



UNIVERSITÀ
DEGLI STUDI
FIRENZE

FLORE

Repository istituzionale dell'Università degli Studi di Firenze

Parametri Fotosintetici: curve fotosintesi irradianza (PvsE – metodo 14C)

Questa è la Versione finale referata (Post print/Accepted manuscript) della seguente pubblicazione:

Original Citation:

Parametri Fotosintetici: curve fotosintesi irradianza (PvsE – metodo 14C) / Saggiomo V.; Lazzara L.; Mangoni O.; Fani F.; Santarpia I.. - STAMPA. - (2010), pp. 339-344.

Availability:

This version is available at: 2158/375213 since:

Publisher:

SIBM, ISPRA

Terms of use:

Open Access

La pubblicazione è resa disponibile sotto le norme e i termini della licenza di deposito, secondo quanto stabilito dalla Policy per l'accesso aperto dell'Università degli Studi di Firenze (<https://www.sba.unifi.it/upload/policy-oa-2016-1.pdf>)

Publisher copyright claim:

(Article begins on next page)



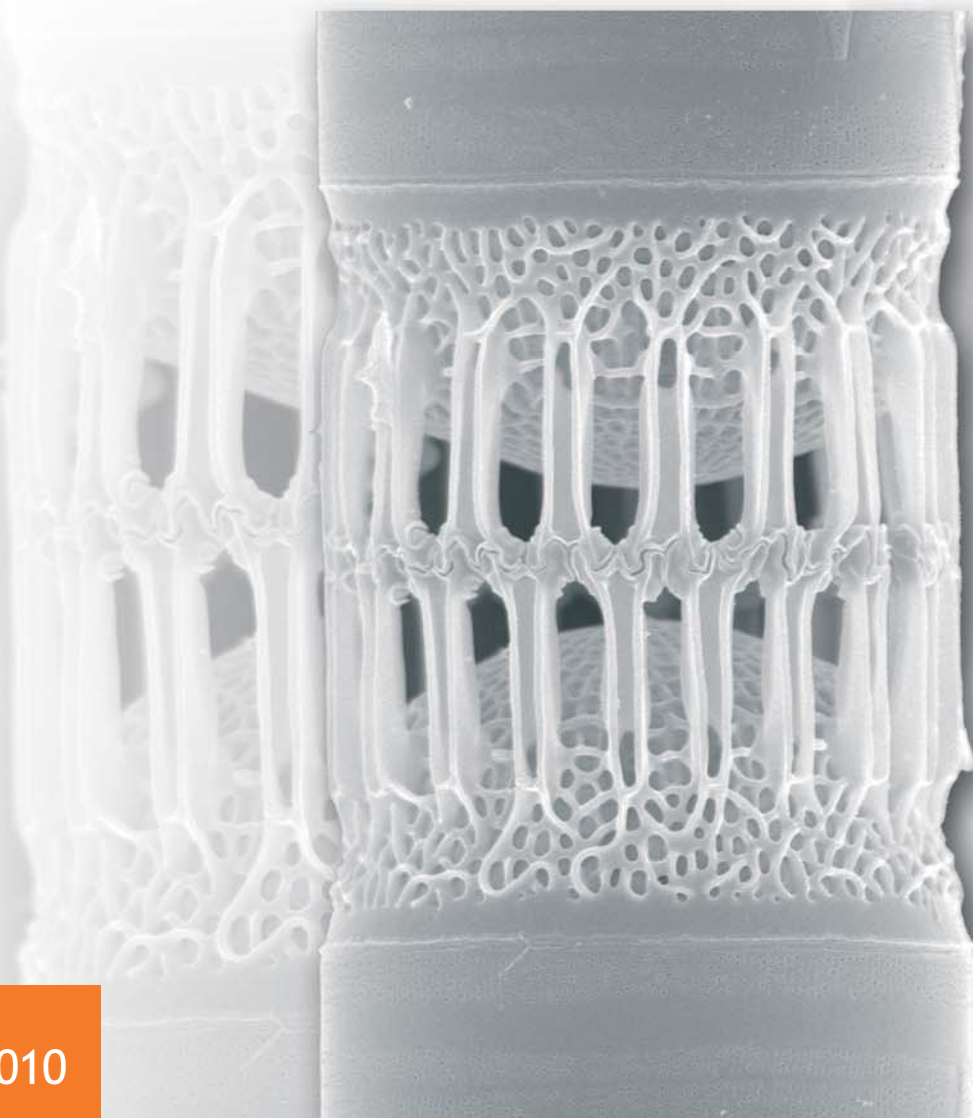
ISPRA

Istituto Superiore per la Protezione
e la Ricerca Ambientale



Società Italiana
di Biologia Marina

Metodologie di studio del Plancton marino



MANUALI E LINEE GUIDA



ISPRA

Istituto Superiore per la Protezione
e la Ricerca Ambientale

Metodologie di studio del plancton marino

edito da

Giorgio Socal¹, Isabella Buttino², Marina Cabrini³, Olga Mangoni⁴,
Antonella Penna⁵, Cecilia Totti⁶

1 Istituto di Scienze Marine CNR, Venezia

2 Stazione Zoologica Anton Dohrn, Napoli - indirizzo corrente: ISPRA, Livorno

3 Istituto Nazionale di Oceanografia e Geofisica Sperimentale, Trieste

4 Dipartimento delle Scienze Biologiche, Sezione di Zoologia, Università degli Studi Federico II, Napoli

5 Dipartimento di Scienze Biomolecolari, Sezione Biologia Ambientale, Università di Urbino

6 Dipartimento di Scienze del Mare. Università Politecnica delle Marche, Ancona

Gli editori e gli autori tutti dedicano questo volume alla memoria dei compianti
Elvezio Ghirardelli e Donato Marino

Manuali e Linee Guida 56/2010

Informazioni legali

L'Istituto Superiore per la Protezione e la Ricerca Ambientale (ISPRA) e le persone che agiscono per conto dell'Istituto non sono responsabili per l'uso che può essere fatto delle informazioni contenute in questo manuale.

ISPRA – Istituto Superiore per la protezione e la ricerca ambientale
Via Vitaliano Brancati, 48 – 00144 Roma
www.isprambiente.it

ISPRA, Manuali e Linee Guida 56/2010

ISBN 978-88-448-0427-5

Riproduzione autorizzata citando la fonte

Elaborazione grafica

ISPRA

Grafica di copertina: Franco Iozzoli

Foto di copertina: Foto al Microscopio elettronico a scansione della diatomea *Skeletonema japonicum* di Maria Saggiomo, eseguita presso la Stazione Zoologica Anton Dohrn di Napoli

Coordinamento tipografico:

Daria Mazzella

ISPRA - Settore Editoria

Amministrazione:

Olimpia Girolamo

ISPRA - Settore Editoria

Distribuzione:

Michelina Porcarelli

ISPRA - Settore Editoria

Impaginazione e Stampa

Tipolitografia CSR - Via di Pietralata, 157 - 00158 Roma

Tel. 064182113 (r.a.) - Fax 064506671

Finito di stampare giugno 2010

COMITATO DI LETTURA

I seguenti colleghi, nell'ambito delle proprie competenze hanno effettuato la lettura critica dei diversi Capitoli di questo manuale. A tutti il ringraziamento più sentito della SIBM, di ISPRA e degli editori per aver contribuito con il loro attento e qualificato lavoro al miglioramento della qualità, scientifica e chiarezza dei testi

Fabrizio Bernardi Aubry	ISMAR CNR Venezia
Alfredo Boldrin	ISMAR CNR Venezia
Giancarlo Campesan	ISMAR CNR Venezia
Raffaella Casotti	SZN Napoli
Federica Cerino	INOGS Trieste
Roberto Danovaro	Università Politecnica delle Marche Ancona
Paola Del Negro	INOGS Trieste
Serena Fonda Umani	Università degli Studi di Trieste
Rosabrina La Ferla	IAMC CNR Messina
Luigi Lazzara	Università degli Studi di Firenze
Priscilla Licandro	SAHFOS Plymouth UK
Antonella Lugliè	Università degli Studi di Sassari
Elena Manini	ISMAR CNR Ancona
Rossella Pistocchi	Università di Bologna
Ermelinda Prato	IAMC CNR Taranto
Alessandra Pugnetti	ISMAR CNR Venezia
Maurizio Ribera d'Alcalà	SZN Napoli
Chiara Santinelli	IBF CNR Pisa
Diana Sarno	SZN Napoli
Alfonso Toscano	SZN Napoli
Annamaria Zoppini	IRSA CNR Roma

Gli editori ringraziano la dr. Emanuela Spada di ISPRA per l'assistenza fornita durante la preparazione del manuale

Premessa

È con vivo piacere che, al termine del mio mandato da Presidente della Società Italiana di Biologia Marina, vedo realizzata la pubblicazione di un volume tanto atteso dalla comunità scientifica italiana. Il vecchio Manuale del Plancton, dovuto all'impegno del caro socio Mario Innamorati, era stato superato non già nell'impostazione metodologica quanto piuttosto nei contenuti tecnici dovuti all'avanzamento delle conoscenze. Era quindi ora che venisse pubblicato un nuovo volume contenente tutto quanto occorre conoscere per poter effettuare ricerche di eccellenze sul plancton. E questa richiesta avanzata non soltanto da me in qualità di Presidente ma da tutto il Consiglio Direttivo della SIBM, ha trovato nell'amico e collega Giorgio Socal la persona adatta, capace di catalizzare le migliori competenze scientifiche nazionali nel comporre un'opera così maestosa ed indispensabile come questa. Il percorso della Società Italiana di Biologia Marina si corona pertanto di un nuovo traguardo raggiunto: dopo il prestigioso volume del Manuale del Benthos, di cui è stata redatta e pubblicata anche l'edizione in inglese, ora con questo volume sul plancton si può dire che la SIBM sia in grado di svolgere un ruolo non facilmente sostituibile a livello nazionale nel campo della Biologia Marina. Il testo appena prodotto sul Plancton rappresenta infatti il punto di riferimento per qualsiasi attività, dal monitoraggio alla ricerca, che vede coinvolta la comunità planctonica. Un grazie sentito va all'APAT, oggi ISPRA, che nelle persone del dott. G. Boeri e dell'Ing. S. Corsini *in primis*, hanno compreso l'importanza fondamentale di questa opera ed hanno pertanto deciso di contribuire in maniera sostanziale alla pubblicazione del volume che esce infatti a due nomi (ISPRA e SIBM).

Nell'augurarmi che ci possa essere a breve l'edizione inglese del presente volume, in grado di dare visibilità internazionale ai due Enti sopra citati che l'hanno prodotto, come Presidente SIBM termino ringraziando tutti gli Autori dei testi che hanno messo a disposizione dell'intera comunità scientifica nazionale le loro indiscusse competenze.

ANGELO TURSI
PRESIDENTE SIBM

Mi è particolarmente gradita l'occasione di presentare questa pubblicazione sulle **“Metodologie di studio del plancton marino”** a cura della SIBM che segue la prima pubblicazione a cui ISPRA ha partecipato: “Manuale sulle metodologie di campionamento e studio del benthos marino mediterraneo”.

Il presente manuale rappresenta un aggiornamento delle metodologie di monitoraggio attraverso nuove tecnologie applicate nella moderna oceanografia biologica, rivolta all'ambiente di mare aperto ed a quello costiero e di transizione e proposte a livello internazionale e offre un valido contributo allo studio del plancton marino.

Uno dei pregi di tale volume è quello di utilizzare testi facilmente interpretabili che favoriscono la riproducibilità delle metodologie di analisi, oltre a rappresentare un utile strumento sia per le istituzioni italiane di ricerca che studiano le problematiche legate all'ecologia del plancton marino, sia per gli enti locali quali regioni, ARPA, province e comuni, che svolgono attività di monitoraggio ad ampia scala spazio-temporale.

ING. EMILIO SANTORI
SUBCOMMISSARIO ISPRA

CAPITOLO 30. PARAMETRI FOTOSINTETICI: CURVE FOTOSINTESI-IRRADIANZA (P vs E - METODO ¹⁴C)

V. Saggiomo, L. Lazzara, O. Mangoni, F. Fani, I. Santarpia

saggiomo@szn.it

30.1 INTRODUZIONE

Al fine di stimare i flussi di carbonio su scala mondiale, diversi autori hanno centrato l'attenzione sui parametri legati all'assorbimento delle radiazioni luminose durante la fotosintesi e, quindi, sull'utilizzo del carbonio da parte del fitoplancton (Platt e Sathyendranath, 1988; Barber e Hilting 2002; Behrenfeld *et al.*, 2002).

Nei sistemi acquatici le stime di produzione primaria a scala globale richiedono modelli che prendano in considerazione la distribuzione profondità-dipendente della biomassa fitoplanctonica e dell'irradianza lungo la colonna d'acqua. Indipendentemente dal tipo di modello utilizzato, tutte le stime si basano sul concetto che la produzione primaria è principalmente funzione dell'irradianza.

Per la costruzione e l'applicazione di questi modelli sono fondamentali i parametri fotosintetici calcolati dalle curve P vs. E.

Come verrà ampiamente discusso nel paragrafo successivo, questi parametri, sono strettamente correlati allo stato fisiologico del fitoplancton e, quindi, forniscono un prezioso strumento per la comprensione delle sue risposte ai principali parametri ambientali (regime luminoso, dinamica dei nutrienti, temperatura, etc.) e dei meccanismi di controllo e di *feedback* della fotosintesi (Lewis *et al.*, 1984; Geider *et al.*, 1996; Sakshaug *et al.*, 1997).

30.2 PRINCIPIO DEL METODO

Sono stati sviluppati numerosi modelli matematici per descrivere il tasso di fotosintesi (P) di un popolamento fitoplanctonico sottoposto a diverse intensità luminose (E) e per calcolare i parametri fotosintetici (Smith, 1936; Jassby e Platt, 1976; Dubinsky *et al.*, 1986). Una curva-tipo fotosintesi-irradianza (curve P vs. E) può essere distinta in tre regioni: una dove la fotosintesi è limitata dalla luce, una dove è saturata ed un'ultima dove è fotoinibita (Fig. 1).

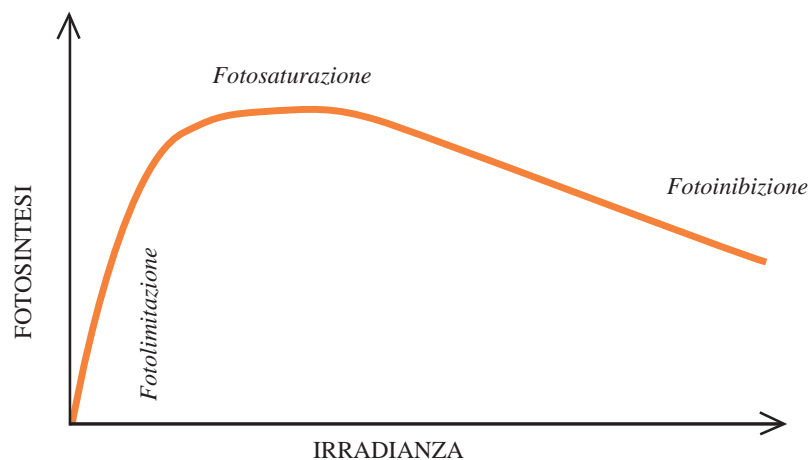


Fig. 1 - Andamento della fotosintesi con l'irradianza (curva P vs. E). La funzione passa attraverso l'origine perché non considera le perdite dovute alla respirazione cellulare.

Attualmente l'algoritmo più utilizzato nel campo dell'oceanografia e della limnologia, per descrivere le curve P vs. E e stimarne i parametri fotosintetici, è quello proposto da Platt *et al.* (1980):

$$P^B = P_s^B [1 - \exp(-a^B E / P_s^B)] \exp(-b E / P_s^B) \quad (1)$$

dove:

- P^B (capacità fotosintetica) è il tasso di produzione specifica espresso in $\text{mgC} (\text{mgChla})^{-1} \text{h}^{-1}$, normalizzato per la biomassa (B) intesa come clorofilla *a* (Chla);
- P_s^B è il massimo tasso fotosintetico teorico in assenza di fotoinibizione;
- a^B (efficienza fotosintetica) è il coefficiente angolare della parte lineare (regione fotolimitata) della curva, espressa in $\text{mgC} (\text{mgChla})^{-1} \text{h}^{-1} / \mu\text{moli fotoni m}^{-2} \text{s}^{-1}$;
- b (indice di foto inibizione) è il coefficiente angolare negativo della retta ad alta irradianza, espresso in $[\text{mgC} (\text{mgChla})^{-1} \text{h}^{-1}] / \mu\text{moli fotoni m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Se si deriva l'equazione (1) rispetto all'irradianza, si ottiene:

$$P^B / E = (a + b) \exp(-aE / P_s^B + bE / P_s^B) - b \exp(-bE / P_s^B) \quad (2)$$

per $E = 0$, $P^B / E = D$, una costante.

Ponendo $P^B / E = 0$, si ottiene E_m , il valore di irradianza al quale la fotosintesi è massima:

$$E_m = P_s^B / \log_e [(a + b) / a] \quad (3)$$

Sostituendo l'equazione (3) nella (1), si ottiene l'equazione:

$$P_m^B = P_s^B \left(\frac{a}{a + b} \right) \left(\frac{a + b}{a} \right) \quad (4)$$

dove per $b = 0$, $P_m^B = P_s^B$, cioè P_m^B e P_s^B coincidono se non c'è inibizione della fotosintesi. Per $b > 0$, $P_s^B > P_m^B$, e, quindi, P_s^B è il tasso massimo di fissazione del carbonio a luce saturante e in assenza di fotoinibizione (Fig. 2).

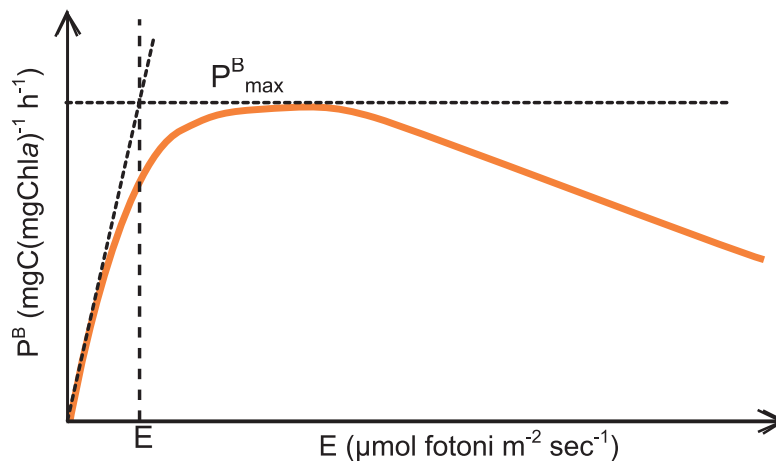


Fig. 2 - Una curva P vs. E tipo e i relativi parametri fotosintetici.

Analizzando nel dettaglio l'andamento delle curve P vs. E, per bassi livelli di luce, i tassi fotosintetici sono linearmente proporzionali all'irradianza, in quanto è il tasso di assorbimento dei fotoni a determinare il tasso fotosintetico (regione limitata dalla luce). L'efficienza fotosintetica (a^B) rappresenta, quindi, la capacità di utilizzazione dell'energia fotonica a bassa irradianza ed è funzione dei processi fotochimici, per cui dipende dalla resa quantica e dall'abilità delle cellule ad intrappolare la luce incidente. Come riportato da Sakshaug *et al.* (1997) a^B è direttamente proporzionale alla sezione di assorbimento funzionale del PSII (σ_{PSII}) e al numero di unità fotosintetiche (n) secondo la relazione:

$$a^B = n \cdot S_{PSII}$$

Diversi studi, inoltre, indicano che l'efficienza dipende dalla dimensione delle cellule, dalla composizione pigmentaria, dalla qualità della luce (Falkowsky e Raven, 2007).

Nella seconda parte della curva il tasso fotosintetico aumenta in maniera non lineare fino a raggiungere un livello di saturazione, indicato dal valore della capacità fotosintetica P_m^B (Fig. 2).

P_m^B è correlato al numero di unità fotosintetiche (n) presenti nella cellula ed al tasso massimo di trasporto degli elettroni dall'acqua alla CO_2 ($1/\tau$) dalla seguente relazione:

$$P_m^B = n(1/\tau)$$

Diversamente da a^B , P_m^B non è spettralmente dipendente e quindi non può essere derivato direttamente da misure di assorbimento di luce, ma solo da relazioni empiriche. Le evidenze sperimentali suggeriscono che sia legato a processi enzimatici della fotosintesi e a fattori ambientali (es. temperatura, macro- e micro-nutrienti).

L'intersezione di a^B e P_m^B individua, analiticamente, E_k (μmol fotoni $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), l'indice di fotoadattamento, definito come limite tra foto limitazione e foto saturazione.

Per $E < E_k$, il tasso di assorbimento dei fotoni è minore di $1/\tau$, e quindi il tasso fotosintetico è inferiore alle capacità del sistema; per $E > E_k$, il tasso di assorbimento dei fotoni eccede $1/\tau$ con conseguenti possibili danni all'apparato fotosintetico.

Nella terza parte della curva i livelli di irradianza sono talmente elevati, da determinare una riduzione del tasso fotosintetico (fotoinibizione). L'elevata intensità luminosa determina la formazione di O_2 estremamente reattivo e, quindi, l'ossidazione delle clorofille dei centri di reazione con conseguente riduzione dell'efficienza fotochimica del fotosistema. Il fenomeno dipende dall'intensità della luce, ma anche dalla durata dell'esposizione. Si veda Adir *et al.*, (2003) per una *review* completa sulla fotoinibizione.

La maggior parte degli organismi fotoautotrofi ha evoluto dei meccanismi di protezione per rimanere, il più vicino possibile al valore d'irradianza saturante (E_k) (Garcia-Mendoza *et al.*, 2002; Behrenfeld *et al.* 2004; Falkowsky e Raven, 2007).

30.3 STRUMENTAZIONE

Per le misure di produzione primaria a diverse intensità luminose (curve P vs. E) viene utilizzato un apparato chiamato "fotosintetron" radiale, costituito da un numero variabile di camere d'incubazione (da 1 a 10) che poggiano su un piano in alluminio (o in PVC) e da una fonte luminosa posta in posizione centrale (Fig. 3), così come descritto da Babin *et al.* (1994).

Le camere d'incubazione (comunemente in PVC) sono di colore scuro per impedire il passaggio della radiazione luminosa e la parte esposta alla lampada è chiusa con un diffusore di plexiglas opaco. Ciascuna camera deve contenere circa 10-12 *flasks*, disposte l'una dietro l'altra. Sono consigliate *flasks* sterili da 50ml in polistirene trasparente comunemente usate per le colture di fitoplancton (Falcon, Corning, Nunc, Costar sono le principali ditte fornitrici). Questo tipo di *flasks* sono geometricamente identiche e hanno un indice di rifrazione molto vicino a quello dell'acqua, per cui non sono soggette a fenomeni di rifrazione significativi. Tutto ciò garantisce un gradiente di luce estremamente regolare che è funzione della distanza dalla faccia frontale (curva di estinzione della luce). Il gradiente d'irradianza che si crea è in genere tale che il rapporto tra la parte frontale e quella posteriore della camera è circa 33:1.

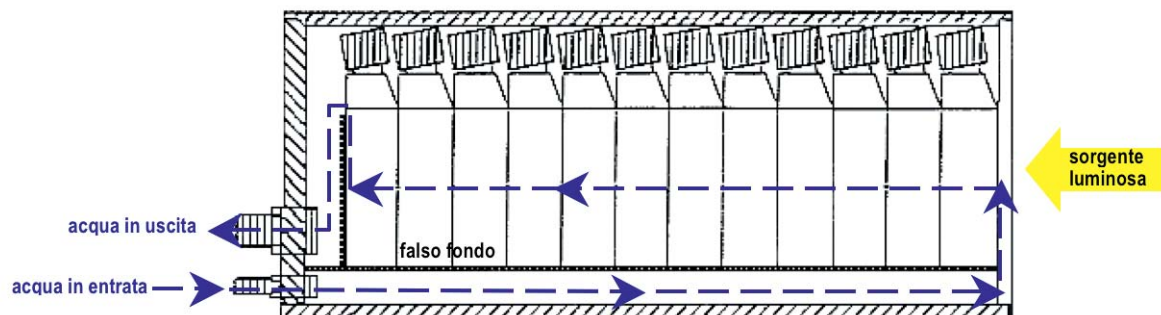


Fig. 3 - Schema di una camera di incubazione del fotosintetron radiale (da Babin et al., 1994 modificato).

La fonte luminosa è costituita da una lampada capace di emettere luce fino a $2000 \text{ mol fotoni m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (le HQI-T 250W/D Osram sono molto utilizzate) così da sottoporre il popolamento anche a livelli di luce inibenti. Se l'intensità iniziale della lampada è troppo elevata è consigliato schermare le camere con dei filtri neutri (LEE Filters Ltd).

La curva di estinzione della luce può essere misurata utilizzando un sensore PAR 4p della Biospherical Instruments (mod. QSL-101). Il collettore è costituito da una sfera di teflon del diametro di 1,3 cm e consente, quindi, di effettuare le misure direttamente all'interno delle bottiglie d'incubazione riempite con il campione d'acqua. La misura del valore d'irradianza all'interno di ciascuna *flask* deve essere eseguita nella maniera più accurata possibile, avendo cura che il sensore sia orientato sempre nello stesso modo (stessa altezza e stessa distanza dalle pareti della *flask*).

Durante il periodo di incubazione la temperatura è mantenuta costante dalla circolazione continua di acqua di mare, termostata allo stesso valore di temperatura al quale i campioni sono stati raccolti. La circolazione dell'acqua di mare è assicurata dalla presenza, in ciascuna camera, di un doppio fondo e di un foro d'ingresso e di uscita collegati con un termostato. Nella parte finale della camera d'incubazione è posto un set di PVC di troppopieno collegato direttamente con il doppio fondo. Tale sistema assicura che il livello dell'acqua sia costante durante l'incubazione (Fig. 3).

30.4 SCHEMA DELLE OPERAZIONI

Il campione d'acqua di mare, raccolto ad una determinata profondità, è conservato sin dal momento del prelievo in bottiglie scure in PVC (1 lt). Per assicurare la maggiore omogeneità possibile, la bottiglia è agitata dolcemente e, successivamente, il campione è suddiviso, tramite un dispenser da 50 ml, in 10-12 *flasks*.

In ciascun subcampione è inoculato, tramite un pipettatore automatico, 1 ml di soluzione acquosa di $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, con un'attività di 10-20 μCi . La durata dell'incubazione deve essere compresa tra 30-60 min in maniera da ridurre l'effetto dei fenomeni di fotoacclimatazione.

Quando si lavora su campioni naturali è opportuno effettuare un profilo dell'irradianza sottomarina (Innamorati, 1990) per interpretare i risultati in relazione alla qualità e quantità dell'irradianza effettivamente sperimentata dal popolamento fitoplanctonico.

Al termine dell'incubazione i campioni vengono rapidamente filtrati su filtri Whatman GFF (\varnothing 25mm), posti in fiale da scintillazione e trattati con le stesse procedure descritte per le misure di produzione primaria (vedi Capitolo 29).

Come indicato nei paragrafi precedenti, per costruire le curve P vs. E, è necessario che il tasso fotosintetico (carbonio organico) sia normalizzato per la biomassa fitoplanctonica, espressa come Clorofilla *a* (Chl*a*). Per la determinazione della concentrazione di Chl*a* per via spettrofluorimetrica (Lazzara *et*

al., questo volume, capitolo 33) è necessario che un'aliquota di acqua di mare (150-300 ml) sia prelevata dalla bottiglia in PVC prima che il campione sia suddiviso nelle *flasks*. Per una corretta determinazione del rapporto produzione/biomassa (P^B) si consiglia di eseguire almeno tre repliche nella stima della concentrazione di Chla.

30.5 UTILIZZO DEI PARAMETRI FOTOSINTETICI PER LE STIME GLOBALI DI PRODUZIONE PRIMARIA

I modelli più utilizzati per le stime di produzione primaria a scala globale sono i cosiddetti *WRMs* (*Wavelength-Resolved Models*), che risolvono, spettralmente, il campo di luce sommersa e, applicando una relazione empirica tra luce assorbita e fotosintesi, calcolano la produzione primaria netta integrata (*NPP* – *Net Primary Production*) nel tempo (giornaliera) e lungo la colonna d'acqua (Morel, 1991; Platt e Sathyendranath, 1988; Antoine *et al.*, 1996).

Per la costruzione e l'applicazione di questi modelli sono fondamentali i parametri fotosintetici calcolati dalle curve P vs. E . In pratica, il tasso di fotosintesi è calcolato in funzione della luce secondo la seguente relazione:

$$P_{z,t}^B = P_m^B (1 - e^{-E_{z,t}/E_k}) f(E_{z,t})$$

dove:

$P_{z,t}^B$ è il tasso di fotosintesi alla profondità z e al tempo t , normalizzato per la biomassa (B);

P_m^B è il tasso di fotosintesi massimo a luce saturante;

$E_{z,t}$ è l'irradianza al tempo t e alla profondità z ;

E_k è l'indice di fotoadattamento.

La funzione $f(E_{z,t})$ è un termine di correzione opzionale per descrivere la diminuzione del tasso di fotosintesi ad alti valori d'irradianza (fotoinibizione). Quando la fotoinibizione è considerata trascurabile questo termine ha valore unitario, altrimenti è parametrizzato come una funzione lineare di $E_{z,t}$, che però si applica solo per valori di irradianza maggiori di quella di saturazione della fotosintesi (Behrenfeld *et al.*, 2002).

Se si calcola $P_{z,t}^B$ per il fotoperiodo, è possibile definire P_{opt}^B come il tasso di fotosintesi massimo calcolato lungo la colonna d'acqua. Esso risulta sempre minore del tasso massimo di fotosintesi P_m^B e quanto più grande è il tasso di fotoinibizione maggiore sarà la differenza tra P_{opt}^B e P_m^B (Behrenfeld e Falkowski, 1997a,b). Dal momento che E_k è dato da P_m^B / B è evidente che variazioni nella regione fotolimitata delle curve P vs. E , alterano il profilo di $P_{z,t}^B$. In pratica, però, la variabilità nei profili di $P_{z,t}^B$ in natura è spiegata, essenzialmente, dai cambiamenti del P_m^B dato il maggior intervallo di variabilità di quest'ultimo rispetto ad B (Behrenfeld *et al.*, 2002).

30.6 VANTAGGI E SVANTAGGI

Per una descrizione dei vantaggi e svantaggi legati all'utilizzo del ^{14}C si rimanda al Capitolo sulla produzione primaria (vedi Capitolo 29).

In aggiunta, tra gli svantaggi, bisogna tener presente che esiste la possibilità reale che, durante l'incubazione, abbiano luogo meccanismi di fotoprotezione, legati a cambiamenti nel *pool* delle xantofille (Demming and Bjorkman, 1987), con conseguente modifica dei parametri fotosintetici, rispetto alla condizione *in situ*. Ad esempio, nel subcampione soggetto ad alti livelli d'irradianza l'aumento dello stato di deossidazione del *pool* delle xantofille può determinare una riduzione dell'efficienza fotosintetica B , con conseguente variazione anche dell'indice di fotoadattamento (E_k).

Questo problema può essere ovviato eseguendo misure estremamente rapide, quali quelle basate sulla fluorescenza in vivo. Ecco perché vi è un interesse, sempre crescente, per le tecniche di fluorescenza modulata, descritte nel capitolo successivo (Lazzara *et al.*, questo volume, capitolo 31).

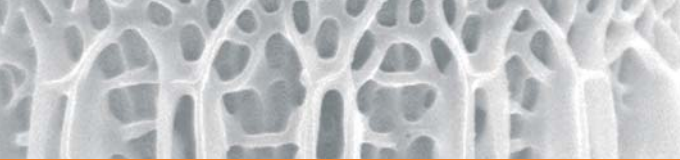
Diversi studi (Kaftan *et al.*, 1999; Prezelin, 1992; Behrenfeld *et al.* 2004) hanno, inoltre, evidenziato

la presenza di variazioni giornaliere dei parametri fotosintetici, in relazione alla presenza di cicli circadiani geneticamente codificati e correlati alla durata del fotoperiodo.

Queste variazioni riguardano soprattutto i due parametri P^B e P_m^B ed è evidente che tale variabilità debba essere presa in considerazione nel calcolo della *NPP* giornaliera o nel confronto tra risultati diversi.

30.7 Bibliografia

- ADIR N., ZER H., SHOCHAT S., OHAD I. (2003) - Photoinhibition – a historical perspective. *Phot. Res.*, **76**: 343-370.
- ANTOINE D., ANDRÉ J.M., MOREL A. (1996) - Oceanic primary production 2. Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll. *Global Biogeochem. Cy.*, **10**: 57-69.
- BABIN M., MOREL A., GAGNON R. (1994) - An incubator designed for extensive and sensitive measurements of phytoplankton photosynthetic parameters. *Limnol. Oceanogr.*, **39**: 694-702.
- BARBER R.T., HILTING A.K. (2002) - History of the study of plankton productivity. In: Williams P.J. le B., Thomas D.N., Reynolds C.S. (eds), *Phytoplankton Productivity – Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems*. Blackwell Science: 16-43.
- BEHRENFELD M.J., FALKOWSKI P.G. (1997a) - Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration, *Limnol. Oceanogr.*, **42**: 1-20.
- BEHRENFELD M.J., FALKOWSKI P.G. (1997b) - A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. *Limnol. Oceanogr.*, **42**: 1479-1491.
- BEHRENFELD M.J., ESAIAS W.E., TURPIE K.R. (2002) - Assessment of primary production at the global scale. In: Williams P.J. le B., Thomas D.N., Reynolds C.S. (eds), *Phytoplankton Productivity – Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems*. Blackwell Science: 156-186.
- BEHRENFELD M.J., PRASIL O., BABIN M., BRUYANT F. (2004) - In search of a physiological basis for covariations in light-limited and light-saturated photosynthesis. *J. Phycol.*, **40**: 4-25.
- DEMMING B., BJORKMAN O. (1987) - Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77 K) and photon yield of O_2 evolution in leaves of higher plants. *Planta*, **171**: 171-184.
- DUBINSKY Z., FALKOWSKI P.G., WYMAN K. (1986) - Light harvesting and utilization by phytoplankton. *Plant Cell Physiol.* **27**: 1335-1349.
- FALKOWSKI P.G., RAVEN J. (2007) - *Aquatic photosynthesis*. Princeton University Press: 486 pp.
- GARCIA-MENDOZA E., MATTHIJS H.C.P., SCHUBERT H., MUR L.R. (2002) - Non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in *Chlorella fusca* acclimated to constant and dynamic light conditions. *Phot. Res.*, **74**: 303-315.
- GEIDER R.J., MACINTYRE H.L., KANA T.M. (1996) - A dynamic model of photoadaptation in phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **41**: 1-15.
- INNAMORATI M. (1990) - Misurazione dell'irradianza. In: Innamorati M., Ferrari I., Marino D., Ribeira d'Alcalà M. (eds.), *Metodi nell'ecologia nel plancton marino*. Nova Thalassia, LINT, Trieste: 11-67.
- JASSBY A.D., PLATT T. (1976) - Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **21**: 540-547.
- KAFTAN D., MESZAROS T., WHITMARSH J., NEBDAL L. (1999) - Characterization of Photosystem II activity and heterogeneity during the cell cycle of the green alga *Scenedesmus quadricauda*. *Plant Physiol.*, **120**: 433-441.
- LEWIS M.R., HORNE E.P.W., CULLEN J.J., OAKLEY N.S., PLATT T. (1984) - Turbulent motions may control phytoplankton photosynthesis in the upper ocean. *Nature*, **311**: 49-50.
- MOREL A. (1991) - Light and marine photosynthesis: a spectral model with geochemical and climatological implications. *Prog. Oceanogr.*, **34**: 1545-1562.
- PLATT T., SATHYENDRANATH S. (1988) - Oceanic primary production: estimation by remote sensing at local and regional scales. *Science*, **241**: 1613-1620.
- PLATT T., GALLEGOS C.L., HARRISON W.G. (1980) - Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.*, **38**: 687-701.
- PREZELIN B.B. (1992) - Diel periodicity in phytoplankton productivity. *Hydrobiologia*, **238**: 1-35.
- SAKSHAUG E., BRICAUD A., DANDONNEAU Y., FALKOWSKI P.G., KIEFER D.A., LEGENDRE L., MOREL A., PARSLOW J., TAKAHASHI M. (1997) - Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results. *J. Plankton Res.*, **19**: 1637-1670.
- SMITH E.L. (1936) - Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **22**: 504-511.



ISBN 978-88-448-0427-5



9 788844 804275