti sull'accrescimento individuale, che per di più rallenta progressivamente.

Classificazione dei diversi tipi di mortalità

La mortalità può essere distinta in tre tipi secondo la sua relazione con la densità di popolazione. Le mortalità indipendenti dalla densità sono generalmente causate da fattori abiotici sfavorevoli che superino le possibilità di adattamento della specie. Di contro, esistono forme di mortalità

direttamente proporzionali alla densità (chiamate anche mortalità compensatrici), come quelle provocate dalla competizione alimentare fra avannotti o da forme morbose infettive. Vi sono infine forme di mortalità inversamente proporzionali alla densità come la mortalità da predazione sulle larve di salmoni durante la discesa al mare, la cui incidenza è relativamente tanto più forte quanto più scarsa è la densità delle larve.

AZIONE DELL'UOMO SULLE POPOLAZIONI ITTICHE

Nei nostri paesi a forte densità di popolazione umana, l'influenza dell'uomo sulle popolazioni ittiche è purtroppo spesso negativa e brutale: deterioramento generale delle condizioni ecologiche per l'inquinamento delle acque, distruzione dei posti di frega, evoluzione progressiva delle comunità ittiche verso popolazioni a specie resilienti di scarso pregio (pesce bianco), ostacoli alle migrazioni (dighe di contenimento), ipersfruttamento della produzione ittica per azione di pesca eccessiva. Di contro, con interventi basati sulla conoscenza dell'ecologia delle specie presenti, l'uomo può esercitare un'influenza altamente favorevole sulle popolazioni ittiche assicurandosi d'altra parte il vantaggio del massimo rendimento economico. Ricordiamo brevemente i punti di possibile intervento da parte dell'uomo.

A) Sul ciclo riproduttivo

- 1) Proibizione di cattura di pesci al di sotto di una determinata taglia, superiore sempre alla taglia di maturazione sessuale e tale da conferire alla popolazione un livello soddisfacente di stabilità.
- 2) Assicurare l'accesso e la percorribilità delle vie di migrazione (scale di monta) oppure trasporto artificiale dei pesci (anguilla di risalita).
- 3) Mantenimento di condizioni favorevoli nelle zone di frega: con regolazione del livello dell'acqua al fine di assicurare la riproduzione dei riproduttori litorali (specie fitofile), preparazione dei posti di frega ghiaiosi per i Salmonidi, sistemazione opportuna di ammassi di legna ("peschiere" o "legnaie") che servano alla deposizione delle uova per specie xilofile come il pesce persico e, in un secondo tempo, offrano un rifugio sicuro alle larve.
- 4) Compensazione di una eventuale carenza della riproduzione naturale con la riproduzione artificiale, e la piscicoltura di ripopolamento. Queste hanno lo scopo di aumentare la percentuale di uova fecondate, nonché di porre al riparo dai predatori le uova fecondate, le larve e gli stadi giovanili. Queste pratiche necessitano la cattura di riproduttori maturi, evitando

naturalmente che tali catture provochino l'eliminazione di troppi riproduttori non completamente maturi. Alla base della piscicoltura di ripopolamento, nonché degli altri tipi di piscicoltura, sta la fecondazione artificiale. Questa consiste nel provocare, mediante un'opportuna manipolazione ("spremitura") l'emissione delle uova da parte della femmina matura, uova che vengono poi fecondate dallo sperma ottenuto con analoga manovra dal riproduttore maschio. Eseguendo la fecondazione in assenza di acqua ("metodo secco") viene ad essere notevolmente aumentata la percentuale di uova fecondate (90-100%), in quanto i tempi di sopravvivenza degli spermatozoi sono assai più brevi nel mezzo acquoso che non nei liquidi celomatici che vengono emessi con le uova. A fecondazione avvenuta, le uova possono anche già essere introdotte nelle acque libere in appositi contenitori (scatole Vibert) che concedono all'avannotto di fuoriuscire e, nello stesso tempo, impediscono l'intervento dei predatori. In genere però, si preferisce proseguire con l'incubazione artificiale delle uova stesse.

Questa viene eseguita diversamente a seconda che le uova siano di tipo non agglutinante (trota, salmerino) o agglutinante (coregone, luccio, temolo). Nel primo caso, le uova fecondate vengono collocate su tralicci e poste in piccoli bacini (cassette Californiane, cassette Coste, tavoli Zenk) a ricambio d'acqua continuo. Tale sistema non conviene invece per le uova agglutinanti che, sui tralicci, tenderebbero ad accollarsi le une alle altre con conseguente riduzione delle superfici respiratorie ed aumentato pericolo di manifestazioni patologiche. Per queste uova ci si serve invece di recipienti in vetro di forma per lo più subconica (campane di Zoug, bottiglie di Mc Donald), nei quali una corrente d'acqua diretta dal basso verso l'alto mantiene le uova in costante movimento impedendo così loro di accollarsi. A fecondazione appena avvenuta le uova possono venire trasportate anche a grandi distanze in recipienti di vetro colmati per 2/3 di uova e per 1/3 di acqua e sigillati in modo da ottenere una rigorosa esclusione dell'aria. Una volta verificatosi l'indurimento degli involucri dell'uovo, quest'ultimo diventa estremamente sensibile agli urti; a partire da questo momento ogni forma di trasporto è sconsigliabile fino a quando non traspaiono sotto all'involucro gli occhi dell'embrione. A questo stadio di sviluppo il trasporto è notevolmente facilitato, in quanto le uova possono rimanere per giorni interi su speciali vassoi di stoffa inumiditi collocati in contenitori di legno refrigerati con ghiaccio. La durata dell'incubazione è, entro certi limiti, inversamente proporzionale alla temperatura dell'acqua; essa viene comunemente espressa in "gradi-giorno", valore del prodotto della temperatura in °C per la durata dell'incubazione in giorni. Nel caso della trota iridea per esempio, tale prodotto ammonta a 300 gradi-giorno; ciò significa che a 5 °C, l'incubazione

durerà $300/5 = 60$ giorni e a $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 30 giorni. Durante l'incubazione le uova sono soggette all'attacco di numerosi agenti patogeni, germi, protozoi e, soprattutto, funghi appartenenti al genere *Saprolegnia*. La prevenzione di queste gravi infezioni fungine viene eseguita con la rimozione sistematica delle uova non vitali e con l'uso di sostanze antifungine (verde malachite).

Gli avannotti sgusciano dall'uovo forniti di una vescicola vitellina più o meno voluminosa a seconda delle specie. Nei coregoni, ad esempio, essa è assai ridotta e si riassorbe nel giro di pochi giorni. Nelle trote e nei salmerini al contrario essa è tanto cospicua da impedire alla larva di sollevarsi dal fondo e necessita alcune settimane per riassorbirsi.

L'immissione nelle acque libere può avvenire a sacco vitellino appena riassorbito, metodo questo universalmente seguito in passato. Attualmente però, si preferisce allevare gli avannotti sino a portarli ad una taglia che consenta loro di sfuggire con facilità ai predatori. Durante questo periodo di allevamento, gli avannotti di specie planctofaghe (coregone) vengono alimentati con planctonti raccolti in laghi e stagni mediante grandi reti. Per altri Salmonidi, quali la trota e il salmerino, si utilizzano invece mangimi a base di visceri bovini, uova, ecc. finemente sminuzzati.

Negli ultimi anni si è andata sempre più accentuando la tendenza ad immettere nelle acque libere pesci di dimensioni già notevoli. Questo è soprattutto vero per le trote, di cui vengono immesse nei corsi d'acqua e nei laghi soggetti di 10-15-20 cm e più. L'allevamento di questi soggetti di taglia rilevante da immettere nelle acque libere non è privo di difficoltà, data la necessità di produrre individui robusti, esenti da malattie e comunque in grado di resistere in ambienti spesso molto sfavorevoli. Assai usati per l'allevamento delle trotelle di ripopolamento sono i "bacini circolari" in cemento, in cui l'acqua, immessa da un tubo disposto radialmente, mantiene un continuo moto circolare che costringe gli avannotti ad una attività motoria di opposizione alla corrente, con evidente beneficio per la loro robustezza.

Le pratiche di ripopolamento ora descritte non sono da ritenersi infallibili e auspicabili in ogni circostanza. Il loro rendimento sarà generalmente trascurabile rispetto a quello della riproduzione naturale, se quest'ultima trova condizioni ecologiche idonee. Presenteranno quindi un aspetto positivo soprattutto i ripopolamenti di specie ittiche soggette a forte mortalità giovanile o di scarsa resilienza (trota).

Ricordiamo che, oltre alla piscicoltura di ripopolamento, esiste un altro tipo di piscicoltura, non meno importante, che ha come scopo la produzione di pesce da consumare. Particolarmente sviluppato in Italia e in Europa è l'allevamento della "trota iridea", che si presta molto bene ad

essere mantenuta in cattività e giunge assai rapidamente al peso commerciale di 200-250 grammi (trota di porzione). La trota coltura ci offre un esempio di piscicoltura integrale, in quanto in essa l'intervento dell'uomo è determinante agli effetti dell'alimentazione e della riproduzione della specie. Nell'allevamento di altre specie ittiche, quali ad esempio la carpa, l'intervento dell'uomo funge unicamente da completamente all'alimentazione e alla riproduzione naturale del pesce; in questo caso, parliamo di piscicoltura assistita.

Ricordiamo infine che in quelle zone della terra (tropicali e subtropicali) in cui il problema della fame è particolarmente angoscioso, l'allevamento in costante sviluppo di alcune specie ittiche (tilapia) costituisce una preziosa fonte di proteine.

- 5) Protezione degli stadi giovanili di specie pregiate contro la predazione per mezzo della cattura dei predatori al momento e sui posti critici, e contro la competizione alimentare eccessiva, intensificando la pesca di specie competitive sovrabbondanti (pesce bianco).

B) Sul ciclo di accrescimento

La conoscenza delle condizioni con le quali si attua l'accrescimento permette diversi tipi di intervento.

- 1) Determinazione di una taglia di maggior vantaggio economico alla quale corrisponde il rendimento ponderale massimo di una classe di età (v. mortalità).
- 2) Determinazione della stagione ottimale di pesca alla quale corrisponda il peso individuale massimo in base al tasso di accrescimento e alla variazione del fattore di condizione (K) nel corso della stagione di accrescimento.
- 3) Limitazione della competizione inter- ed intraspecifica eccessiva, con l'attuazione di operazioni di pesca programmata.

C) Sulla mortalità

- 1) Limitazione eventuale dei predatori di specie pregiate a scarsa resilienza, tenendo sempre presente però l'effetto favorevole dei predatori sull'equilibrio delle popolazioni naturali.
- 2) Limitazione della predazione eccessiva esercitata dall'uomo con la pesca nei casi di ipersfruttamento.

3) Incoraggiamento della pesca, invece, nei casi di iposfruttamento che possono determinare nanismo e malattie.

D) Introduzione di nuove specie

Una barriera geografica può aver impedito a una specie di stabilirsi in certi bacini di cui una nicchia alimentare può così rimanere non sfruttata, in termini di produttività ittica.

È stato questo il caso per i coregoni e il salmerino, che occupano la nicchia ecologica precedentemente non sfruttata delle acque fredde profonde dei nostri grandi laghi.

Di contro, certe introduzioni sono state controproducenti, perché hanno portato a una rottura di equilibrio in seno alle popolazioni naturali (*Eupomotis gibbosus*, *Ameiurus nebulosus*).

GLI INQUINAMENTI DELLE ACQUE DOLCI

Il termine **inquinamento** o **polluzione** (dal latino "*polluere*", danneggiare, deteriorare) sfugge, a dispetto dell'uso sempre più frequente che se ne fa, ad una definizione soddisfacentemente comprensiva. Ciò è da attribuire all'estremo polimorfismo del fenomeno cui si riferisce, polimorfismo determinato dalla grande varietà degli agenti inquinanti da una parte, e delle acque sulle quali l'azione di questi si esercita dall'altra. Di qui il ricorso a definizioni che rinunciano ad una illustrazione genuinamente biologica del fenomeno; così per il legislatore, per inquinamento si deve intendere l'aggiunta all'acqua di alcunché, tale da mutarne le qualità naturali, sì che l'utente delle acque stesse non riceve più le acque naturali del fiume (o del lago). Ma anche l'apparente completezza di una simile definizione viene ad essere inficiata quando ci si proponga di definire che cosa si intende per "qualità naturali" di un'acqua. A volere ben considerare, il concetto di inquinamento di un'acqua non può essere disgiunto da quello della specifica utilizzazione della stessa e si può quindi asserire: "Inquinata è un'acqua che venga resa, comunque, meno adatta ad un determinato uso". Ne deriva una necessaria pluralità di definizioni, così come plurime sono le utilizzazioni delle acque. Ad esempio, un'acqua che non può essere considerata inquinata agli effetti della sopravvivenza della fauna ittica potrà invece essere ritenuta tale allorché ci si proponga di immetterla in un acquedotto. Inversamente un'acqua resa potabile mediante clorazione è da considerarsi inquinata in quanto non più adatta ad ospitare un popolamento biologico naturale.

INQUINAMENTI NATURALI E INQUINAMENTI UMANI

Nella quasi totalità dei casi una situazione di inquinamento va riportata all'intervento diretto, presente o remoto, dell'uomo, cosicché, parlando di

inquinamento, si vuole comunemente significare inquinamento di origine umana. Indubbiamente l'uomo ha esercitato un'influenza negativa sulle acque fin da lontanissimi tempi, con lo scarico in esse dei propri rifiuti e, soprattutto, con le modificazioni apportate ai bacini idrografici dalle sue opere di disboscamento e di coltivazione. Tuttavia i fenomeni di inquinamento hanno cominciato ad assumere proporzioni ed aspetti veramente preoccupanti all'inizio del secolo scorso per due motivi fondamentali 1) la "rivoluzione industriale", che portò alla creazione dei grandi stabilimenti eliminanti nei corsi d'acqua i rifiuti dei propri processi di produzione e di lavorazione; 2) lo smaltimento delle acque luride degli agglomerati umani per mezzo di sistemi di fognatura defluenti ai corsi d'acqua od ai bacini lacustri, in sostituzione dei "pozzi perdenti" usati in precedenza.

In taluni casi va però ammesso che acque su cui l'uomo non ha potuto comunque esercitare alcuna influenza risultino, ciò non di meno, danneggiate come se fossero inquinate. Un esempio vistosamente dimostrativo è offerto dalle "acque nere" equatoriali e tropicali, che devono la propria denominazione al colore impartito loro dalle materie umiche solute che si formano dalla demolizione incompleta del materiale vegetale. Queste acque devono appunto essere considerate come inquinate in considerazione della loro elevatissima acidità (valori di pH fino a 3,5) e del basso contenuto in O₂ che le rendono, nei casi estremi, praticamente sterili.

FONTI DI INQUINAMENTO

Sono rappresentate principalmente da:

- A. **Acque di scarico domestiche:** sono caratterizzate dalla ricchezza in sostanze organiche, solute o sospese, per lo più facilmente demolibili. Ad esse si aggiungono altre sostanze, inorganiche e non, che in misura sempre crescente vengono utilizzate nel governo della casa, quali ad esempio i detersivi.
- B. **Acque usate delle industrie:** assai cospicue quantitativamente, sono di natura estremamente varia in relazione con le produzioni e le lavorazioni cui si riferiscono. Appare pertanto necessario di raggrupparle in alcune categorie principali:
 - 1) **Acque con detrito inorganico in sospensione:** appartengono a questo gruppo le acque provenienti dagli impianti di estrazione e di lavorazione (taglio, lucidatura, molitura) di minerali.

2) **Acque con detrito organico a lenta demolizione in sospensione:** tra di esse si annoverano principalmente le acque usate delle industrie in cui si procede alla lavorazione del legno e dei suoi derivati (segherie, fabbriche di cellulosa, cartiere), nonché di determinati stabilimenti tessili e specialmente filatura del cotone, della canapa, del lino.

3) **Acque contenenti sostanze organiche facilmente demolibili:** sono rappresentate soprattutto dagli effluenti di industrie direttamente o indirettamente connesse con l'alimentazione (mattatoi, caseifici, salumifici, zuccherifici, birrerie).

4) **Acque contenenti sostanze tossiche:** provengono da vari tipi di industrie, ma principalmente da quella chimica. Ricordiamo tra le sostanze tossiche più comunemente veicolate i fenoli, i composti di anilina, i sali dei metalli pesanti, i cianuri. Possono essere ascritte a questa categoria anche le acque ad alto contenuto salino ed a reazione spiccatamente acida o basica.

5) **Acque contenenti prodotti oleosi:** provengono soprattutto dagli impianti di lavorazione del petrolio grezzo, di distillazione dei bitumi, ecc.

6) **Acque ad elevata temperatura:** sono rappresentate per lo più dalle acque di raffreddamento di impianti metallurgici, di centrali termoelettriche e termo-nucleari.

7) **Acque contenenti materiali radioattivi:** nonostante le cautele adottate, le acque defluenti da reattori nucleari sperimentali e di potenza possono contenere quantità più o meno rilevanti di sostanze radioattive.

C. **Acque di erosione:** veicolano grandi quantità di materiali minerali, soluti e in sospensione. Come sappiamo l'erosione è fenomeno normale in ogni sistema idrografico, esso può però assumere aspetti e conseguenze disastrose quando venga modificata la struttura di equilibrio che il mantello vegetale oppone al ruscellamento delle acque meteoriche (disboscamento, trasformazione irrazionale di terreni incolti a coltivazione, ecc.)

INQUINAMENTI ACUTI E CRONICI

L'andamento nel tempo degli episodi di inquinazione dipende principalmente dalla quantità di materiali inquinanti che vengono immessi in un determinato intervallo di tempo e dalla capacità (portata) del corpo d'acqua che li riceve.

Possiamo appunto classificare gli episodi di inquinazione in due gruppi principali.

A. Episodi di inquinazione ad andamento acuto: determinati dall'immissione massiva di materiali inquinanti entro un breve intervallo di tempo, sono caratterizzati da un danneggiamento radicale delle biocenosi che viene spesso rivelato da una distruzione totale della fauna ittica; possono essere dovuti sia da effluenti tossici come all'eliminazione massiva di materiali organici. Gli episodi di inquinazione ad andamento acuto sono caratteristici soprattutto dei corsi d'acqua, nei quali il tratto immediatamente a valle dello scarico inquinante può risultare praticamente sterilizzato mentre procedendo ulteriormente nel senso della corrente si può constatare, con il diluirsi dei materiali inquinanti, un alleggerimento progressivo dei danni. Praticamente indenni invece restano il tratto a monte dello scarico inquinante, nonché gli affluenti. L'azione inquinante a livello dei sedimenti è solitamente contenuta entro limiti piuttosto modesti ed è comunque periodicamente eliminata dal rinnovo dei sedimenti ad opera delle piene.

B. Episodi di inquinazione ad andamento cronico: sono determinati dalla immissione continuata nel tempo di sostanze inquinanti in quantità anche modesta, e si sviluppano in assenza di danni spettacolari e subitanei alle biocenosi del corpo d'acqua. Agendo insidiosamente su anelli particolarmente vulnerabili della catena alimentare, determinano però lentamente lo scompaginamento di quest'ultima. Sono tipici dei bacini lacustri (inquinamenti da sostanze organiche), nei quali raramente la inquinazione procede con andamento acuto se non nelle immediate vicinanze dell'immissario inquinante. Decisiva importanza rivestono qui i fenomeni di accumulo di materiali inquinanti a livello della platea di sedimentazione, con la loro successiva e ripetuta ciclizzazione nelle vicende stagionali e dilatazione del danno nel tempo ben oltre la cessazione della fonte di inquinamento.

INQUINAMENTO DA SOSTANZE ORGANICHE

A. Caratteristiche generali: gli effluenti che veicolano sostanza organica (carboidrati, grassi, proteine), nonché altri composti quali i fenoli, sono caratterizzati dalla instabilità di questi materiali che, pervenuti nell'ambiente acquoso ed in presenza di ossigeno, vengono immediatamente attaccati dalla flora batterica aerobica che vi è ubiquitaria e trasformati in composti progressivamente più semplici. I termini estremi di questo processo di demolizione ("mineralizzazione") non sono diversi da quelli che già conosciamo per gli ambienti lacustri naturali (v. Cap. 11 e 15). La velocità con

la quale tale demolizione decorre appare estremamente variabile indipendenza da numerosi fattori, tra i quali principalmente: 1) temperatura ambientale; 2) natura dei materiali da demolire: molte sostanze, come ad esempio il legno ed i suoi derivati, costituiscono un *pabulum* assai povero per la flora batterica demolente e vengono pertanto attaccati con notevole lentezza e soltanto incompletamente; 3) presenza di ceppi batterici specializzati nella demolizione di un particolare substrato: ad esempio *Thiobacillus thiocyanoxidans* demolisce i tiocianati che abbondano nelle acque usate provenienti dagli impianti di produzione del gas illuminante; 4) presenza di sostanze ad azione batteriostatica e battericida: è questo un evento assai frequente là dove si abbia mescolanza di acque usate industriali e di scarichi domestici.

Come risultato principale e determinante di questi processi di demolizione si ha una sottrazione di ossigeno all'ambiente, deossigenazione che può essere più o meno rilevante a seconda della quantità relativa di sostanza organica ammessa e delle possibilità di ricambio di ossigeno del corpo recipiente.

Quando si determini l'esaurimento totale dell'ossigeno ambientale, la strada della demolizione aerobica viene ad essere preclusa e alla flora batterica demolente aerobica se ne sostituisce una anaerobica. I processi di demolizione che questa determina sono di tipo putrefattivo e caratterizzati da una intensa produzione di gas quali CH_4 , H_2 , H_2S , più o meno tossici. Va sottolineato come i materiali organici tendano a sedimentare e che pertanto è a livello del fondo che i processi di demolizione sono particolarmente vivaci. D'altra parte è proprio in corrispondenza dei sedimenti che il contenuto di ossigeno è minimo, sia per le minori possibilità di ricambio che per l'attività respiratoria dei densi popolamenti animali ivi normalmente insediati. Di qui frequentemente l'impossibilità, a livello dei sedimenti, di procedere ulteriormente nella strada della demolizione aerobica, anche se, nel corpo recipiente, i valori di O_2 permangono discretamente elevati. Particolarmente interessante appare il ruolo svolto nei processi di demolizione dai composti azotati e solforati, la cui ossidazione non ha inizio se non quando la demolizione degli idrati di carbonio è già in fase avanzata, probabilmente perché soltanto allora si instaurano condizioni favorevoli per la flora batterica ossidante specializzata (*Nitrosomonas*, *Nitrobacter*). La reversibilità del processo conferisce ai nitrati e ai solfati così formati l'importante ruolo di riserva di ossigeno, che essi restituiscono all'ambiente, ritornando alla forma ridotta, quando venga raggiunta la desossigenazione ambientale. Va rilevato in proposito che la riduzione dei solfati a solfuri non ha luogo,

se non quando siano stati ridotti i nitrati presenti, venendo così ad essere provvidenzialmente ritardata la formazione di H_2S .

- B. Fabbisogno biologico di ossigeno (B.O.D.):** da quanto si è affermato risulta che il potere inquinante di un effluente organico corrisponde praticamente all'azione di desossigenazione da esso esercitata sull'ambiente. Pertanto la determinazione del "fabbisogno biologico di ossigeno" o B.O.D. (dall'inglese *biochemical oxygen demand*), cioè della quantità di ossigeno necessaria affinché la demolizione batterica proceda fino a composti finali stabili, viene comunemente eseguita al fine di valutare l'entità del carico organico degli effluenti. Essa consiste nel determinare il consumo di O_2 del campione in esame, opportunamente diluito allo scopo di avere un contenuto in O_2 , sufficientemente elevato, durante 5 giorni e alla temperatura di 20 °C. Va però subito sottolineato come il B.O.D. di 5 giorni non corrisponda mai al B.O.D. totale: ad esempio il B.O.D. di 5 giorni di un campione di acque luride, di un effluente cioè a demolizione particolarmente rapida, rappresenta soltanto il 70% circa del B.O.D. totale, che viene soddisfatto dopo 20 giorni circa.
- C. Autopurificazione dei corsi d'acqua e diagnosi biologica degli inquinamenti organici:** partendo dallo sbocco di un effluente organico in un corso d'acqua e procedendo verso valle, si può constatare una sequenza di situazioni biologiche diverse legate al graduale svolgersi dei processi di demolizione delle sostanze organiche. Questi, tumultuosi e imponenti immediatamente a valle dell'effluente, si attenuano gradatamente, procedendo nel senso della corrente, fino a cessare completamente ad avvenuta mineralizzazione dei materiali veicolati. Come conseguenza principale e determinante di ciò si avranno, immediatamente a valle dello scarico, le minime concentrazioni di ossigeno o la sua scomparsa, per poi risalire a valori progressivamente più elevati procedendo verso valle, fino a giungere al ripristino della situazione esistente nel corso d'acqua a monte dell'effluente ("autopurificazione"). Ora, presentando i diversi organismi animali e vegetali una tolleranza differenziale ai bassi livelli di ossigeno, procedendo dalla fonte di inquinamento verso valle si potrà constatare l'esistenza di una successione di comunità biologiche caratteristiche in quanto progressivamente più ossifile. Da tale constatazione è nato lo studio delle "zone" biologiche di un corso d'acqua inquinato quale strumento di evidenziazione e di valutazione degli episodi di inquinamento organico; esso ha portato alla creazione di numerosi "Sistemi" biologici che si rifanno però quasi tutti al "*Saprobien*system" di Kolkwitz e Marsson

(1908), così chiamato in quanto contrappone al concetto di "trofia" proprio dei corpi d'acqua in condizioni di naturale evoluzione, quello di "stato saprobico", da utilizzarsi invece per le acque abnormemente ed innaturalmente arricchite di materiali organici. Esso definisce la sequenza di situazioni biologiche esistenti in un corso d'acqua a valle di una fonte di inquinamento organico nel modo seguente.

1) **Zona polisaprobica**: immediatamente a valle della sorgente di inquinamento. In essa i processi di demolizione procedono con estrema vivacità, con conseguente mancanza quasi totale di ossigeno. Grande abbondanza di batteri (*Sphaerotilus*, *Cladothrix*, *Leptothrix*, *Beggiatoa*) e di protozoi, tra cui forme coloniali (*Epistylis*); scarse invece le specie animali, ad eccezione di alcuni oligocheti (Tubificidae) e di forme larvali di qualche insetto (*Eristalis*).

2) **Zona mesosaprobica**: in essa sono presenti materiali organici a molecola più semplice ed il contenuto in O₂ è in aumento. Viene ulteriormente suddivisa in una zona superiore o alfa mesosaprobica, in cui i batteri ed in particolare i funghi (*Leptomitus*) sono ancora assai abbondanti, e in una zona inferiore o beta-mesosaprobica, nella quale la mineralizzazione è proceduta ulteriormente, favorendo lo sviluppo di numerose specie algali e di alcune macrofite. In entrambe le subzone le specie animali sono molto abbondanti e rappresentate principalmente da stadii larvali di ditteri (Tendipedidae, Stratiomyiidae, Psycodidae), da molluschi (Sphaeriidae), crostacei (isopodi, nonché da numerose specie di cladoceri, copepodi ed ostracodi). Tra i pesci sono presenti i Ciprinidi, l'anguilla, lo spinarello.

3) **Zona oligosaprobica**: in essa si sono praticamente concluse la mineralizzazione delle sostanze inquinanti e l'autopurificazione che ne deriva. L'ossigeno vi è presente, anche durante le ore notturne, in quantità costantemente superiori a 5 mg/l. Accanto a specie animali e vegetali già presenti nelle zone precedenti, ne compaiono altre particolarmente esigenti come efemerotteri e tricotteri.

La "diagnosi biologica" degli episodi di inquinamento, se formulata con consapevole cautela, consente l'evidenziazione e la valutazione di episodi di inquinazione non soltanto in atto, ma anche pregressi o intermittenti, per l'inerzia con la quale si possono compiere i processi di trasformazione e di ripristino delle comunità biologiche danneggiate; pertanto la diagnosi biologica si sostituisce quasi sempre con vantaggio all'indagine chimica che, generalmente, può essere usata soltanto se l'episodio di inquinamento è ancora in atto.

D. **Inquinamento organico dei laghi:** l'inquinamento da sostanze organiche dei bacini lacustri è caratterizzato principalmente da un accumulo progressivo di sali nutritivi, ed in particolare di fosfati, nitrati e sali di potassio, che si verifica anche nel caso in cui l'effluente pervenga al lago totalmente mineralizzato. Tale accumulo esita in una accelerazione, talora vistosissima, del normale ciclo evolutivo del bacino lacustre, conducendo ad una sua rapida eutrofizzazione. Questa viene macroscopicamente denunciata dalle "fioriture" algali, sostenute in particolare da Cianofitiche. Si determineranno così facilmente carenze estive dell'ossigeno ipolimnico anche in laghi profondi che morfometricamente potrebbero considerarsi al riparo da un tale evento (Lago di Como), quando anche il fenomeno non si aggravi ulteriormente (Lago di Lugano) con lo stabilirsi di un'anossia ipolimnica per l'intero ciclo annuale, e cioè con il determinarsi di una meromissi biogenica. Le conseguenze di indole pratica della polluzione da sostanze organiche dei laghi sono numerose e gravi: declino della pesca con la sostituzione ad un popolamento ittico pregevole (trota, coregone) di specie commercialmente più scadenti (Ciprinidi), impossibilità di attingere acque dal bacino per determinate lavorazioni industriali e per il consumo umano, scadimento delle attrattive turistiche della zona ecc.

ALTRI TIPI DI INQUINAMENTO

Sono sostenuti principalmente da:

A. **Sostanze tossiche in senso lato:** esercitano un'azione tossica vera e propria o agiscono attraverso effetti secondari, ad esempio determinando valori estremi di pH o variazioni di pressione osmotica. I dati che possediamo al riguardo ci vengono in massima parte da prove condotte in condizioni sperimentali su pesci. Essi possono essere brevemente schematizzati nel modo seguente.

1) Acidi forti quali H_2SO_4 , HCl, HNO_3 , H_3PO_4 appaiono essere direttamente dannosi soltanto se determinano un abbassamento di pH al di sotto di 5. Di contro acidi deboli quali l'acido tannico e l'acido carbonico possono essere decisamente tossici senza determinare un così pronunciato abbassamento di pH.

2) Nessuna delle basi più comunemente usate dall'industria (NaOH, KOH, $Ca(OH)_2$) appare essere decisamente tossica se non è presente in concentrazioni tali da innalzare il pH oltre 9. Invece soluzioni di ammoniaca e di sali di ammonio possono essere altamente tossiche pur senza innalzare il pH fino a tali valori.

- 3) I cationi dei sali dei metalli pesanti (argento, mercurio, rame, piombo, cadmio, zinco, nichel e, in misura minore, stagno e ferro) sono tossici anche a concentrazioni assai modeste.
- 4) Il cloro libero e le cloramine sono tossiche per la fauna ittica già a concentrazioni di 0,05 mg/l. Dalla clorazione di effluenti che veicolano tiocianati si forma cloruro di cianogeno (CNCl), estremamente tossico.
- 5) Estremamente dannosi si sono rivelati gli insetticidi organici, sia se usati direttamente sulle acque come larvicidi nelle campagne antimalariche, sia se usati in agricoltura come disinfestanti. Essi sono letali per i pesci a concentrazioni dell'ordine di 0,04 mg/l, oltre ad essere, ovviamente, estremamente tossici per tutte le specie di insetti acquatici.
- 6) I composti fenolici sono tossici per molte specie ittiche a concentrazioni di 5 mg/l. Inoltre essi, già a concentrazioni di 0,02 mg/l, possono impartire alle carni dei pesci un sapore ed un odore caratteristici che li rendono immangiabili.
- 7) I cianuri, veicolati frequentemente dalle acque usate industriali (processi elettrolitici di metallizzazione, concia del cuoio, ecc.) sono anch'essi estremamente tossici.

- B. **Olii:** costituendo un film superficiale su vaste aree impediscono il normale svolgimento degli scambi gassosi tra acqua ed atmosfera.
- C. **Detergenti:** a motivo della loro tensioattività possono interferire gravemente nello svolgimento dei processi di demolizione dei materiali organici. Il loro elevatissimo potere schiumogeno può arrecare serio pregiudizio al normale funzionamento degli impianti di depurazione delle acque usate. Inoltre l'elevato valore in P conferisce loro una notevole azione eutrofizzante nei riguardi dei bacini lacustri (Lago di Costanza).
- D. **Sostanze solide in sospensione:** di natura minerale e organica, esercitano un'azione di abrasione e di ricopertura sugli apparati branchiali degli organismi acquatici, interferendo pertanto con la respirazione. Esse inoltre riducono la penetrazione della radiazione solare, e, sedimentando, vengono a ricoprire l'habitat di organismi, quali le forme larvali di insetti, che rivestono un importantissimo ruolo alimentare per la fauna ittica.

TRATTAMENTO DEGLI EFFLUENTI ORGANICI

Gli effluenti che veicolano sostanze organiche, come anche i composti chimici (ad esempio i fenoli) facilmente ossidabili, possono venire sottoposti a diversi trattamenti tendenti a eliminare, o per lo meno a ridurre, la dannosità.

Questi trattamenti, di natura biologica, possono venire raggruppati in due categorie.

- I. Trattamenti a demolizione anaerobica: il materiale da trattare, rinchiuso in contenitori ("fosse biologiche"), viene attaccato e demolito da germi anaerobi. Nel processo, di tipo putrefattivo, si ha produzione di grandi quantità di gas e il materiale viene trasformato in una massa liquida che, in un secondo tempo, può venire dispersa nel terreno. Il metodo è soddisfacente soltanto se applicato su piccola scala.
- II. Trattamenti a demolizione aerobica: con essi la demolizione dei materiali viene accelerata e si svolge in maniera più vantaggiosa grazie all'abbondante apporto di ossigeno; sono pertanto applicati su vasta scala. Il processo di demolizione può avvenire in ampi bacini con fondo di ghiaia o di materiale pietroso frantumato che ben presto viene ricoperto da una patina di organismi demolitori: batteri, (principalmente *Zoogloea*, *Sphaerotilus* e *Beggiatoa*), protozoi (in particolare *Vorticellidae*); oppure in contenitori aperti ove l'effluente da trattare viene inoculato con una massa flocculare di microrganismi demolitori (melma attivata) ed ossigenato per mezzo di pale giranti o di dispositivi analoghi.

Va sottolineato però come nessun procedimento di depurazione esiti in una completa mineralizzazione dell'effluente; il risultato può essere considerato ottimo allorché, al termine, sia stato rimosso il 90% circa del contenuto organico.

OPERE FONDAMENTALI ALLE QUALI CI SI POTRÀ RIVOLGERE PER UN APPROFONDIMENTO DELLE PROPRIE CONOSCENZE

- Allee, W.C., A.E. Emerson, O. Park, Th. Park and K.P. Schmidt. 1949. *Principles of animal ecology*. W.B. Saunders Co., Philadelphia: 837 pp.
- Brehm, V. 1930. *Einführung in die Limnologie*. Julius Springer Verlag, Berlin: 261 pp.
- Carpenter, K.E. 1928. *Life in inland waters*. Sidgwick and Jackson, London: 267 pp.
- Hutchinson, G.E. 1957. *A treatise on Limnology*. Vol. I: Geography, Physics and Chemistry. John Wiley and Sons, Inc., New York: 1015 pp.
- Lenz, Fr. 1928. *Biologie der Süßwasserseen*. Julius Springer Verlag, Berlin: 221 pp.
- Macan, T.T. 1959. *A guide to freshwater invertebrate animals*. Longmans, Green and Co. Ltd., London: 118 pp.
- Macan, T.T. 1963. *Freshwater Ecology*. Longmans, Green and Co. Ltd., London: 338 pp.
- Macan, T.T. and E.B. Worthington. 1951. *Life in lakes and rivers*. Collins, London: 272 pp.
- Nikolsky, G.V. 1963. *The ecology of fishes*. Academic Press, London and New York: 352 pp.
- Odum, E.P. 1960. *Fundamentals of Ecology*. 2nd Edition. W.B. Saunders, Philadelphia: 546 pp.
- Pennak, R.W. 1953. *Fresh-water Invertebrates of the United States*. The Ronald Press Co., New York: 769 pp.
- Raymont, J.E.G. 1963. *Plankton and productivity in the oceans*. Pergamon Press, London: 660 pp.
- Reid, G.K. 1961. *Ecology of inland waters and estuaries*. Reinhold Publishing Corp., New York: 375 pp.
- Ruttner, Fr. 1953. *Fundamentals of Limnology*. University of Toronto Press: 242 pp.
- Ruttner, Fr. 1962. *Grundriss der Limnologie*. III Auflage. Walter de Gruyter und Co., Berlin: 332 pp.
- Sverdrup, H.U., M.W. Johnson and R.H. Fleming. 1946. *The Oceans. Their Physics, Chemistry and general Biology*. Prentice Hall, New York: 1087 pp.
- Ward, H.B. and C.C. Whipple. 1959. *Fresh-water biology*. 2nd. Edition. edited by W.T. Edmondson. John Wiley and Sons, Inc., New York: 1248 pp.
- Welch, P.S. 1948. *Limnological methods*. The Biakiston Co., Philadelphia: 381 pp.
- Welch, P.S. 1952. *Limnology*. McGraw Hill, New York: 538 pp.
- Wesenberg-Lund. C. 1939. *Biologie der Süßwassertiere*. Julius Springer Verlag, Berlin: 817 pp.