

PRODUTTIVITA' O PRODUZIONE PRIMARIA?

La terminologia scientifica presenta talvolta vocaboli di uso comune che possono suscitare perplessità e incertezza perchè di significato ambiguo o quanto meno polivalente. D'altra parte l'interpretazione soggettiva, nel caso non sia codificata, può portare a conclusioni arbitrarie ed erranee.

Nell'ambito degli studi inerenti la prima maglia della rete alimentare è facile ritrovare indifferentemente i termini produttività e produzione, che nella rigorosa definizione etimologica stanno ad indicare rispettivamente la possibilità e la azione di produrre.

Anche in altre lingue (inglese: *productivity* e *production*; tedesco: *die Produktivität* e *die Produktion*; francese: *productivité* e *production*; spagnolo: *productividad* e *producción*) si trovano due termini diversi, che pertanto non devono essere confusi, anche se non sempre vengono universalmente e concordemente accettati.

I produttori marini sono essenzialmente gli organismi del fitoplancton; i popolamenti costieri delle alghe bentoniche e delle fanerogame marine giocano indubbiamente un ruolo meno rilevante (DAJOZ, 1970). Un fatto è comunque certo e inconfutabile: tutte le cellule attivamente autotrofe devono essere inglobate nel computo complessivo dei processi produttivistici, siano esse oloplanctonti o ticopelagiche, sia che costituiscano organismi unicellulari oppure pluricellulari, ad organizzazione semplice o evoluta. Quel che conta è il risultato, vale a dire la quantità di materia organica prodotta per unità di volume oppure per unità di superficie. Il bilancio energetico di una data area marina durante un certo pe-

riodo di tempo è infatti condizionato dalla capacità degli organismi fotosintetizzanti di trasformare le riserve inorganiche in composti organici (glucidi, proteine, lipidi, ecc.).

Gli studi sulla produzione primaria riguardano la valutazione della capacità di un ecosistema di elaborare, a spese di energia esterna, sia radiante che chimica, composti organici che possono essere ulteriormente trasformati e trasferiti a sistemi a più alto livello (VOLLENWEIDER, 1974). Occorre a questo punto precisare come alcuni metodi di studio forniscano solo misure di biomassa o *standing stock* ($M V^{-1}$), avendo un carattere eminentemente istantaneo, altri invece misure di produzione vera e propria ($M V^{-1} T^{-1}$), facendo riferimento a determinazioni temporali.

In ogni caso non si può tuttavia dimenticare come l'aspetto qualitativo dei popolamenti vegetali possa essere importante per conoscere il contributo ponderale da parte dei vari gruppi o entità tassonomiche nei processi di riciclaggio degli elementi minerali originatisi principalmente dalla decomposizione batterica e secondariamente da fenomeni chimici. In ultima analisi l'esigenza quantitativa è affiancata dalla necessità di conoscere ad opera di quali vegetali avvengano le trasformazioni in oggetto e quale destino sia riservato a tale materia organica.

Una delle accezioni del termine produttività si riferisce proprio al suddetto aspetto qualitativo, riservando a produzione un significato quantitativo, il che porta a concludere che, essendo inconcepibile un'astrazione dal concetto di quantità in una stima del genere (MALDURA, 1971), il primo termine risulterebbe scarsamente significativo.

D'altra parte solo il metodo del conteggio fornisce dei risultati qualitativi oltre che quantitativi e pertanto consentirebbe, alla luce di quanto detto, una certa indifferenza nella terminologia da adottare. In tutti gli altri sistemi di studio la stima è prettamente quantitativa.

Pur valido quindi nell'interpretazione tipologica, il metodo del conteggio presenta però grossi inconvenienti, alcuni dei quali comuni alle altre metodiche per la stima della biomassa, altri insiti nel campionamento e nelle limitazioni ottiche dell'indagine microscopica.

Infatti «se le maglie dei retini sono troppo strette, ben

presto si occludono e l'acqua, non più filtrata, rigurgita dalla bocca con tutto il carico biologico; se le maglie sono troppo larghe lasciano passare il fitoplancton, per cui in entrambi i casi non si può calcolare la biomassa vegetale. Con le bottiglie preleva-campioni non si hanno questi inconvenienti bensì altri: per la loro limitata capacità sarà estremamente improbabile che le specie meno rappresentative vi capitino e quindi il campione prelevato sarà, statisticamente parlando, scarsamente rappresentativo» (SOLAZZI, 1974).

Nello studio dei preparati poi, siano essi filtrati su membrana o sedimentati, si accumulano errori difficilmente individuabili: i flagellati nudi si rovinano con facilità, gli organismi più piccoli tendono a sfuggire anche ad un occhio attento ed esperto, le forme coloniali non sono agevolmente numerabili come pure i frammenti degli esemplari non interi, l'abbondanza del seston può infine ostacolare la visione e la distinzione della frazione organica vivente.

D'altro canto non si può ritenere che questo metodo dia dei valori di produzione in quanto, anche se si conosce il numero delle cellule vegetali presenti in un dato volume e limitatamente ad un certo momento (*standing stock* = *standing crop*), non è possibile da ciò calcolare l'effettiva quantità di materia organica derivante dalla loro attività, specialmente se non si conoscono altri parametri quali l'efficienza fotosintetica, il numero e la struttura dei cloroplasti, la superficie e il volume cellulare, il volume plasmatico, ecc., relativi ai vari organismi.

Un altro metodo consiste nell'impiego delle colture in laboratorio: essendo la velocità di crescita del fitoplancton assai grande come anche la sua scomparsa dovuta alla morte delle cellule o al loro consumo da parte degli erbivori, con un controllo prolungato si può seguire lo sviluppo delle microalghe in mezzi artificiali e in condizioni programmate, partendo da campioni raccolti nella zona e alle profondità prefissate; ma anche in questo caso non si può non obiettare la scarsa attendibilità dei risultati, vincolati come sono agli artifici dell'operatore e non già alla fenomenologia naturale, portando alla esclusione di quei rapporti di interrelazioni biologiche che tanta importanza possono avere nella dinamica delle popolazioni.

In colture pure, per rapide misure di biomassa fra due tempi successivi, ci si può avvalere del *Particle Counter* (CUSHING e NICHOLSON, 1966; PARSON *et al.*, 1969); tale apparecchiatura rappresenta un dispositivo di analisi che fornisce informazioni che necessitano di essere interpretate, in quanto, anche in condizioni favorevoli, si ha una serie di inconvenienti che possono falsare in modo considerevole i risultati (MARGALEF, 1974).

Assai criticabili i metodi che si basano su valutazioni ponderali o volumetriche degli organismi in sospensione, sia nella tecnica (difficoltà delle pesate o volume d'acqua richiesto troppo grande), sia nella inscindibilità della fase vegetale da quella animale. Quest'ultima deficienza vieta di poter distinguere nei risultati la frazione degli organismi che sono effettivamente produttori da quella costituita dai consumatori o dal materiale fotosinteticamente inattivo.

Ma se la trasformazione delle riserve minerali avviene tramite le clorofille energeticamente stimulate dalle onde luminose, per mezzo del dosaggio di tali pigmenti (HARVEY, 1934) è possibile determinare la presumibile concentrazione (e non la produzione, si badi bene) della componente vegetale nelle acque, pur tenendo presente le notevoli differenze nel contenuto pigmentario tra le varie specie fitoplanctoniche. I risultati peraltro acquistano una maggiore significatività nel caso si operi una correlazione con dati d'intensità luminosa, da cui le clorofille sono in genere fortemente influenzate (RYTHER e YENTSCH, 1957).

La tecnica risulta semplice ma le alterazioni fotochimiche dei pigmenti e la loro possibile degradazione enzimatica portano ad erronee interpretazioni, a prescindere dalle interferenze cumulative dei pigmenti derivanti da cellule non più attive, cioè non più produttrici: il più delle volte infatti manca qualsiasi corrispondenza tra numero di cellule e quantità di pigmenti (TOLOMIO, 1977). Se è vero che la concentrazione in clorofille offre indicazioni utili circa la biomassa vegetale presente per unità di volume o di superficie in un dato momento, è altrettanto vero che non può essere accettata come misura diretta di produzione dal momento che manca la dimensione temporale. Nonostante le critiche però, questo metodo, unito a quello del conteggio, può dare con integra-

zioni reciproche risultati di alto interesse (DE ANGELIS, 1957), fornendo il primo degli indici di capacità produttiva teorica e il secondo il numero e il tipo di cellule vegetali, pur senza considerare le loro dimensioni. Più che il contenuto totale in pigmenti, che sono qualitativamente ben più numerosi di quanto di solito si supponga (MARGALEF, 1972), è consigliabile prendere in esame quello in clorofilla *a*, la cui concentrazione sembra essere più facilmente e correttamente paragonabile alla quantità di materia organica producibile (YENTSCH, 1965).

La materia organica vivente in una certa massa d'acqua può essere conosciuta anche attraverso misure di adenosina trifosfato (ATP), misure che consentono di ottenere delle rappresentazioni relative di biomassa (HOLM-HANSEN e BOOTH, 1966). In effetti il diverso contenuto nelle varie specie d'alghe come pure le variazioni di questo nucleotide in rapporto allo stato fisiologico di ogni cellula non permettono di stabilire una stretta correlazione tra i valori di ATP e il numero di cellule (DAUMAS e FIALA, 1969).

Solo con metodi basati sulla verifica di una effettiva vitalità fisiologica è pertanto possibile operare una separazione significativa tra organismi veramente fotosintetizzanti e organismi destinati ad assumere progressivamente un ruolo passivo fino ad arrivare, caso estremo, alla morte. Se poi nelle misure si introduce il fattore tempo, che in alcune tecniche rappresenta un fatto implicito, si passa facilmente ad un calcolo di produzione, conformemente a quanto sopra enunciato.

Due metodologie assai dibattute che non si differenziano sostanzialmente, almeno nella tecnica operativa e talora anche nei risultati, specialmente se applicate in acque neritiche, prossime cioè alla terraferma (RYTHER, 1954), si basano appunto l'una sul calcolo della liberazione e consumo di ossigeno da parte dei microrganismi presenti in un certo volume d'acqua (GRAN, 1927), l'altra sulla stima della quantità di carbonio assimilata nei processi di organizzazione cellulare da parte del fitoplancton (STEEMANN NIELSEN, 1952).

Anche tali metodiche non sono scevre da evidenti limiti applicativi, in quanto, oltre a non dare alcuna informazione qualitativa, i risultati dipendono da una molteplicità di fat-

tori che non sempre è facile controllare e calcolare. Basti pensare all'incertezza relativa al periodo del giorno più adatto al campionamento e all'incubazione e alle difficoltà nella conversione dei valori orari in valori giornalieri o annuali. Non trascurabili poi alcuni fattori ambientali quali, ad esempio, la temperatura la cui influenza risulta essere differente a seconda che si consideri l'attività respiratoria o fotosintetica.

In particolare, nel caso del metodo dell'ossigeno, bisogna supporre che l'evoluzione delle popolazioni nei recipienti impiegati nell'esperienza (bottiglie chiare e bottiglie scure) sia la medesima durante il periodo d'incubazione; ma ciò può rappresentare solamente un evento fortuito. Nè d'altra parte si può ammettere per scontato che la respirazione, cioè il consumo dell'ossigeno, sia indifferente alle condizioni di luce o di buio. Inoltre, per la scarsa sensibilità insita nelle misure stesse, l'esperienza si deve protrarre per un tempo relativamente lungo (e ciò anche in presenza di un contenuto biologico piuttosto consistente), durante il quale si può avere un consumo dei sali nutritivi necessari alla crescita del fitoplancton (DE ANGELIS, 1957). Tale consumo può arrivare ad essere limitante nei confronti dell'attività fotosintetica e portare quindi ad anomalie e discrepanze nelle misure (RYTHER, 1954). Non si sa quindi quale influenza possa avere sulla fitosintesi delle cellule fitoplanctoniche la permanenza stabile e prolungata in bottiglie sigillate e quali fenomeni fisici di assorbimento e riflessione ottica possano essere provocati dal vetro dei recipienti; nè d'altronde si deve trascurare il carico batterico, talora imprevedibile, che in un contenitore chiuso gioca un ruolo importante nell'apportare alterazioni al naturale svolgimento dei processi biologici, e lo zooplancton che in qualità di predatore riduce il potenziale numerico delle cellule autotrofe.

Queste osservazioni valgono naturalmente in buona parte anche nel caso del metodo del ^{14}C , oggi assai in uso, la cui applicazione è vincolata ad una notevole organizzazione tecnica. Il fatto di poter lasciare *in situ* per un certo tempo del materiale sospeso a più livelli, non è impresa di poco conto, in particolare se in mare aperto e in condizioni non favorevoli. L'impiego poi, nel caso di crociere oceanografiche, di in-

cubatori a luce controllata, in cui mantenere i campioni in condizioni simulate (STEEMANN NIELSEN e JENSEN, 1957), è subordinato alla disponibilità, non sempre possibile, di tali artificiali attrezzature. Una simile tecnica, se pur accettabile soprattutto nei dati comparativi, tende a trasformare un'esperienza *in situ* in un'esperienza «*in vitro*» (*in situ* simulato), il che porta inconfutabilmente a sminuire il reale valore dei risultati. Questi possono essere poi parzialmente falsati dalla riutilizzazione da parte degli organismi autotrofi della CO₂ derivante dai processi respiratori. Un'altra imperfezione tecnica è costituita dalle differenze che si riscontrano tra i valori ottenuti mediante scintillatore per liquidi e quelli ottenuti con contatore Geiger-Mueller; in genere questi ultimi appaiono più bassi (WARD e NAKANISHI, 1971), per fenomeni di autossorbimento delle radiazioni β e per perdite di sostanza organica marcata nell'essiccamento dei filtri.

Si deve comunque rilevare come il metodo messo a punto da STEEMANN NIELSEN consenta di ottenere, almeno per brevi esposizioni, dei valori di produzione netta dal momento che la CO₂ viene utilizzata unicamente nella fotosintesi, mentre il metodo di GRAN dia una produzione apparente, derivante dalla fotosintesi e dalla respirazione (GIRAUD, 1975). In verità, se si ritiene che la produzione primaria sia la quantità di carbonio, espressa in peso, prodotta o fissata nell'unità di tempo e per unità di superficie o di volume, è evidente che il metodo di STEEMANN NIELSEN risulta essere il più consono a tale definizione.

Quale indice indiretto si può utilizzare anche la variazione, dalle normali concentrazioni, dei principali elementi che intervengono nella sintesi dei composti organici, in quanto esistono delle precise relazioni tra materia organicata e nutrienti (KETCHUM *et al.*, 1958). Validi esempi d'impiego di una siffatta metodica sono forniti dai lavori di STEELE (1956 e 1957) e dai risultati ottenuti da COSTE *et al.* (1972); ma anche in questo caso non mancano le critiche, in primo luogo la rilevante estensione dell'area di studio e, nel caso di zone costiere, la presenza di fattori locali, che possono modificare la stabilità chimica del mezzo, e la interferenza da parte dei vegetali bentonici, che influenzano con la loro attività metabolica il tenore in nutrienti (PÉRÈS, 1961).

Anche le variazioni di concentrazione idrogenionica sono state invocate per la stima del metabolismo di una determinata comunità fitoplanctonica (BEYERS *et. al.*, 1963), in considerazione del fatto che i processi respiratori tendono ad abbassare il pH, mentre quelli fotosintetici lo incrementano. L'impiego pratico di questo metodo in calcoli di produzione sembra però essere estremamente difficoltoso e fors'anche impreciso.

Pertanto, tenuto conto delle caratteristiche e dei limiti che le varie metodiche presentano e della validità di ognuna nei confronti delle altre sotto determinati aspetti, è auspicabile e consigliabile il ricorso a più sistemi di indagine; solo dall'interpretazione complementare dei risultati corrispettivi si può avere un quadro meno erroneo e perciò più realistico della zona di ricerca (TOLOMIO, 1976).

Sulla base di quanto esposto appare palese il carattere tutt'altro che teorico assunto da qualsiasi tipo d'indagine sui processi di trasformazione e sintesi della materia organica da parte degli organismi autotrofi.

Nella precedente rassegna metodologica, accettando per scontato tale principio, si è usato senza remora il termine produzione. Ma tale apparente arbitrio è giustificato anche dai concetti che emergono dalla contrapposizione dei due vocaboli in discussione.

I tentativi di una definizione, comparativa o meno, si sono succeduti negli ultimi quarant'anni con una certa frequenza, dimostrando spesso come l'interpretazione dei singoli portasse a dei concetti d'ordine soggettivo, condivisi o no dalla maggioranza, e come alcuni Autori abbiano equiparato i due termini (ROSE, 1957) o ne abbiano dato significati diversi.

C'è chi ritiene che la *produttività* esprima la quantità di materia sintetizzata in un dato tempo e relativamente ad una certa superficie unitaria (BRAARUD, 1935) oppure la differenza tra la biomassa nei momenti di massimo sviluppo e la stessa biomassa all'inizio del ciclo vitale (BORUTZKY, 1939); altri pensano sia l'espressione energetica di un certo livello trofico (LINDMAN, 1942), altri ancora la contrapposizione tra la tendenza degli organismi ad accrescersi indefinitamente e

quella dei fattori ambientali ad opporsi a tale crescita (TONOLLI, 1952) oppure il rapporto tra la produzione e un elemento dell'ecosistema produttore (JACQUES, 1970). Per taluni la distinzione tra i due termini può assumere un valore spaziale, assegnando alla produttività un carattere più ampio e generale con riferimento ad un'area di vasta estensione, e alla produzione un significato più restrittivo, relativo ad un ambiente limitato e quindi maggiormente definibile a livello trofico. C'è poi chi distingue la produttività primaria, gradino iniziale della scala alimentare a carico degli esseri autotrofi clorofilliani, dalla produzione, secondaria, data invece dai rappresentanti degli altri livelli trofici, vale a dire dai consumatori e dai decompositori (CUSHING *et al.*, 1958; DAJOZ, 1970). Ma in definitiva ci sembra più naturale ritenere la produttività come la possibilità (PÉRÈS, 1961) o, se vogliamo, anche la capacità (VIBERT e LAGLER, 1961; WOOD, 1967), che ha la materia vivente di produrre. Per THIENEMAN (1931) queste possibilità e capacità si esprimono nello sviluppo massimo che possono raggiungere gli organismi presenti nell'ecosistema.

Nel concetto di *produzione* invece è stata in verità fin dall'inizio implicita la nozione di quantità realmente prodotta e come tale in grado di assumere un ruolo effettivo nella economia della natura. E' chiaro che qualsiasi bilancio produttivistico deve essere visto nel contesto di una dinamica evoluzione della biomassa, determinata e regolata da tutti quei fenomeni di crescita, di morte, di migrazioni, di interrelazioni tra organismi e tra organismi e ambiente, che si traducono in un reale incremento ed accumulo di materia organica e quindi di energia.

Invero della materia prodotta solo una parte viene sfruttata e recuperata: è questo il rendimento del sistema, che dipende indirettamente ma conseguentemente dalle sue capacità produttive a livello primario. La produzione di materia organica animale infatti è solo un trasferimento di materia (o di energia) da un livello trofico ad un altro (MARGALEF, 1963).

Dall'analisi di quanto detto e in considerazione delle difficoltà di generalizzare il senso dei due termini in esame, è da ritenere sufficientemente significativa e accettabile, co-

me proposto all'inizio, la tendenza di attribuire a *produttività* e *produzione* rispettivamente un carattere *teorico* e uno *reale*, che ne rispecchiano invero la corretta etimologia, in accordo quindi con quanto riportato da BOUGIS (1974): «*la production aura donc le caractère concret d'une grandeur absolue, la productivité le caractère abstrait d'une grandeur relative*».

La potenzialità produttiva di una fitocenosi mista è sostanzialmente vincolata allo stato ottimale delle condizioni ambientali, il che si verifica di rado, per non dire mai. In effetti l'equilibrio naturale risente in continuazione, ora più, ora meno, anche di fattori negativi, che limitano le reali possibilità di produrre in seno ai vari biotopi, senza contare che risulta assai problematico ogni tentativo di definire lo stato di *optimum*. La stima delle capacità produttive di un dato ecosistema viene fatta con riferimento a certe condizioni ambientali, rilevate *in situ* o calcolate in laboratorio, ma non si può sapere se tali condizioni sono quelle ideali. Può verificarsi, casualmente e inconsciamente, che lo siano: solo in tal caso la produzione coinciderebbe con la produttività.

A tutto ciò si aggiunga il fatto che una certa percentuale, talora non irrilevante, di materiale organico, derivante dai processi di sintesi degli organismi autotrofi, viene consumata dagli stessi nell'espletamento delle proprie funzioni metaboliche; pertanto solo se si potesse operare una separazione dei quantitativi corrispettivi sarebbe lecito parlare di produzione netta (MARGALEF, 1963: *rate of real photosynthesis less rate of respiration of the algae*). In effetti il calcolo il più delle volte fornisce soltanto un valore lordo.

A questo punto appare chiaro che, da quanto esposto, la produttività rappresenta un evento che non può assolutamente essere misurato; da ciò il suggerimento di limitare l'uso di tale vocabolo che non trova alcuna corrispondenza nella realtà dei fatti.

R I A S S U N T O

La confusione esistente circa la terminologia riguardante il primo anello della catena alimentare ha indotto l'Autore ad un esame critico delle definizioni che ne vengono proposte.

Nella presente nota si opera una rassegna dei metodi di studio e di stima della produzione primaria, evidenziandone pregi e difetti e auspicando la loro unificazione o almeno la possibilità di una loro lecita e proficua comparazione.

Da tale esame e dalle osservazioni che emergono nella analisi delle diverse interpretazioni si può ritenere accettabile il termine *produzione*, che rappresenta una situazione reale e quindi effettivamente misurabile, mentre la *produttività*, cui si attribuisce dai più un carattere teorico, non potendo essere valutata, è una parola che deve essere evitata o quanto meno usata con cautela.

S U M M A R Y

The confusion which exist in the terminology as regards the first ring of the feeding chain, has led us to examine critically the definitions used.

In the present work the methods of study and estimation of primary production are reviewed, placing in evidence their respective defects and merits and suggesting their unification or at least a possible comparison between them.

From such an examination and from the observation that emerge from the analysis of different interpretations one may accept the term *production*, which describes a real situation and therefore actually measured quantitatively, whereas the term *productivity*, which has generally a theoretical significance as it is impossible of being measured is a word that should be avoided as much as possible or at least used with caution.

BIBLIOGRAFIA

- BAYERS R.J., LARIMER J., ODUM H.T. PARKER R.B., ARMSTRONG N.E. (1963) - Instructions for the determination of changes in carbon dioxide concentrations from changes in pH. *Publ. Inst. Mar. Sc. Univ. Tex.*, 9: 454-489.
- BORUTZKY E.V. (1939) - Dynamic of *Chironomus plumosus* in the profundal of Lake Belcie . (in russo) *Trudy Limnol. Stn. Kosine*, 22: 156-218.
- BOUGIS P. (1974) - Ecologie du plancton marin. I° - Le phytoplancton. Masson et Cie, Paris, pp. 196.
- BRAARUD T. (1935) - The Øst expedition to the Danmark Strait 1929. II° - The phytoplankton and its conditions of growth. *Hvalrod Skr.*, 10: 1-173.
- COSTE B., GOSTAN J., MINAS H. J. (1972) - Influence des conditions hivernales sur les productions phyto — et zooplanctoniques en Méditerranée nord-occidentale. I° — Structures hydrologiques et distribution des sels nutritifs. *Mar. Biol.*, 16: 320-348.
- CUSHING D.H., HUMPHREY G.F., BANSE K., LAEVASTU T. (1958) - Report of the Committee on Terms and Equivalents. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Explor. Mer*, 144: 15.
- CUSHING D.H., NICHOLSON H.F. (1966) - Method of estimating algal production rates at sea. *Nature*, 212: 310-311.
- DAJOZ R. (1970) - Précis d'écologie. Dunod, Paris, pp. 357.
- DAUMAS R., FIALA M. (1969) - Evaluation de la matière organique vivante dans les eaux marines par la mesure de l'adénosine triphosphate. *Mar. Biol.*, 3: 243-246.
- DE ANGELIS C.M. (1957) - Metodi di ricerca sulla produttività in mare. *Boll. Pesca, Piscicol. e Idrobiol.*, 21: 157-211.
- GIRAUD D. (1975) - La production photosynthétique des algues marines, in COSTE C., Photosynthèse et production végétale. Gauthier-Villars, Paris, 244-283.
- GRAN H.H. (1927) - The production of plankton in the coastal waters of Bergen, March-April 1922. *Rep. Norweg. Fish. Mar. Invest.*, 3: 1-74.
- HARVEY H. W. (1934) - Measurement of phytoplankton population. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 19: 761-773.
- HOLM-HANSEN O., BOOTH C.R. (1966) - The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 651-656.
- JACQUES G. (1970) - Sur les concepts de production et de productivité (Exemples au niveau du phytoplancton). *Vie et Milieu*, 21: 513-516.
- KETCHUM B.H., RYTHER J.H., YENTSCH C.S., CORWIN N. (1958) - Productivity in Relation to Nutrients. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Explor. Mer*, 144: 132-140.
- LINDMAN R.L. (1942) - The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-418.
- MALDURA C. (1971) - Oceanografia biologica. Bulzoni ed., Roma, pp. 225.
- MARGALEF R. (1963) - Fertility of the oceans. in HILL M.N., The Sea. Interscience Publ. J. Wiley, London, vol. 2, 129-164.
- MARGALEF R. (1972) - Fitoplancton de la region de afloramiento del noroeste de Africa, I° - Pigmentos y producción. *Res. Exp. Cient. B/O Cornide*, 1: 23-51.

- MARGALEF R. (1974) - Sampling Techniques and Methods for Estimating Quantity and Quality of Biomass. 12. Counting. in VOLLENWEIDER R.A., A manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environments. IBP Handbook n. 12, Blackwell. Scient. Publ., Oxford, 7-14.
- PARSON T.R., STEPHENS K., LE BRASSEUR R.J. (1969) - Production studies in the Strait of Georgia. I^o - Primary production under the Fraser River plume. February to May, 1967. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 3: 27-38.
- PÉRÈS J. M. (1961) - Océanographie biologique et biologie marine. I^o - La vie bentique, Press Univ. de France, Paris, pp. 541.
- ROSE M. (1957) - La productivité de la mer. in TRÉGOUBOFF, G., ROSE M., Manuel de planctologie méditerranéenne. C. N. R. S., Paris, vol. 1, 27-32.
- RYTHER J.H. (1954) - The ratio of photosynthesis to respiration in marine algae and its effect upon the measurement of productivity. *Seesp. Sea Rep.*, 2: 134-139.
- RYTHER J.H., YENTSCH C.S. (1957) - The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. Oceanogr.*, 2: 281-286.
- SOLAZZI A. (1974) - Produttività primaria in Mediterraneo. *Mem. Biol. Mar. e Oceanogr.*, 4: 101-120.
- STEELE J.H. (1956) - Plant production on the Fladen Ground. (*J. Mar. Biol. Ass. U.K.*), 35: 1-33.
- STEELE J.H. (1957) - A comparison of plant production estimates using ¹⁴C and phosphate data. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 36: 233-241.
- STEEMANN NIELSEN E. (1952) - The use of radioactive carbon (¹⁴C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Intern. Explor. Mer.*, 18: 117-140.
- STEEMANN NIELSEN E., JENSEN H.K. (1957) - Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galatea Rep.*, 1: 49-136.
- THIENEMAN A. (1931) - Der Produktions-begriff in der Biologie. *Arch. Hydrobiol.*, 22: 616-622.
- TOLOMIO C. (1976) - Problematica e dinamica del fitoplancton nelle acque salmastre. *Archo Oceanogr. Limnol.*, in stampa.
- TOLOMIO C. (1977) - Su la verificazione marina attraverso il porto-canale di Primiero (Laguna di Grado). *Boll. Pesca, Piscicol. e Idrobiol.*, in stampa.
- TONOLLI V. (1952) - I criteri di giudizio sulla produttività delle acque interne. *Boll. Zool.*, 19: 415-429.
- VIBERT R., LAGLER K.F. (1961) - Pêches continentales (biologie et aménagement). Dunod, Paris, pp. 520.
- VOLLENWEIDER R.A. (1974) - A Manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environments. IBP Handbook n. 12, Blackwell Scient. Publ., Oxford, pp. 225.
- WARD F.J., NAKANISHI M. (1971) - A comparison of Geiger-Mueller and liquid scintillation counting methods in estimating primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, 16: 560-563.
- WOOD E.J.F. (1957) - Microbiology of oceans and estuaries Elsevier, Amsterdam, pp. 319.
- YENTSCH C.S. (1965) - The relationship between chlorophyll and photosynthetic carbon production with reference to the measurement of decomposition products of chloroplastic pigments. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 suppl.: 323-346.