



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PALERMO

**DOTTORATO DI RICERCA IN SISTEMI AGRO-AMBIENTALI
“TECNOLOGIE PER LA SOSTENIBILITÀ ED IL RISANAMENTO AMBIENTALE”
DIPARTIMENTO DELLE SCIENZE DELLA TERRA E DEL MARE
SETTORE SCIENTIFICO DISCIPLINARE BIO07 - ECOLOGIA**

**RESILIENZA E RESISTENZA DI
POSIDONIA OCEANICA (L.) DELILE
A DISTURBI NATURALI**

**IL DOTTORE
BELLAVIA CARMELINA**

**IL COORDINATORE
PROF. SEBASTIANO CALVO**

**IL TUTOR
PROF. SEBASTIANO CALVO**

**CO TUTOR
DR. AGOSTINO TOMASELLO**

DR.SSA MARIA FIRROTTA

**CICLO XXV
2015**

*Al piccolo Claudio
augurandogli di potere realizzare senza indugi le proprie ambizioni.*

Foto copertina di Agostino Tomasello

“La natura ci ha dato i semi della conoscenza, non la conoscenza stessa.”

Seneca

Al termine di questi tre anni di dottorato desidero ringraziare tutte le persone che a vario titolo mi hanno accompagnato in questo percorso e senza le quali questo progetto di ricerca non sarebbe stato possibile realizzare.

Innanzitutto voglio ringraziare il mio coordinatore e tutor Prof. Sebastiano Calvo per avermi concesso la possibilità di lavorare all'interno del suo gruppo di ricerca. Lo ringrazio soprattutto per avere reso questo periodo di ricerca ricco di stimoli e di conoscenze utili alla mia formazione.

Ringrazio il Dott. Agostino Tomasello per essersi sempre dimostrato disponibile a offrire il proprio preziosissimo contributo teorico e pratico durante tutte le fasi del mio lavoro di ricerca e per essersi sempre prodigato a far sì che potessi fare esperienze utili alla mia crescita come dottore di ricerca. Lo ringrazio anche per l'esempio di correttezza, dedizione per la ricerca e professionalità da perseguire come modello nella vita oltretutto nel lavoro.

Ringrazio la Dott.ssa Maria Pirrotta, co-tutor di questa tesi, che con grande disponibilità e infinita pazienza ha fornito commenti utili e costruttivi che hanno arricchito giorno dopo giorno, il contenuto di questa tesi. Senza il suo aiuto nulla sarebbe stato possibile!

Ringrazio la Dott.ssa Germana DiMaida, dalla quale ho appreso l'attenzione per il dettaglio, per i suoi preziosi consigli e per i tanti insegnamenti che nel tempo mi hanno permesso di apprendere le basi della ricerca scientifica, ma soprattutto la ringrazio, per avere speso intere giornate a trasferirmi metodo e rigore nella filiera del processamento dei campioni.

Ringrazio la Prof.ssa Carla Orestano che con la sua gentilezza ed il suo sorriso, ha trovato sempre il modo di risollevarmi gli animi anche nei momenti più difficili.

Voglio inoltre esprimere la mia gratitudine alla Dott.ssa Vizzini e alla Dott.ssa Aleo per le analisi condotte sugli isotopi stabili, e alla Dott.ssa Mariangela Sciandra per la conduzione delle analisi statistiche; ai Dottori Luzzu, Scannavino e Bellissimo per le attività di campionamento ed al Dott. Spinelli per il supporto in laboratorio.

Infine, non avrei mai potuto concludere questo lavoro se non avessi avuto il sostegno della mia famiglia che mi ha seguita con affetto e pazienza, incentivandomi anche nei momenti più duri ed un ringraziamento speciale va a Cesare che ha condiviso e condivide con me ogni momento non solo di questa tesi ma anche della sua vita.

A tutte quelle persone con le quali ho discusso e che mi hanno concesso il loro prezioso tempo va la mia gratitudine ed il mio affetto.

INDICE

RIASSUNTO	7
CAPITOLO I	11
BIOLOGIA DELLA PIANTA	12
1.1 Morfologia e riproduzione	12
1.2 Sviluppo clonale e tasso di ramificazione	15
1.3 Geometria delle ramificazioni ed estensione nello spazio	18
1.4 Mortalità in <i>P. oceanica</i>	20
1.5 Fattori ambientali che influenzano l'insediamento delle praterie di <i>P. oceanica</i>	21
1.6 L'ecosistema a <i>P. oceanica</i> e relazioni trofiche nelle praterie	23
1.7 Importanza delle praterie di <i>P. oceanica</i>	25
CAPITOLO II	27
ALCUNE PROPRIETÀ INTRINSECHE DI UN ECOSISTEMA	28
2.1 Disturbo	28
2.2 Definizione di Resilienza, Resistenza e Recupero	31
2.2.1 Resilienza	32
2.2.2 Resistenza	35
2.2.3 Recupero	36
2.3 Misure di resilienza e resistenza	39
2.5 Resilienza e Fanerogame marine	45
2.5.1 Resilienza e <i>P. oceanica</i>	47
CAPITOLO III	51
UN DISTURBO NATURALE IN AMBIENTE MARINO	52
3.1 Aree Idrotermali	52
3.2 Comunità associate alle aree idrotermali	53
3.3 Effetti delle aree idrotermali sulle fanerogame marine	55

<i>CAPITOLO IV</i>	57
MATERIALI E METODI	58
4.1 Ricerca bibliografica.....	58
4.2 Area di studio.....	58
4.3 Scelta dei siti e campionamento di <i>P. oceanica</i>	59
4.4 Analisi di laboratorio	61
4.4.1 <i>Analisi lepidocronologica sui rizomi ortotropi</i>	61
4.4.2 <i>Analisi isotopiche</i>	62
4.5 Misure di disturbo, resilienza e resistenza.....	63
4.6 Analisi statistiche.....	63
<i>CAPITOLO V</i>	65
RISULTATI	66
5.1 Dinamiche di crescita della pianta.....	66
5.2 Isotopi stabili del Carbonio.....	69
5.3 Valutazione resilienza e della resistenza del sistema	70
<i>CAPITOLO VI</i>	75
DISCUSSIONI E CONCLUSIONI	76
6.1 Dinamiche di crescita della pianta.....	76
6.2 Indicatori di accumulo di Carbonio	77
6.2.1 <i>Composizione isotopica del carbonio di origine vulcanica</i>	77
6.2.2 <i>L'incremento della disponibilità di carbonio</i>	78
6.2.3 <i>Conseguenza delle condizioni ambientali stressanti</i>	79
6.3 Resilienza e resistenza del sistema	80
<i>BIBLIOGRAFIA</i>	82

RIASSUNTO

Posidonia oceanica è una fanerogama marina endemica del Mar Mediterraneo, dove forma estese formazioni vegetali, dette “praterie”, che ricoprono un’area corrispondente al 2% della superficie totale del Bacino, da 0 a circa 40m di profondità. Esse assumono numerosi ed importanti ruoli, sia dal punto di vista strutturale che dal punto di vista funzionale, essendo l’ecosistema climax su substrati mobili in ambiente marino costiero mediterraneo. Malgrado la loro importanza, le praterie di *P. oceanica* mostrano evidenti ed allarmanti segni di declino dovuto sia ad attività antropiche che a disturbi di tipo naturale. Una delle sorgenti di disturbo “naturale” in ambiente acquatico è l’attività vulcanica sottomarina che, tramite le emissioni idrotermali, è in grado di determinare cambiamenti nella composizione chimica della colonna d’acqua e dei sedimenti associati.

Resilienza e resistenza di ecosistemi come le praterie di *P. oceanica* sono proprietà che incorporano una serie di componenti interagenti che forniscono una misura integrata dello stato ecologico del sistema. Ma, sebbene valutare resilienza e resistenza di un ecosistema è importante, è anche altrettanto difficile.

Durante il Corso di dottorato di ricerca in Tecnologie per la Sostenibilità ed il Risanamento Ambientale, è stato sviluppato uno studio sulla resilienza e resistenza di *P. oceanica* ed, in particolare, in aree soggette ad *hydrothermal vents*, emissioni sottomarine di acqua e gas provenienti dalla crosta terrestre. La ricerca è stata condotta sulle coste nord-orientali della Sicilia, nelle acque dell’Arcipelago delle Eolie, in particolare vicino all’isolotto di Bottaro ad Est di Panarea, caratterizzato da persistenti emissioni di CO₂ e dove, nel Novembre del 2002, un’improvvisa esplosione sottomarina ha portato alla fuoriuscita di un flusso di gas di circa due ordini di grandezza maggiore rispetto alle condizioni normali. Un’altra area, in prossimità dell’isolotto di Dattilo, è stata scelta come controllo perché non interessata dall’evento.

Complessivamente sono stati prelevati, per entrambi i siti, circa 200 fasci di *P. oceanica* a portamento ortotropo che successivamente sono stati analizzati mediante tecniche di retrodatazione. L’utilizzo delle tecniche di retrodatazione (lepidocronologia accoppiata all’intervallo di plastocrone) ha permesso di ottenere serie storiche di dati a risoluzione annuale delle variabili di crescita della fanerogama (allungamento dei rizomi, numero di foglie prodotte, produzione primaria ed età della pianta) così da osservarne e stimarne le dinamiche di crescita prima, durante e dopo l’evento esplosivo. Inoltre, su scaglie e frammenti annuali di rizomi di alcuni fasci è stata effettuata l’analisi isotopica per determinare il contenuto medio di isotopi

stabili del Carbonio. Infine, per determinare quali variabili potessero essere utilizzate come indicatori del disturbo è stata eseguita un'analisi di regressione segmentata che ha stimato ed indicato la posizione, in termini temporali, dei punti di svolta (*breakpoint*) e cambiamento della variabile esplicativa. Ciò ha permesso di valutare la resilienza (il tempo necessario ad un sistema per ritornare ad uno stato stabile a seguito di un disturbo) e la resistenza (abilità di un ecosistema di tollerare un disturbo) di *P. oceanica* a seguito dell'improvviso evento di degassazione.

La retrodatazione ha consentito l'isolamento di 2293 porzioni annuali di rizoma ripartite in più fasci con ricostruzioni di serie storiche di crescita di intervallo massimo 1987-2011. Gli indicatori che hanno dato risposta all'evento di degassazione sono stati il contenuto di $\delta^{13}\text{C}$ e l'allungamento dei rizomi. Nelle scaglie e nei rizomi prelevati dal sito di Bottaro è stato infatti registrato un marcato impoverimento di $\delta^{13}\text{C}$ dopo il fenomeno di degassazione (2002). Il valore minimo di $\delta^{13}\text{C}$ (-25,43‰) è risultato inferiore rispetto al *range* trovato per le fanerogame marine a livello mondiale (da -23,8‰ a -3,0‰). Tale crollo è da attribuire ad una serie di fattori quali: la composizione isotopica del Carbonio contenuto nelle emissioni idrotermali, l'incremento di carbonio disponibile dovuto all'input di CO_2 e la riduzione della richiesta di carbonio da parte delle piante come conseguenza dello stress ambientale. In entrambi gli organi, i valori di $\delta^{13}\text{C}$ mostrano una risalita a partire dal 2004 e fino al ritorno ai valori precedenti all'esplosione (2010). Per l'allungamento dei rizomi, l'analisi di regressione segmentata ha stimato per Bottaro la posizione dei punti di svolta (*breakpoint*) in corrispondenza degli anni lepidocronologici 2002, 2004 e 2009. Relativamente al contenuto di $\delta^{13}\text{C}$ nelle scaglie e nei rizomi, l'analisi ha stimato per Bottaro i *breakpoint* in corrispondenza degli anni lepidocronologici 2003, 2004, 2007 e 2001, 2004, 2010, rispettivamente. L'analisi effettuata sugli organi dell'area controllo (Dattilo) non ha invece stimato alcun *breakpoint*. A fronte di un disturbo medio che ha determinato una riduzione di circa il 35% dei valori degli indicatori utilizzati, *P. oceanica* ha, in media, recuperato in 7,7 anni con una resilienza e resistenza di 0,13 e 0,65 rispettivamente. Tuttavia sono state rilevate differenze nelle caratteristiche del processo rispetto ai vari descrittori utilizzati.

Allo stato attuale delle conoscenze, queste sono le prime stime effettuate in fanerogame marine che suggeriscono l'esistenza di un comportamento differenziale della risposta ad un disturbo. Ciò è in accordo con il principio secondo cui la resilienza deve essere definita in relazione a particolari proprietà degli ecosistemi, configurazioni e perturbazioni, in un contesto specifico

piuttosto che essere considerate una proprietà assoluta dell'ecosistema.

In conclusione, specificare la scala del tempo e le metriche adottate risulta un punto fondamentale in questi ambiti di ricerca. I nostri risultati indicano che la scelta di *P. oceanica*, in quanto specie longeva ed al tempo stesso sensibile alle perturbazioni ambientali, è risultata efficace per fornire stime di resilienza e di resistenza a fronte di un disturbo naturale. Inoltre, trova conferma l'opinione che le emissioni idrotermali sottomarine superficiali possono essere utilizzati come laboratori naturali per esplorare risposte biologiche alle condizioni ambientali acute e spesso estreme.

CAPITOLO I

BIOLOGIA DELLA PIANTA

1.1 Morfologia e riproduzione

Posidonia oceanica (Linnaeus) Delile è una fanerogama marina endemica del bacino Mediterraneo dove ricopre un'area che va da 25.000 a 50.000 Km², corrispondente al 2% della superficie totale. In relazione alla trasparenza delle acque, essa si estende dai 0,5 ai 40m di profondità (Boudouresque e Meinesz, 1982; Pergent *et al.*, 1995) ma sono state ritrovate piante viventi fino ai 48m; in acque torbide il limite massimo di profondità è di 9m (Pergent *et al.*, 1995). Essa presenta un'organizzazione in radici, fusto e foglie tipica delle fanerogame terrestri (Fig.1.1.1).

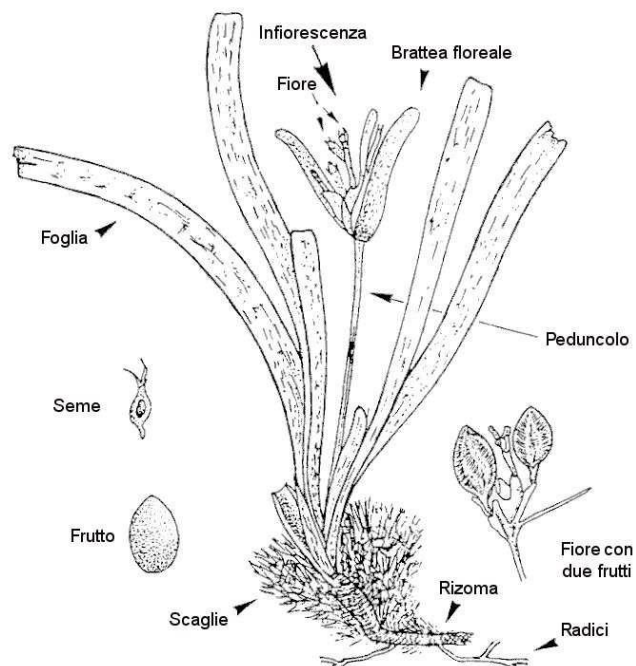


Fig. 1.1.1 - Schematizzazione di un fascio di *P. oceanica*.

Le *radici* hanno una doppia funzione: ancoraggio al substrato e assimilazione delle sostanze nutritive che, attraverso il sistema vascolare (xilema), vengono trasportate successivamente alle foglie (Kuo e McComb, 1989). La parte più esterna delle radici e del rizoma è soggetta ad un graduale processo di lignificazione che frena i fenomeni di degradazione della pianta.

Il *rizoma* (fusto modificato in habitat ipogeo) ha la caratteristica di accrescersi sia in senso

orizzontale (*plagiotropo*), che in senso verticale (*ortotropo*) (Cognetti *et al.*, 1999). I rizomi plagiotropi hanno la funzione di ancorare la pianta al substrato, grazie alla presenza di radici nella parte inferiore e di permettere la colonizzazione dello spazio disponibile.

Le *foglie* hanno aspetto nastriforme, di colore verde brillante e terminano con un apice arrotondato; la larghezza media è di circa 1 cm e la lunghezza può superare anche un metro (Hemminga e Duarte, 2000). Esse sono organizzate in ciuffi o fascicoli, ognuno dei quali ne contiene generalmente 6 o 7, con una disposizione a ventaglio, in cui nella parte esterna si trovano le foglie più vecchie, caratterizzate dalla lamina fotosinteticamente attiva e da una base separata dal lembo da una linea concava detta ligula, mentre all'interno si trovano quelle più giovani di taglia inferiore e sprovviste di base (Giraud, 1977; Panayotidis e Giraud, 1981). Il rinnovo delle foglie avviene, quindi, dall'interno verso l'esterno. In autunno, le foglie adulte più esterne, invecchiando, si trasformano in foglie senescenti caratterizzate da tessuto di colore bruno fotosinteticamente inattivo. In seguito alle mareggiate, queste foglie si staccano in corrispondenza della ligula (la base rimane legata al rizoma e prende il nome di scaglia) e, veicolate nella direzione delle correnti, vengono spiaggiate ed ammassate sulla battigia in cumuli chiamati *banquettes* (Fig. 1.1.2). Le foglie morte possono anche essere trasportate a largo e finire nei sistemi batiali, oppure possono restare nella prateria di origine causando dei fenomeni di autoinquinamento.



Fig. 1.1.2 - Foglie spiaggiate ed ammassate sulla battigia costituiscono le *banquettes*.

P. oceanica ha due modalità di riproduzione: asessuata e sessuata (Fig. 1.1.3.); quest'ultima ha però una scarsa incidenza nella conservazione e nella diffusione delle praterie (Meinesz *et al.*, 1993).

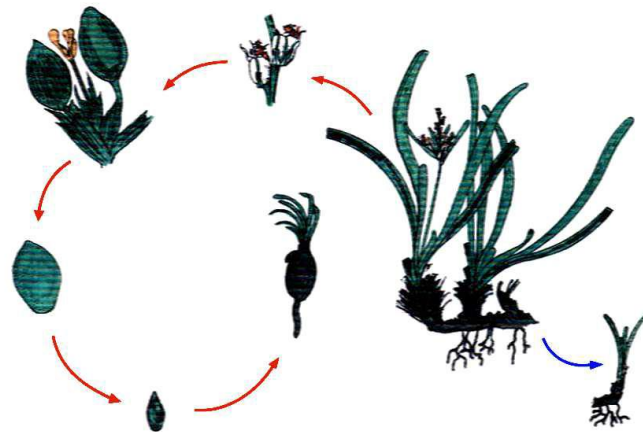


Fig. 1.1.3 - ciclo riproduttivo di *P. oceanica*. Le frecce in rosso indicano la riproduzione sessuata, quelle in blu il processo di frammentazione.

La *riproduzione asessuata* o vegetativa è caratterizzata da meccanismi di “stolonizzazione”, accrescimento e ramificazione del rizoma per moltiplicazione cellulare, o di “frammentazione”, alcuni rizomi terminali potrebbero staccarsi da quello parentale, per necrosi o a causa dell'idrodinamismo (Molinier e Picard, 1952; Boudouresque e Meinesz, 1982), e dare origine ad una nuova pianta (clone). Queste strategie promuoverebbero soprattutto la colonizzazione locale (Meinesz *et al.*, 1982).

La *riproduzione sessuata* avviene attraverso la formazione di fiori e frutti. I fiori (da 4 a 10), privi di petali, sono riuniti in un'infiorescenza a forma di spiga, di colore verde; questa è avvolta da brattee fiorali ed è inserita al centro del fascicolo fogliare tramite un peduncolo. I fiori sono ermafroditi: la parte maschile è costituita da stami che contengono il polline, mentre la parte femminile è formata dal carpello che custodisce le cellule uovo. In seguito alla fecondazione inizia lo sviluppo del frutto che raggiungerà la maturazione dopo circa sei mesi. Il frutto, una drupa carnosa che per la sua forma viene comunemente chiamato “oliva di mare”, giunto a maturazione, si stacca dalla pianta madre e sale in superficie dove le onde ed il vento lo trasporteranno dalla prateria di origine verso altre zone. La successiva apertura del pericarpo e la conseguente liberazione del seme consentirà l'impianto di un nuovo individuo e, qualora le condizioni fossero favorevoli, la colonizzazione di substrati ancora liberi.

1.2 Sviluppo clonale e tasso di ramificazione

P. oceanica è una pianta altamente clonale che si affida alla riproduzione asessuata per il mantenimento della specie (Patriquin, 1975; Clarke e Kirkman, 1989; Duarte e Sand-Jensen, 1990 a,b; Barret *et al.*, 1993; Mazzella *et al.*, 1993; Rasheed, 1999, 2000). Come tutte le monocotiledoni, *P. oceanica* possiede soltanto meristemi apicali e non ha né cambio meristemico né meristemi intercalari (Bell, 1991), per cui l'accrescimento delle varie unità (rizoma, foglie, radici) dipende esclusivamente dall'attività di tali meristemi (Tomlinson, 1974). Il meristema apicale può dividersi a livello dei nodi, formando nuovi rami e/o fiori (Hemminga e Duarte, 2000). La divisione dei meristemi è un processo continuo ma non costante che varia secondo la stagione, portando a variazioni nel tasso di formazione dei moduli, per esempio tassi di produzione più lenti della foglia durante il periodo invernale nelle praterie temperate (Sand-Jensen, 1975). La formazione di nuove ramificazioni è un fenomeno fondamentale per un'efficiente occupazione dello spazio, soprattutto durante la colonizzazione di nuove aree o per il recupero di aree fortemente impattate (Duarte e Sand-Jensen, 1990a), oltre ad essere una componente importante della produzione della pianta. La crescita di *P. oceanica* è caratterizzata da assi plagiotropi, con internodi relativamente lunghi, ed assi ortotropi, con internodi tipicamente più corti. Il tasso di sviluppo verticale è generalmente più lento del tasso di sviluppo orizzontale, per cui gli internodi verticali tendono ad essere prodotti più lentamente rispetto a quelli orizzontali. La ramificazione è di tipo monopodiale e dicotomica, caratterizzata da un asse principale da cui prendono origine dei rami laterali prodotti alternativamente ai lati dell'asse (Fig. 1.2.1).

La capacità dei rizomi di ramificarsi consente a *P. oceanica* di occupare bidimensionalmente lo spazio (Brouns, 1987; Marbà e Duarte, 1998). In un primo momento, il rizoma si sviluppa orizzontalmente colonizzando lo spazio disponibile; quando le praterie diventano particolarmente dense e lo spazio inadeguato, il rizoma da plagiotropo si trasforma in ortotropo, in modo da poter sfruttare al meglio lo spazio e la luce disponibili (Molinier e Picard, 1952; Caye, 1980). L'intreccio dei rizomi plagiotropi ed ortotropi intrappola enormi quantità di sedimento portando all'edificazione di tipiche formazioni a terrazzo, estremamente compatte, denominate dai francesi *matte* (Fig. 1.2.2). Queste si innalzano dal fondo originario di circa 1m/100 anni. In Mediterraneo sono state misurate *matte* di circa 6 m, derivate dall'effetto di fasi costruttive e demolitive che si sono alternate nel tempo (Molinier e Picard, 1952).

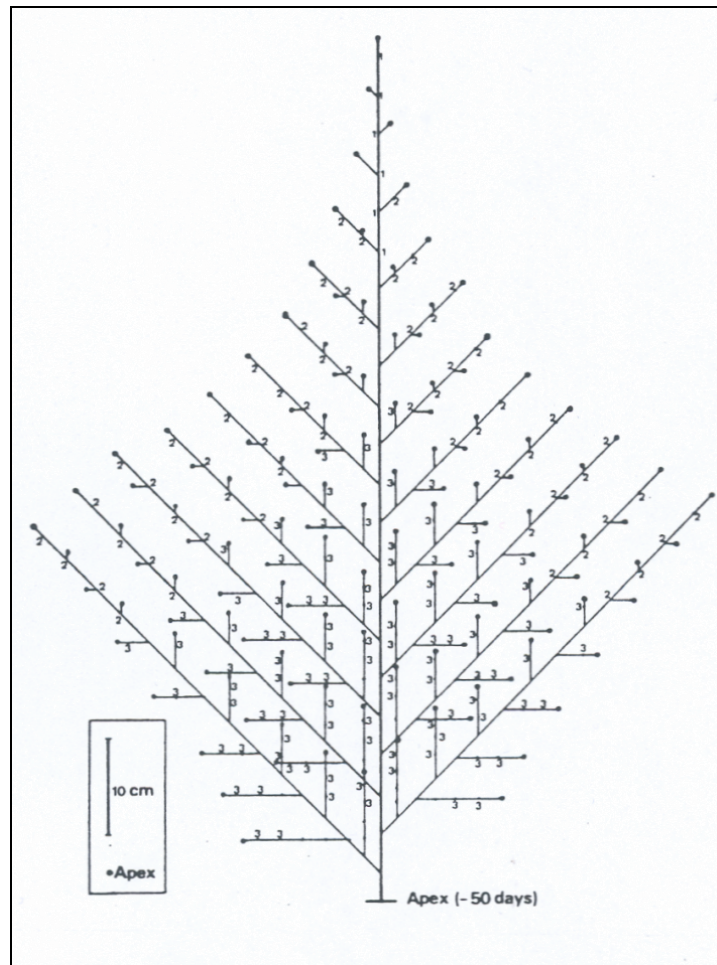


Fig 1.2.1 - Topologia della formazione di un clone analizzata in un intervallo di tempo di 50 giorni in *Halophila ovalis*. 1, coppia di foglie sull'asse principale; 2, coppia di foglie sull'asse secondario; 3, coppia di foglie sull'asse terziario (Brouns, 1987).

La crescita verticale di tali formazioni è condizionata, oltre che dalla velocità di sedimentazione, dall'esposizione delle praterie al moto ondoso ed alle correnti. Nelle zone ad elevato idrodinamismo la *matte* può essere erosa o scalzata, con conseguente regressione della prateria e formazione di canali *intermatte* (canali di erosione) oppure di aree di erosione circolari dette "marmitte di erosione".

Gli assi laterali possono rimanere plagiotropi o cominciare a svilupparsi verticalmente come assi ortotropi ed in questo caso, si osserverà anche la formazione di un plagiotropo di transizione, con orientazione obliqua e corti internodi. Il plagiotropo principale è indicato come asse di primo ordine, ed i rami laterali, originatisi dall'asse di primo ordine, siano essi ortotropi o plagiotropi, sono indicati come assi di secondo ordine (Molenaar *et al.*, 2000) (Fig.1.2.3).

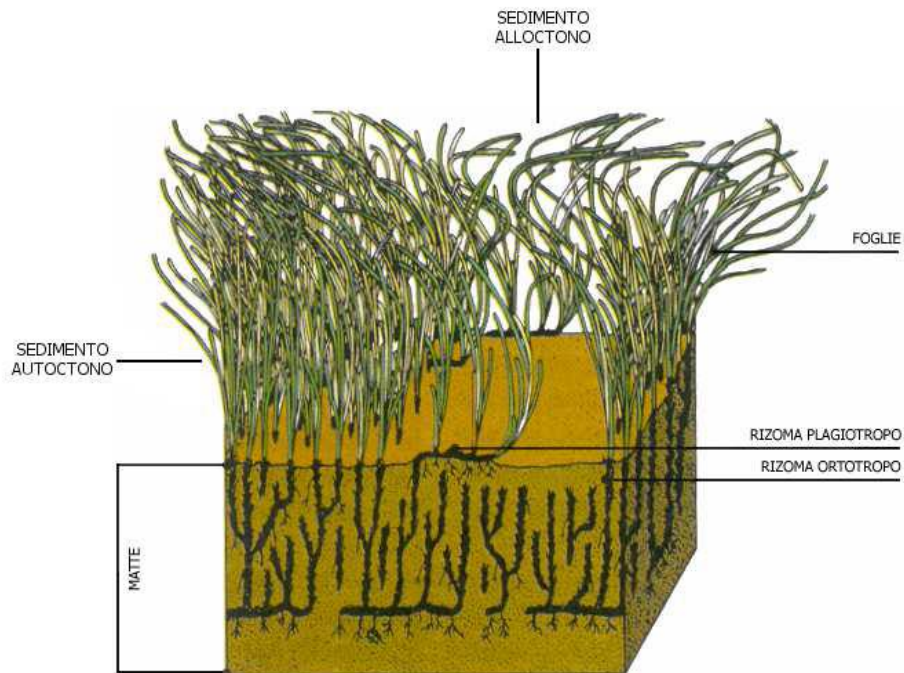


Fig. 1.2.2 - Schema di accrescimento della *matte*.

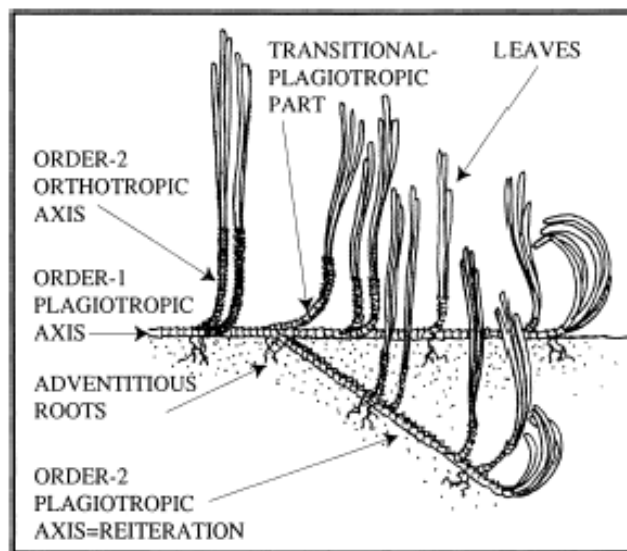


Fig. 1.2.3 - Differenziazione degli assi in *P. oceanica* (Molenaar *et al.*, 2000).

Studi comparativi condotti sullo sviluppo di rizomi primari e secondari hanno dimostrato che questi ultimi si dividono più raramente e presentano internodi più corti ed in minor numero. Inoltre, le dimensioni degli internodi dell'asse primario sono soggette a notevoli variazioni e ciò

sembra essere collegato alla produzione di ramificazioni; infatti, quando questo si divide per formare dei fasci secondari produce generalmente internodi più piccoli (Wittmann, 1984). Le ramificazioni, nei rizomi plagiotropi, si verificano in due periodi preferenziali durante l'anno, fenomeno già osservato da Mossè (1984), e sembrano quindi essere legate a fattori climatici e ad altre variabili stagionali come idrodinamismo e *grazing*. Le due serie di ramificazioni sono assolutamente indipendenti tra loro, per cui, la presenza o l'assenza della prima non influisce sulla probabilità di comparsa della seconda, ed ogni serie può contenere da uno a tre assi laterali, a differenza di quanto affermato da Caye (1989), secondo cui le ramificazioni si sviluppano sistematicamente a coppie. La stessa periodicità è stata osservata da Zieman (1975) su *Thalassia testudinum*, la cui modalità di crescita è spesso ritenuta analoga a *P. oceanica*. Inoltre, la ramificazione in *P. oceanica* può essere definita "silleptica" (Hallè *et al.*, 1978), come dimostrato in altre fanerogame marine (Tomlinson e Bailet, 1972), con la prima unità di crescita di un asse laterale che è sempre incompleta ma sincrona con quella dell'asse che l'ha prodotta. Le unità successive sono tutte complete a meno che esse stiano ancora crescendo o il loro apice sia morto. Altri studi condotti sulle fanerogame marine, compresa *P. oceanica*, hanno evidenziato la presenza di una dominanza apicale, diffusa nelle piante rizomatose, che provoca una inibizione della ramificazione in prossimità degli apici attivi del rizoma, causando un progressivo decremento di questa all'aumentare dell'ordine di ramificazione (Molenaar *et al.*, 2000). Questo sembra essere confermato dagli studi di Pergent (1987) sulle ramificazioni ortotrope, in cui si osserva una riduzione dei tassi di crescita e della produzione fogliare con l'aumentare dell'età e del numero di fasci prodotti. Quindi, la stimolazione o l'inibizione dei processi di crescita e ramificazione potrebbero sottostare ad un controllo ormonale, in relazione ad alcuni parametri ambientali quali: temperatura dell'acqua, fotoperiodismo o idrodinamismo (Molenaar *et al.*, 2000).

1.3 Geometria delle ramificazioni ed estensione nello spazio

L'efficienza nell'occupazione dello spazio dipende oltre che dal tasso di estensione orizzontale anche dall'angolo di ramificazione dei rizomi che in *P. oceanica* è di circa 41°, a differenza di specie più piccole, come *Halophila ovalis*, che presentano angoli di ramificazione maggiori. Esiste, infatti, una correlazione negativa tra l'angolo di ramificazione ed il diametro del rizoma

(Marbà e Duarte, 1998). Queste differenze negli angoli di ramificazione portano a differenti strategie di crescita clonale: di tipo centrifugo in *P. oceanica*, a spirale in *Halophila stipulacea* (Stevens, 1974). Quindi, *P. oceanica*, come tutte le fanerogame più grandi, consente una più efficace, ma lenta, occupazione dello spazio, definita anche “guerrilla growth type”, mentre le specie più piccole presentano una occupazione meno efficiente ma più compatta dello spazio definita “phalanx growth type” (Lovett-Doust, 1981) (Fig. 1.3.1).

In effetti, se le specie più grandi avessero angoli di ramificazione più ampi, occorrerebbe un tempo talmente lungo per l’occupazione dello spazio, che non si potrebbe sviluppare alcuna prateria (Marbà e Duarte, 1998).

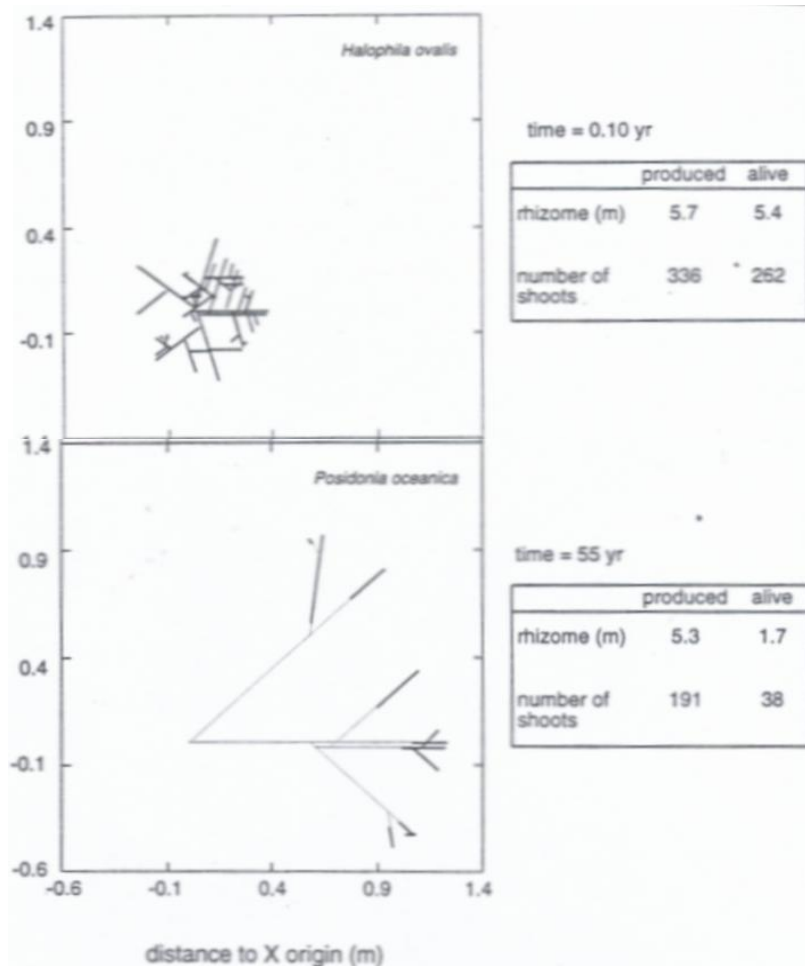


Fig 1.3.1 - Crescita simulata di cloni di diverse specie di fanerogame marine (*Halophila ovalis*, *P. oceanica*) in base alle loro regole di crescita: tasso di allungamento orizzontale del rizoma e regole di ramificazione (probabilità ed angolo). Sono indicati il tempo richiesto per sviluppare le ramificazioni, la lunghezza del rizoma ed il numero di fasci prodotti e che sopravvivono. Le linee tratteggiate mostrano la distribuzione spaziale dei rizomi e dei fasci prodotti, le linee continue la distribuzione dei rizomi e dei fasci sopravvissuti (Marbà e Duarte, 1998).

1.4 Mortalità in *P. oceanica*

Tutti i moduli, quando cadono, lasciano sul rizoma delle tracce facilmente identificabili (Bell, 1991) che risultano essere fondamentali per le stime di crescita della pianta e per l'identificazione di eventi chiave, come la fioritura (Fig. 1.4.1).

La morte meristemica è seguita dalla perdita di funzionalità dei moduli, che possono successivamente staccarsi, per evitare le perdite respiratorie dovute agli organi non funzionali (Hemminga e Duarte, 2000). La durata dei moduli varia da circa un anno per le foglie (Hemminga *et al.*, 1999) a parecchi anni o decenni per radici e rizomi (Marbà *et al.*, 1996a). I rizomi verticali morti, privi di fascicolo fogliare, possono rimanere attaccati al rizoma anche per molto tempo (Duarte *et al.*, 1994) prima di staccarsi a livello della loro estremità basale (Bell, 1991).

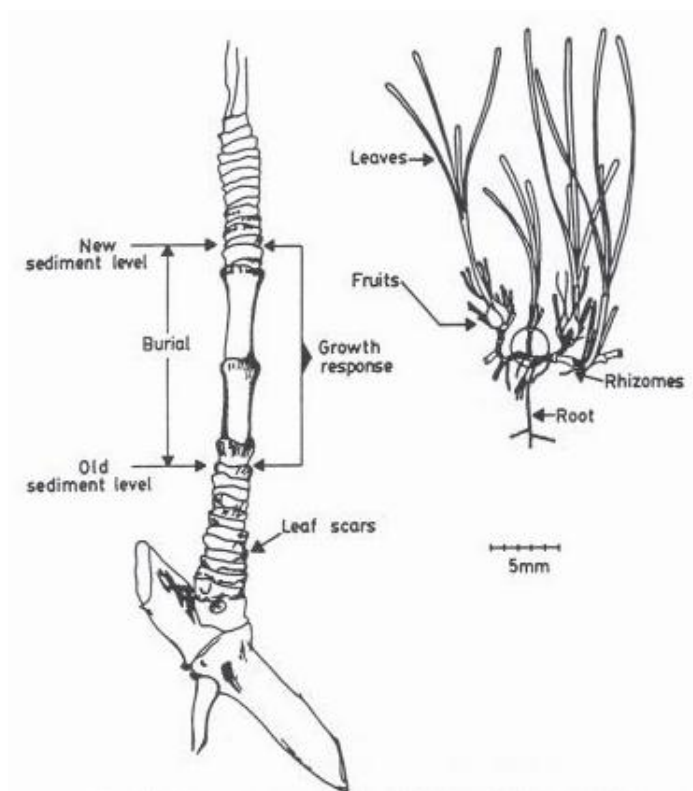


Fig 1.4.1 - Rappresentazione schematica dell'impronta lasciata sui rizomi dalla caduta dei moduli, e cambiamento nella lunghezza degli internodi in risposta a fattori esterni, come la stagionalità e la sedimentazione.

Anche se il ciclo vitale di una pianta può durare per molti secoli (Reusch *et al.*, 1999), quello dei singoli fasci può durare da poche settimane a parecchie decenni. Le cause che portano alla morte

dei singoli fasci, in condizioni naturali ed in assenza di disturbi quali interrimento od ombreggiatura, sono ancora sconosciute. Per la sopravvivenza della pianta, i meristemi orizzontali devono continuare a produrre nuovi fasci (Tomlinson, 1974), la mortalità dei quali è comunque una condizione necessaria, poiché essa presenta elevati costi di produzione, dovuti alla longevità dei propri fasci (Marbà *et al.*, 1996b). Il tasso di mortalità naturale in funzione dell'età può essere stimato considerando la vitalità dei meristemi, intesa come la probabilità che un dato meristema sopravviva negli stadi successivi alla prima unità di crescita. La vitalità del meristema in assi di secondo e terzo ordine, diminuisce con l'aumentare del loro rango d'inserzione lungo l'asse che le ha prodotte. La mortalità è un parametro importante nella costruzione dei modelli di crescita nelle praterie naturali di *P. oceanica* (Molenaar *et al.*, 2000).

1.5 Fattori ambientali che influenzano l'insediamento delle praterie di *P. oceanica*

L'insediamento e lo sviluppo delle praterie di *P. oceanica* sono in relazione non soltanto con la geomorfologia del litorale e del fondo marino, ma anche con le variazioni di diversi fattori ambientali quali trasparenza, luminosità, temperatura, salinità dell'acqua e idrodinamismo. Essi determinano, infatti, modificazioni nella distribuzione e nella struttura delle comunità di fanerogame che conducono a profonde alterazioni nella morfologia dei fondali, nei cicli biogeochimici e nel biota locale e regionale (Short e Neckles, 1999).

La luce e la trasparenza sono parametri abiotici che esercitano una notevole influenza sulla crescita e la vitalità di *P. oceanica*. E' fondamentale la quantità di luce che raggiunge la prateria in quanto la pianta per il suo sviluppo necessita di una forte illuminazione. L'intensità luminosa, infatti, rappresenta la fonte di energia per la fotosintesi regolando la produttività primaria, ossia la velocità con la quale l'energia radiante viene trasformata in sostanze organiche dall'attività fotosintetica e chemiosintetica degli organismi produttori (Odum, 1992). La radiazione, che penetra nell'acqua, si trasmette fino ad una certa profondità e nell'attraversare la massa d'acqua essa subisce una progressiva "estinzione" che dipende dalla trasparenza. Quanto minore è la trasparenza, tanto più rapidamente decresce l'intensità luminosa in funzione della profondità.

La pianta sopporta sbalzi termici abbastanza ampi ma temperature inferiori ai 10°C e superiori ai 28°C non sono generalmente tollerate. Gli effetti diretti dell'incremento della temperatura

dipendono dalla tolleranza termica di ogni singola specie e dal loro optimum di temperatura per la fotosintesi, la respirazione e la crescita (Short e Neckles, 1999). Altri effetti, inoltre, si potrebbero avere sulla fioritura e sulla germinazione dei semi della fanerogama, alterandone l'abbondanza e la distribuzione (De Cock, 1981; McMillan, 1982; Durako e Moffler, 1987; Harrison, 1982; Phillips *et al.*, 1983; Phillips e Lewis, 1983), ma anche sugli epifiti algali (Neckles *et al.*, 1993). Le variazioni di temperatura influenzano anche l'assimilazione dei nutrienti ed altri processi mediati da enzimi (Short e Neckles, 1999).

P. oceanica non sopporta, inoltre, grandi variazioni di salinità. Scompare infatti in prossimità degli sbocchi fluviali ed è totalmente assente nelle acque salmastre (Cinelli *et al.*, 1995). Considerando che la variazione della salinità del Mediterraneo è molto ridotta, può essere definita una pianta marina stenoalina (Den Hartog, 1970; Phillips e Menez, 1988). Quando le piante sono esposte a cambiamenti di salinità, queste subiscono uno stress osmotico che si traduce in un'alterazione del loro tasso di fotosintesi (Biebl e Mcroy, 1971; Kerr e Strother, 1985; Dawes *et al.*, 1987, 1989), nel metabolismo (Van Katwijk *et al.*, 1999), nella riproduzione (Ramage e Schiel, 1998), nella crescita (Walker, 1985; Walker and McComb, 1990) e nella stessa sopravvivenza (Vermaat *et al.*, 2000). Il modo in cui lo stress, dovuto alla salinità, riduce la crescita della pianta è considerato un adattamento per la sopravvivenza della stessa. In ogni modo, *P. oceanica* è capace di ripristinare la normale attività nel momento in cui cessano le condizioni di stress salino e solo se tale stress, è dovuto ad un aumento di medio livello e per pochi giorni (Torquemada e Lizaso, 2004).

L'azione idrodinamica delle correnti esercita una notevole influenza sulla dinamica di crescita ed, in particolare, sulla distribuzione di una prateria in ambiente marino. Le praterie di *P. oceanica* mostrano una notevole vitalità dove è presente un attivo idrodinamismo che permette un adeguato ricambio d'acqua ed un efficace rimescolamento dei nutrienti (Favarò, 2001). In una prateria soggetta a maggiore idrodinamismo la produzione primaria dei rizomi presenta un andamento sinusoidale. Cresce con l'aumentare della fitomassa e delle risorse necessarie per lo sviluppo e decresce in concomitanza con gli eventi riproduttivi (Molinier e Picard, 1952). Pertanto, sembra che la pianta nel periodo di crescita accumuli riserve sotto forma di energia e fitomassa (formazione di nuovi organi o parti dell'apparato riproduttivo) al fine di raggiungere un livello energetico ottimale che garantisca la riproduzione sessuata. L'idrodinamismo, inoltre, influenza la riproduzione sessuata e asessuata poiché determina la dispersione dei semi e il

distacco di rizomi terminali dal rizoma parentale (Molinier e Picard, 1952; Boudouresque e Meinesz, 1982); entrambi saranno quindi trasportati, dal moto ondoso, in altri siti e colonizzeranno nuovi ambienti.

I fattori ambientali correlati indirettamente al processo di sedimentazione che condizionano l'edificazione della *matte* sono il moto ondoso e le correnti. Nelle zone particolarmente riparate si ha, infatti, una maggiore sedimentazione che porta al seppellimento dell'apice vegetativo e, se il fenomeno persiste, alla morte della pianta (Boudouresque *et al.*, 1984).

1.6 L'ecosistema a *P. oceanica* e relazioni trofiche nelle praterie

L'estensione delle praterie, l'alta produttività ma soprattutto le caratteristiche fenologiche, la dinamica di crescita e la ripartizione della biomassa rendono *P. oceanica* un supporto trofico per le comunità vegetali ed animali ad esse associate (Mazzella *et al.*, 1991). Le praterie non costituiscono un'entità biocenotica unica ma sono formate da due stratocenosi: una associata alle fronde e l'altra ai rizomi ed al substrato.

Le fronde ospitano comunità fotofile, il substrato ed i rizomi, invece, a causa della ridotta penetrazione della luce, ospitano biocenosi tipiche del precoralligeno o addirittura del coralligeno (Cognetti *et al.*, 1999). Un ruolo importante è svolto dagli organismi animali e vegetali (epifiti) che utilizzano le foglie come substrato di insediamento. Gli epifiti algali colonizzano le foglie di *P. oceanica* secondo una successione spazio-temporale basata sul gradiente di età della lamina fogliare, indipendentemente dalla stagione e dalla profondità. Sui tessuti giovani, ed in vicinanza dell'area meristemica, dominano i batteri e le diatomee. Nella parte centrale della foglia, si osserva uno strato incrostante di macroalghe rosse (*Pneophyllum* e *Hydrolyton*) e brune (*Myrionema orbiculare*). Nella parte apicale si osserva, invece, uno strato di macroalghe erette filamentose rappresentato soprattutto da alghe brune, del genere *Castagnea*, *Giraudia* e *Dyctiota*, e rosse del genere *Ceramium* e *Polysiphonia*. A differenza dello strato incrostante, lo strato epifita eretto presenta una diversa composizione ed abbondanza, in funzione della profondità e della stagione. L'indagine sulla struttura della comunità epifita delle foglie permette di valutare più rapidamente le alterazioni, sia naturali che antropiche, dei parametri ambientali della prateria nel suo complesso (Chessa *et al.*, 1995). I fattori ambientali hanno un ruolo fondamentale, in quanto le variabili legate alla profondità e alla stagione influenzano la struttura della comunità

epifita (Mazzella *et al.*, 1991). Anche sui rizomi è presente un elevato numero di specie epifitiche algali; infatti lo strato fogliare sovrastante riduce sia i movimenti dell'acqua che la luce, per cui i rizomi diventano un substrato stabile per le comunità epifitiche che risultano omogenee a tutte le profondità. Le specie algali che più frequentemente colonizzano i rizomi sono: *Peyssonnelia* e *Ceranium*, tra le alghe rosse; *Halopteris* e *Dyctiopteris*, tra le alghe brune; *Cladophora* e *Udotea* tra quelle verdi. Le praterie di *P. oceanica* ospitano, inoltre, una ricca fauna sia dal punto di vista quantitativo, sia qualitativo; la fauna, in rapporto alla sua distribuzione lungo l'asse verticale all'interno della prateria, si può dividere in quattro categorie principali:

- organismi mobili e fissi che vivono sullo strato fogliare;
- organismi mobili nella colonna d'acqua tra le foglie;
- organismi mobili e fissi che vivono sui rizomi, alla base dei fascicoli fogliari o sul sedimento;
- organismi che vivono all'interno della *matte* (in fauna).

La fauna che vive sulle foglie è costituita da specie sessili che si distinguono, come le alghe, in erette (Idroidi ed Attinie) ed incrostanti (Briozoi ed Ascidie) e specie vagili di dimensione sia microscopiche (Protozoi) che macroscopiche (molluschi, crostacei ed echinodermi).

Il popolamento ittico ospitato dalle praterie è altamente diversificato: i Labridi rappresentano il gruppo dominante; tra le specie di importanza commerciale, si ritrovano Salpe (*Sarpa salpa*), Menole (*Spicara maena*) e Serranidi (*Serranus scriba*); tra le specie mimetiche, il pesce Ago (*Syngnatus typhle*). Altri gruppi presenti tra le foglie sono rappresentati dai molluschi cefalopodi, tra cui le seppie (*Sepia officinalis*) ed dai crostacei decapodi (*Processa eduli*) e miscidiacei (*Siriella clausii*).

Le comunità animali e vegetali che vivono nella prateria instaurano una serie di relazioni trofiche, che si traducono in risorsa energetica continuamente rinnovabile (Fig. 1.6.1). Attraverso la fotosintesi, *P. oceanica* produce una grandissima quantità di biomassa.

I principali consumatori di *P. oceanica* sono alcuni echinodermi, tra cui *Paracentrotus lividus* è considerato il consumatore più importante, alcuni isopodi della famiglia degli Idotei (Lorenti e Fresi, 1983), il polichete nereide *Platynereis dumerilii* ed il pesce *S. salpa*.

Un'altra risorsa energetica di grande importanza è rappresentata dalla catena del detrito: una cospicua parte delle foglie cadute, depositandosi sul fondo, forma una "lettiera detritica". Questa, successivamente attaccata dalla flora batterica e fungina, costituisce il materiale disponibile per

gli organismi detritivori; tra questi ricordiamo l'echinoderma *Holothuria tubulosa* e il crostaceo isopode *Idotea baltica*. Infine, si riscontra un elevato numero di organismi, detti filtratori (spugne, ascidie e policheti tubicoli) che utilizzano come fonte di cibo il particolato organico in sospensione.

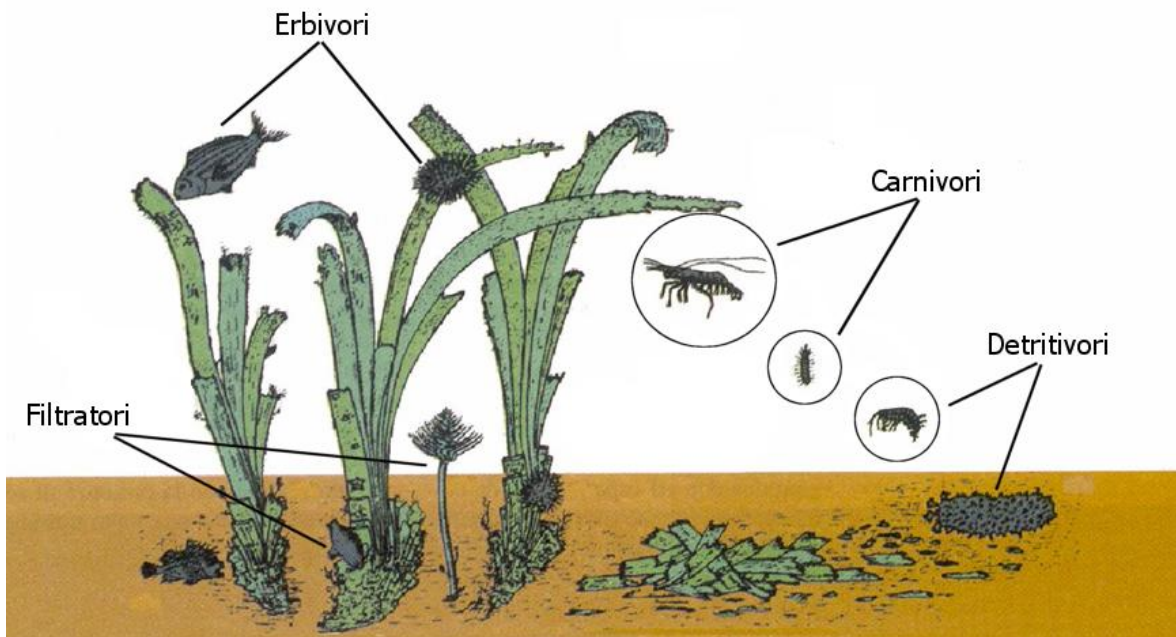


Fig. 1.6.1 - Rete trofica in *P. oceanica*.

1.7 Importanza delle praterie di *P. oceanica*

Le praterie di *P. oceanica* sono ecosistemi molto importanti perché ricoprono numerosi ruoli, sia dal punto di vista strutturale che dal punto di vista biologico:

- attenuano il moto ondoso grazie all'azione smorzante della *matte* e dello strato fogliare con conseguente mantenimento dell'equilibrio delle coste;
- proteggono dall'erosione i litorali per mezzo delle *banquettes* (Boudouresque e Meinesz, 1982; Mazzella *et al.*, 1986);
- contribuiscono all'ossigenazione delle acque;
- stabilizzano i fondali marini con l'intreccio dei rizomi compattando i substrati mobili;
- sono una fonte di alimentazione sia diretta (*P. lividus*, *Idotea hectica*, *S. salpa*) che indiretta (attraverso gli epifiti) e sono il punto di partenza di una complessa rete trofica

(Mazzella *et al.*, 1995);

- sono l'habitat di elezione di numerose specie (spugne, briozoi, nudibranchi, gasteropodi, pesci, alghe, ecc.);
- forniscono un substrato favorevole per l'insediamento, lo sviluppo e il riparo di diverse comunità marine;
- rappresentano un'ideale area di *nursery* per innumerevoli organismi, anche di notevole importanza economica (Kikuchi, 1974; Bell, 1980).

Per questi motivi bisogna proteggere e tutelare questo importante ecosistema che può regredire sia per cause naturali che per cause antropiche.

In ampie zone del Mediterraneo sono state osservate e descritte estese aree di regressione; le cause naturali che innescano i processi di regressione delle praterie sono legate a fenomeni quali:

- il progressivo disadattamento climatico;
- il ruolo meccanico delle correnti;
- l'autoinquinamento;
- l'invecchiamento della specie e degli individui.

Il fenomeno della regressione purtroppo va aumentando negli anni di pari passo con l'aumento della pressione antropica lungo la fascia costiera; le principali cause antropiche della regressione delle praterie sono:

- le massicce opere di pianificazione dei litorali (la costruzione di dighe, il ripristino delle spiagge, la modificazione degli alvei fluviali),
- l'immissione in mare di scarichi fognari ed industriali,
- la pesca a strascico.

La scomparsa dell'ecosistema a *P. oceanica* arreca danni non solo da un punto di vista ecologico (riduzione della quantità di ossigeno disciolto, scomparsa di un rifugio per la fauna, di substrati idonei alla deposizione delle uova) ma causa anche l'erosione delle coste sabbiose, la scomparsa dei detriti vegetali che formano le *banquettes* e la destabilizzazione dei fondi mobili.

CAPITOLO II

ALCUNE PROPRIETÀ INTRINSECHE DI UN ECOSISTEMA

2.1 Disturbo

I termini disturbo, perturbazione e stress sono largamente utilizzati in vari contesti ecologici spesso in maniera ambigua (Rykiel, 1985). Infatti, ciascuno di questi termini potrebbe riferirsi sia ad una causa che ad un effetto (Franz 1981); ad esempio, il disturbo potrebbe riferirsi ad un uragano oppure alla distruzione da esso provocata. Tuttavia sarebbe opportuno raggiungere una chiara armonizzazione di questi termini in modo da capire le principali cause di una perturbazione, definirne i livelli e provare l'effettiva esistenza di degradazione. Nel presente lavoro, il disturbo è definito come qualsiasi evento discreto capace nel tempo di modificare la struttura di un sistema, diminuendo la disponibilità di risorse, modificando la presenza e la forma dei substrati o l'ambiente fisico. Il disturbo è considerato come una forza capace di modificare i sistemi naturali rimuovendo, ad esempio, un numero consistente di organismi (sia della stessa specie che di specie diverse) oppure aprendo lacune in una matrice (Steward Pickett, 1995). Esso è visto anche come una forza maggiore che influenza le strutture delle comunità e degli ecosistemi, e induce risposte diverse a differenti livelli di organizzazione ecologica (White e Pickett, 1985).

Al fine di definire il disturbo vengono utilizzati diversi descrittori che nel loro insieme prendono il nome di *regime di disturbo* (White e Pickett, 1985):

- ✓ distribuzione spaziale;
- ✓ frequenza, numero di eventi per unità di tempo;
- ✓ intervallo di ritorno, ciclo o tempo di *turnover*;
- ✓ ampiezza o intensità e severità.

I disturbi sono quindi caratterizzati in sintesi da durata, frequenza e ampiezza (Lake, 2000). Per quanto riguarda la durata, in letteratura sono stati riscontrati tre tipi di disturbo: *pulse*, si tratta di un disturbo improvviso ed a breve termine come, ad esempio, le alluvioni (Fig. 2.1.1A); *press*, consiste in un disturbo che arriva in maniera improvvisa ma poi raggiunge e mantiene un livello costante, come nel caso di inquinamento persistente (Fig. 2.1.1B); *ramp*, è un disturbo che aumenta nel tempo senza una fine e raggiunge un asintoto dopo un lungo periodo, come ad

esempio la siccità (Fig. 2.1.1C).

La frequenza del disturbo è definita come il numero medio di eventi per unità di tempo, o frazione decimale di eventi per anno; la media temporale tra i disturbi è data dall'inverso della frequenza. L'ampiezza, invece, può essere calcolata come percentuale di deviazione dalle condizioni iniziali con la seguente formula (Jones e Schmitz, 2009):

$$D = [(I - P) / I] \times 100$$

dove P = misura quantitativa delle variabili riportate subito dopo il disturbo e I = condizione prima del disturbo.

Frequenza e ampiezza del disturbo sono inversamente correlate; infatti, eventi di piccola ampiezza sono frequenti, mentre eventi di grande ampiezza sono rari (Fig. 2.1.2).

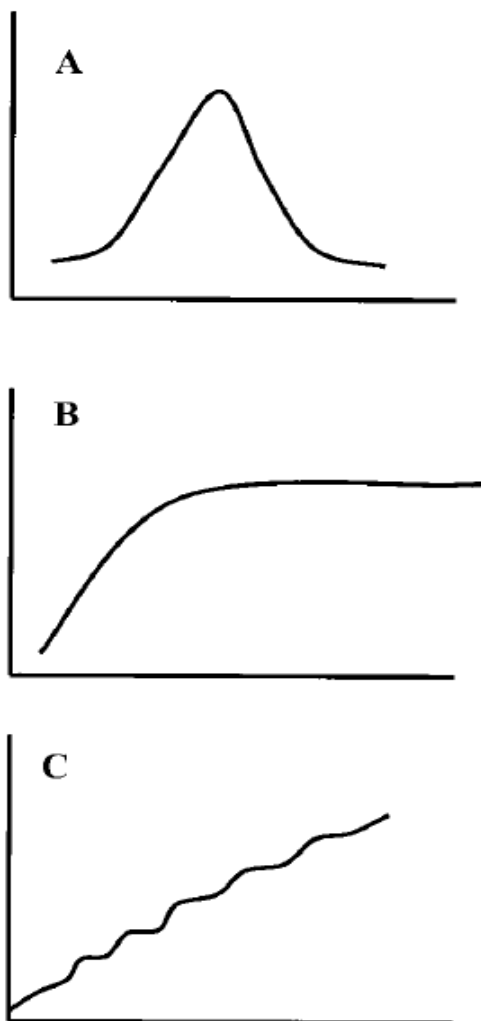


Fig 2.1.1 - Distinzione della forza del disturbo in base alla durata del disturbo Il disturbo può essere generato da deviazioni dalle condizioni normali come eventi di alto flusso ad esempio le inondazioni, oppure eventi di basso flusso ad esempio siccità; inoltre, il disturbo di tipo *Ramp* può stabilizzarsi o aumentare durante tutto il periodo di osservazione (Lake, 2000).

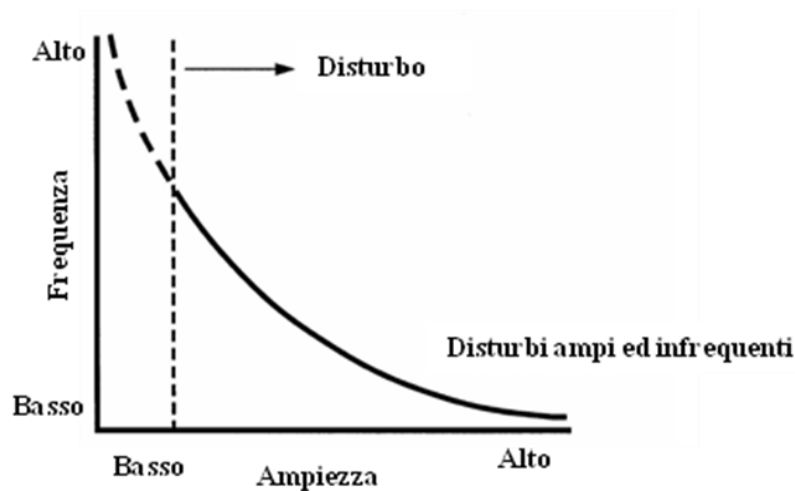


Fig. 2.1.2 - La frequenza e l'ampiezza del disturbo, sono spesso inversamente correlate. Un evento per essere considerato disturbo deve avere un'ampiezza minima ad una scala particolare per un dato ecosistema. I disturbi grandi e infrequenti, sono discussi come casi speciali (Turner *et al.* 1998).

I disturbi sono ubiquitari, inevitabili e colpiscono tutti i livelli di organizzazione biologica. Gli ecosistemi sono influenzati da disturbi di vario tipo, la cui origine potrebbe essere di tipo naturale oppure antropico (White e Jentsch, 2001). La presenza di disturbi in tutti gli ecosistemi, la loro manifestazione ad ampi *range* di scale spaziali e temporali e la loro continuità a tutti i livelli di organizzazione ecologica, rappresentano l'essenza della loro importanza (Pickett e White 1985). I disturbi costituiscono la prima causa di eterogeneità spaziale negli ecosistemi sono capaci di modellare composizione e struttura degli ecosistemi, ed influenzano competizione, ambiente, substrati e disponibilità di risorse (Platt, 1975; Loucks *et al.*, 1985; Collins e Glenn 1988; White *et al.*, 2000); inoltre, svolgono un ruolo cruciale nel mantenimento della diversità biotica, infatti a seguito di un disturbo alcune specie possono aumentare altre invece diminuire (White e Jentsch, 2001). La letteratura distingue i disturbi in naturali a piccola scala e antropici ad ampia scala e la distinzione diventa importante quando piccoli disturbi vengono concepiti come parte integrante delle dinamiche dell'ecosistema e sono fondamentali per la generazione della resilienza degli ecosistemi.

Bengtsson *et al.* (2003) suggerisce che gli ecosistemi sono sottoposti a disturbi acuti a varia scala spaziale e temporale. Il punto di interazione tra la forza del disturbo e l'ecosistema è detta interfaccia biotica (Lugo *et al.*, 2002). Gli organismi che occupano questa interfaccia sono più esposti al disturbo ed assorbono la maggior parte gli impatti. I disturbi possono anche essere distinti in disturbi contagiosi e non contagiosi. I disturbi contagiosi come gli incendi, le infezioni

ed il *grazing* da parte degli erbivori sembrano essere più rilevanti per la struttura del paesaggio. Infine, più disturbi producono eterogeneità ed effetto *patch*, un fenomeno per il quale White e Pickett (1985) suggeriscono il termine *patch dynamics*. Gli autori, in particolare, intendono che i sistemi biologici, ad alcuni livelli, mostrano comportamenti e strutture di comunità eterogenei (White e Pickett 1985). Levin (1992) suggerisce che il disturbo è rilevante per il mantenimento del carattere dell'ecosistema come agente strutturante. In aggiunta, i disturbi naturali si verificano in un'ampia varietà di biomassa (conifere, foreste tropicali e sempreverdi, deserti, tundra) e gli impatti sono osservabili a tutti i livelli di organizzazione ecologica (Pickett e White, 1985b).

I disturbi di tipo naturale possono essere: movimenti tettonici delle placche, eruzioni vulcaniche, piogge abbondanti, uragani, *grazing* e infezioni; quelli di tipo antropico: eutrofizzazione e conseguente riduzione della trasparenza delle acque, rilascio di sostanze tossiche, dragaggi, pesca a strascico, costruzione di opere marittime.

Le conseguenze di un disturbo possono essere: positive, neutre o negative. Il disturbo, inoltre, non colpisce le componenti di un sistema ecologico allo stesso modo ma popolazioni, specie e funzioni potrebbero essere colpite in maniera differente.

Recentemente è stato osservato che il collasso di un ecosistema non è dovuto ad un singolo evento di disturbo recente, ma ad una sequenza di eventi che produce un effetto cumulativo e interattivo (Dobson *et al.*, 1997; Heinz III Center for Science, 2005; Dudzik *et al.*, 1975; Harwell *et al.*, 1977).

2.2 Definizione di Resilienza, Resistenza e Recupero

Resilienza e resistenza sono proprietà intrinseche di un ecosistema determinate dalle componenti fisiche del sistema e dalla capacità funzionale dei processi ecologici (Stringham *et al.*, 2003). La Resilienza si concentra su quanto un sistema può essere spostato dall'equilibrio prima che il ritorno all'equilibrio sia precluso. L'enfasi è posta sulla persistenza di relazioni in quanto influenzano la capacità dei sistemi di adattarsi al cambiamento (Walker *et al.*, 1981), di conseguenza, la resilienza riguarda il funzionamento dei processi ecologici del sistema. La Resistenza indica la capacità di un sistema di rimanere in corrispondenza o in prossimità della sua condizione di equilibrio, mantenendo il controllo dei processi ecologici. Così, la forza di

questo controllo determina la resistenza intrinseca di un sistema al cambiamento. Di conseguenza, la stabilità di uno stato del sistema è una funzione della combinazione intrinseca della sua resilienza e resistenza. I concetti di resilienza, resistenza e recupero vengono trattati di seguito con maggiori dettagli.

2.2.1 Resilienza

Il termine resilienza deriva dalla parola latina *resilio* che letteralmente significa “saltare all’indietro” (Klein *et al.*, 2003).

La resilienza come concetto di tipo ecologico nasce nei primi anni Settanta, ad opera di Crawford Holling, che la definisce come la capacità dei sistemi naturali o dei *Social Ecological Systems* (i sistemi integrati ecologici ed umani) di assorbire un disturbo e di riorganizzarsi mentre ha luogo il cambiamento, in modo tale da mantenere ancora essenzialmente le stesse funzioni, la stessa struttura, la stessa identità e gli stessi *feedback*. Il sistema ha la possibilità, quindi, di evolvere in stati multipli diversi da quello precedente al disturbo, garantendo il mantenimento della vitalità delle funzioni e delle strutture del sistema stesso. La resilienza, ricorda Holling, è misurata dal grado di disturbo che può essere assorbito prima che il sistema cambi la sua struttura, mutando variabili e processi che ne controllano il comportamento. Tale concetto però viene applicato in diversi settori, ad esempio, nei sistemi sociali (Adger, 1977) e nei sistemi accoppiati uomo-ambiente infatti, in letteratura, esistono diverse definizioni del termine resilienza, anche in relazione al campo di studio (Tabella 2.2.1.1).

In particolare, in campo ecologico, la resilienza è stata espressa in due modi. Una prima definizione esprime la resilienza come il tempo necessario ad un sistema per ritornare ad uno stato stabile a seguito di un disturbo (de Angelis, 1980; Pimm, 1984; Tilman e Downing, 1994; WBGU, 2000; Lugo *et al.*, 2002). In questo caso la definizione incontra il significato etimologico del termine, ponendo l’attenzione sulla stabilità vicina ad un equilibrio stabile e misurando il tasso e la velocità di ritorno alle condizioni preesistenti. La seconda definizione, invece, enfatizza condizioni lontane da qualsiasi equilibrio di stato stabile, dove l’instabilità può spostare il sistema ad un altro bacino di attrazione che è controllato da un differente set di variabili e caratterizzato da strutture differenti (Holling, 1973, 2001; Gunderson, 2001; Gunderson e Pritchard, 2002; Holling e Gunderson, 2002; Walker *et al.*, 2002, 2004).

Tabella 2.2.1.1- Diverse definizioni di resilienza (da Zhou *et al.*, 2010).

Holling (1973, 1986)

La resilienza è definita come l'ammontare di disturbo che può essere sostenuto da un Sistema prima che in esso avvengano cambiamenti nei sistemi di controllo o nei processi. Esso può essere misurato dall'ampiezza del disturbo che il Sistema può tollerare continuando a persistere.

Pimm (1984)

La resilienza è la velocità con la quale un Sistema ritorna al suo stato originale a seguito di una perturbazione.

Pimm (1984); Holling *et al.* (1995); Gunderson *et al.* (1997)

La resilienza di un Sistema ecologico è connessa alla funzionalità del Sistema, piuttosto che alla stabilità delle componenti delle popolazioni, ed anche alla capacità di mantenere uno stato ecologico stabile.

Wildavsky (1991)

La resilienza è la capacità di prevedere in anticipo dei pericoli e, una volta che questi si siano verificati, imparare a recuperare.

Holling *et al.* (1995)

La resilienza è la capacità tampone oppure l'abilità di un Sistema di assorbire una perturbazione, oppure l'ampiezza del disturbo che può essere assorbita prima che un Sistema cambi le sue strutture, cambiando le variabili.

Comfort (1999)

La resilienza è la capacità di adattarsi alle risorse esistenti ed alle nuove condizioni.

Miletti (1999); Geis (2000); Chen *et al.* (2008)

Nel contesto di gestione dei disastri, la resilienza è utilizzata per descrivere l'abilità a resistere o adattarsi allo stress derivante dal disturbo, ed è l'abilità a recuperare velocemente.

Carpenter *et al.* (2001)

La *Resilience Alliance* si riferisce costantemente ai sistemi socio-ecologici e definisce la loro resilienza considerando tre distinte dimensioni: 1) l'ammontare di disturbo che un sistema può assorbire rimanendo all'interno dello stesso stato stabile o dominio di attrazione; 2) il grado al quale il sistema è capace di auto organizzarsi; 3) il grado al quale il sistema può costruire e incrementare la capacità di adattamento e l'apprendimento.

Carpenter *et al.* (2001)

La resilienza ecosistemica è la capacità di tollerare un disturbo senza collassare in uno stato qualitativamente differente controllato da un differente set di processi. Un ecosistema resiliente può contrastare i disturbi e ricostruire se stesso quando necessario. La resilienza nei sistemi sociali ha in aggiunta la capacità da parte dell'uomo di anticipare e pianificare il futuro.

Bruneau *et al.* (2003)

Analisi della resilienza sismica ed applicazione dei concetti a quattro livelli: 1) tecnico: un sistema fisico si modifica se soggetto ad una forza, tipo terremoto; 2) organizzativo: abilità a rispondere ad un'emergenza e portare a termine funzioni critiche; 3) sociale, capacità di ridurre le conseguenze sociali negative della perdita di servizi critici; 4) economico: capacità di ridurre le perdite economiche sia dirette che indirette. La resilienza ha quattro dimensioni: (1) robustezza, capacità di contrastare un dato livello di stress senza perdere alcune funzioni; (2) ridondanza, estensione alla quale alcuni elementi o sistemi sono sostituibili; (3) ingegnosità, capacità di identificare problemi, stabilire delle priorità e mobilitare risorse; (4) rapidità, capacità di riconoscere priorità e raggiungere obiettivi in maniera tempestiva. Un sistema resiliente ha: 1) ridotta probabilità di fallire; 2) ridotte conseguenze a seguito di un fallimento, (3) ridotti tempi di recupero.

Kendra e Wachtendorf (2003)

Abilità a rispondere ad eventi unici e singolari.

Cardona (2003)

La capacità delle comunità o degli ecosistemi danneggiati di assorbire impatti negativi e recuperare da questi.

Rose (2004, 2007)

La resilienza include: la resilienza inerente (si tratta di un'abilità sotto condizioni normali) e la resilienza adattativa (abilità in situazioni di crisi dovuta a ingenuità o sforzi al di fuori della normalità).

Kang *et al.* (2007)

La resilienza è la capacità di un Sistema di recuperare a seguito di un disastro, e la misura della resilienza è data dalla durata di una condizione insoddisfacente.

La resilienza espressa in tal modo indica l'ampiezza del disturbo che può essere assorbita prima che il sistema cambi le sue strutture modificando le variabili ed i processi che ne controllano il comportamento (Gunderson e Holling, 2002). Entrambe le definizioni sono comunemente utilizzate, ma sono oggetto di dibattito fra gli ecologi soprattutto da quando drammatici cambiamenti negli ecosistemi hanno imposto la necessità di avere una chiara definizione standard di resilienza ed un modo empirico per misurarla.

Alla luce di ciò, ad oggi, prevalgono maggiormente le due interpretazioni di resilienza: quella di tipo ingegneristico (Holling, 1996), definita da Stone *et al.* (1996) anche "resilienza deterministica", e la resilienza di tipo stocastico (Montefalcone *et al.*, 2011).

La resilienza di tipo ingegneristico descrive l'abilità di un sistema di mantenere le *performance* funzionali a fronte di un disturbo e di ritornare alle condizioni precedenti al disturbo (Hashimoto *et al.*, 1982a; Moy *et al.*, 1986; Maier *et al.*, 2001; Chang e Shinozuka, 2004; Wang e Blackmore, 2009); valuta il tempo di recupero, il tasso e la velocità di ritorno alle condizioni precedenti; ciò limita il suo impiego ad ecosistemi chiusi in uno stato stabile (Holling, 1996).

Tuttavia, poiché le condizioni di non equilibrio sembrano essere la regola per molti ecosistemi e possono giocare un ruolo critico nel mantenimento di strutture e funzioni di ecosistemi, è nata la necessità di introdurre il concetto di resilienza stocastica o ecologica, che descrive l'ammontare di disturbo che può essere assorbito prima che il sistema cambi le strutture, le variabili e i processi che ne controllano il comportamento per passare ad uno stato stabile alternativo. Enfatizza condizioni lontane da uno stato stabile, dove l'instabilità può spostare il sistema in un altro dominio stabile (Holling, 1973).

Alcuni autori (Fox e Fox, 1986; Westman, 1978, 1985, 1986; Orians, 1975; Dell e Lamont, 1986) hanno individuato e descritto cinque componenti - elasticità, ampiezza, malleabilità, isteresi (Fig. 2.2.1.1) e *damping* (smorzamento) - concettualmente distinte di resilienza stocastica. Queste componenti, ad eccezione dell'isteresi, sono applicabili a sistemi soggetti a disturbi acuti e ripetuti. L'elasticità indica la velocità con la quale un sistema ritorna allo stato iniziale; l'ampiezza rappresenta l'allontanamento rispetto alle condizioni iniziali che il sistema può sopportare senza collassare; la malleabilità indica l'ampiezza dell'intervallo compreso tra il nuovo equilibrio dopo il disturbo e lo stato iniziale; l'isteresi indica l'asimmetria temporale più o meno pronunciata tra la fase di perturbazione e quella successiva di recupero. Poiché i cambiamenti negli ecosistemi sono istantanei a seguito di disturbi acuti, l'isteresi non può essere

misurata a seguito di essi. La quinta componente della resilienza, nota come smorzamento (*damping*), è stata proposta da Fox e Fox (1986) e si riferisce ai *pattern* di oscillazione nelle proprietà degli ecosistemi a seguito di un disturbo. I sistemi più smorzati sono quelli che oscillano con una minore ampiezza ed una minore durata totale, prima di raggiungere uno stato stabile (Westman e O'Leary, 1986).

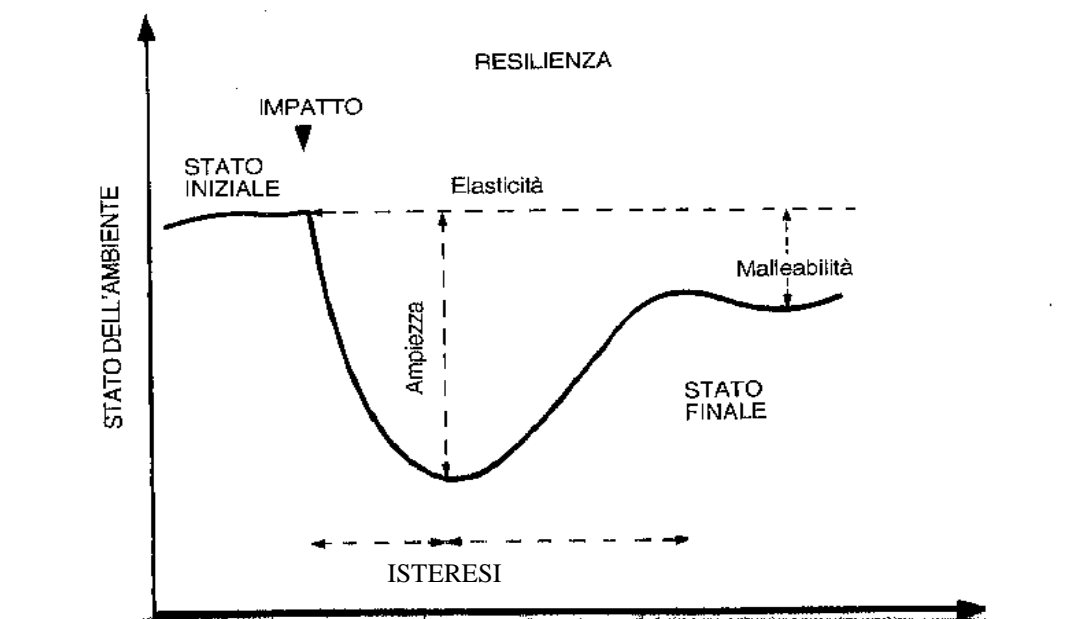


Fig. 2.2.1.1 - Componenti della resilienza stocastica.

2.2.2 Resistenza

Il concetto di resilienza racchiude al suo interno i processi di resistenza e recupero, che sono fondamentalmente differenti ma raramente distinti (Cote e Darling, 2010).

Ad oggi esiste una grande confusione attorno ai termini resilienza e resistenza, infatti l'intrinseca interdipendenza tra i due termini e le molte alternative definizioni contribuiscono alla confusione semantica fra i termini alla quale può seguire, seppur indirettamente, confusione sul mantenimento della resilienza degli ecosistemi.

La resistenza è generalmente definita come l'abilità di un ecosistema di tollerare un disturbo senza subire significativi cambiamenti nella sua struttura e funzionalità o per meglio dire, quanto e come il sistema è complessivamente resistente rispetto al cambiamento (Westman, 1978; Holling, 1973; Stringham *et al.*, 2003). Essa, quindi, è espressa come la percentuale di

cambiamento causata dal disturbo (Fig. 2.2.2.1) e misura le conseguenze a seguito del cambiamento permanente di una variabile: se i cambiamenti sono piccoli, il sistema è relativamente resistente (Pimm, 1984). Essa viene espressa come rapporto del valore di una variabile dopo il cambiamento diviso il valore delle stesse variabili prima del cambiamento. Un maggiore cambiamento di questo valore indica una minore resistenza: inoltre più tale valore si avvicina all'unità e maggiore sarà la resistenza. Pertanto la resistenza è misurata da quantità che sono adimensionali, a differenza della resilienza che è misurata da un tasso (il cambiamento nell'unità di tempo).

La resistenza di un ecosistema dipende dalla natura, ampiezza e durata della perturbazione (o disturbo) e dalle caratteristiche dell'ecosistema. La resistenza ai cambiamenti ecologici viene di solito misurata in sua assenza, cioè quando un sistema cambia a causa di un'alterazione ecosistemica (Palumbi *et al.*, 2008).

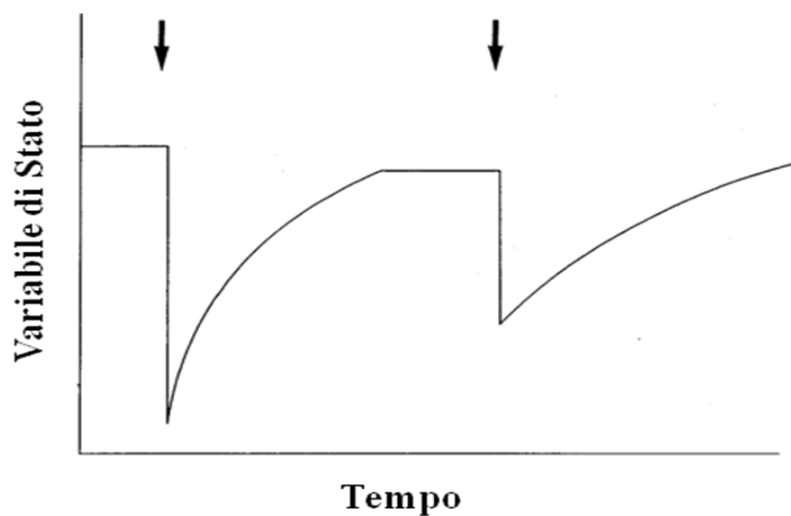


Fig. 2.2.2.1 - Cambiamenti di una ipotetica variabile di stato nel tempo. La freccia rappresenta il disturbo. Per il primo disturbo, la resistenza è bassa, ma la resilienza al secondo disturbo è relativamente alta.

2.2.3 Recupero

Per quanto riguarda il recupero, nonostante il crescente interesse verso il recupero degli ecosistemi, non esiste ancora una sua definizione *standard*.

Il termine recupero si riferisce al ritorno ad uno stato normale di salute ed implica che un sistema ritorni alle condizioni precedenti, dopo avere subito uno stato di degrado (Lotze *et al.*, 2011).

Tale ritorno può avvenire in maniera naturale ed in questo caso si parla di *recupero passivo*, oppure prevedere l'intervento da parte dell'uomo, dando vita ad un *recupero di tipo attivo* (Elliot *et al.*, 2007).

Gli ecosistemi possono reagire in diversi modi dinnanzi al disturbo (naturale o di tipo antropico), possono resistere rimanendo fondamentalmente invariati oppure possono subire danneggiamento (Fig. 2.2.3.1) e:

- ✓ recuperare completamente e ritornare allo stato iniziale;
- ✓ recuperare parzialmente ed arrestarsi ad uno stato ridotto, alterato oppure ad uno stato stabile alternativo;
- ✓ subire cambiamenti irreversibili e persistere in uno stato differente da quello originario, per un lungo periodo di tempo.

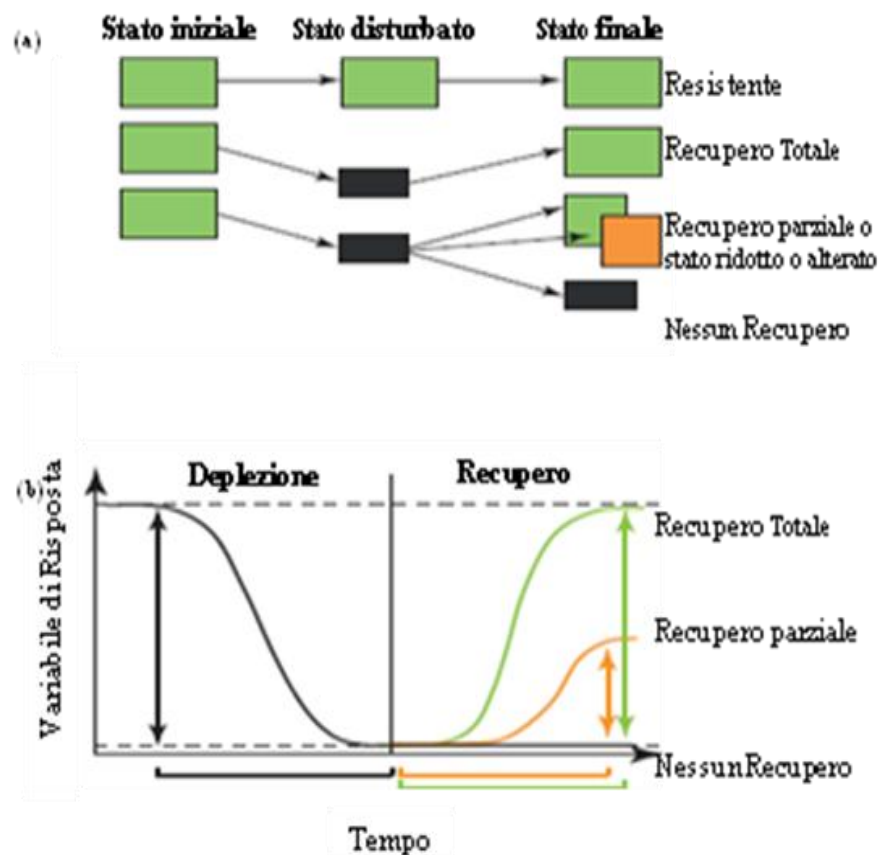


Fig. 2.2.3.1 - Illustrazione degli aspetti pratici e teorici del recupero. (a) Di fronte a disturbi esterni, le popolazioni o gli ecosistemi possono essere resistenti o rimanere pressoché invariati (casella verde) e successivamente possono recuperare totalmente al loro stato iniziale oppure recuperare parzialmente fino ad uno stato ridotto o alterato, o rimanere in maniera irreversibile uno stato disturbato. (b) il recupero può essere misurato come l'ampiezza, il tasso oppure il tempo di incremento in risposta ad una variabile, confrontata con l'ampiezza, il tasso oppure il tempo di precedenti degradazioni.

La comprensione delle risposte che gli ecosistemi mettono in atto di fronte ai disturbi naturali e la loro capacità di recupero risulta essere un punto critico al fine della gestione degli stessi.

Il bilancio tra tasso di disturbo e tasso di recupero diventa fondamentale sia per la sostenibilità ecologica che per il mantenimento delle strutture delle comunità, infatti se il disturbo avviene ad un tasso che risulta essere più veloce rispetto al recupero allora l'ecosistema cambia drammaticamente (Fig. 2.2.3.2) (Palumbi *et al.*, 2008).

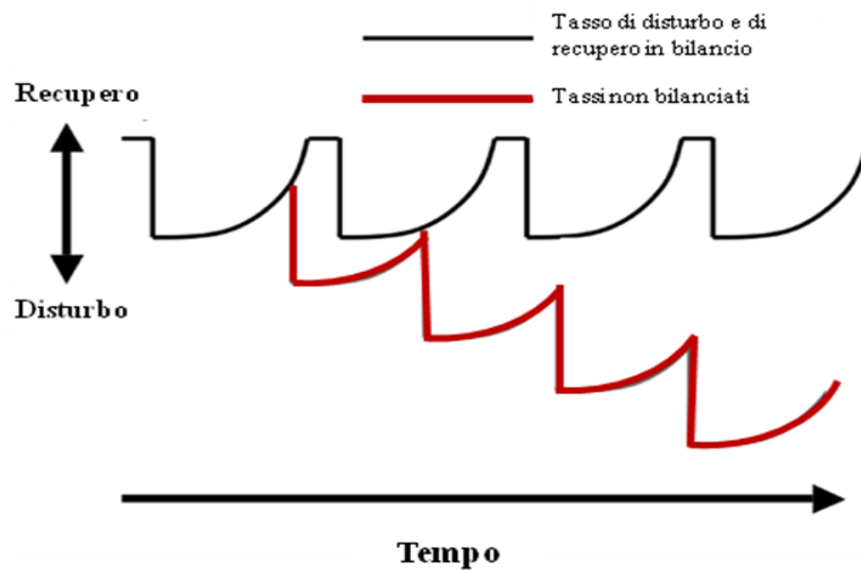


Fig. 2.2.3.2 - Modello concettuale del bilancio tra disturbo e recupero negli ecosistemi naturali. Il recupero dopo un evento di disturbo, può portare un ecosistema al suo stato originale (linea nera) se il disturbo è spaziato bene nel tempo, oppure se il recupero è veloce. Se il disturbo diventa più frequente oppure più pesante, la qualità dell'ecosistema può diventare più bassa ed il recupero incompleto (linea rossa).

Definire quando avviene il recupero a seguito di un disturbo è difficile ma criticamente importante per ragioni legali, gestionali, estetiche, scientifiche ed etiche (Parker e Weins, 2005).

Gli ecosistemi possono recuperare gradualmente da un disturbo, ad un tasso che è proporzionale al grado con il quale si è abbattuto il disturbo (Holling, 1973, Beisner *et al.*, 2003; McLauchlan, 2007), oppure possono raggiungere una soglia critica ed entrare in uno stato stabile alternativo precludendo in tal modo il recupero (Lewontin, 1969; Scheffer *et al.*, 2001; Levin *et al.*, 1998).

Il recupero è un processo che richiede tempo; più il sistema è complesso e maggiore sarà il tempo richiesto per recuperare. Inoltre, il recupero varia in relazione alla natura del disturbo

(antropico o naturale), infatti, il recupero dal disturbo antropico è generalmente più lento rispetto a quello derivante da cause naturali (Jones e Smith, 2009).

Il tempo di recupero dopo la rimozione delle pressioni è altamente variabile in relazione al comparto interessato ed al tipo di disturbo. Il tempo medio per il recupero per differenti tipi di ecosistemi varia da 10 a 42 anni, con ecosistemi a lento stadio successionale che prendono più tempo rispetto a quelli a vita breve. Se, inoltre, si considerano diversi tipi di disturbo, il tempo medio di recupero varia da 20 a più di 56 anni. Quando, oltre a ciò, intervengono perturbazioni multiple, il recupero dai disturbi di tipo antropico potrebbe essere più lungo rispetto ai disturbi di tipo naturale, come cicloni e uragani (Jones e Smith, 2009). Secondo Borja *et al.* (2010), il recupero può richiedere diversi mesi nel caso della meiofauna acquatica fino a più di 22 anni nel caso di macroalghe su substrato duro ed alcune specie di fanerogame (Tab.2.2.3.1).

Tabella 2.2.3.1: sommario dei tempi di recupero per diversi elementi biologici e substrati, sotto diverse pressioni (Borja *et al.*, 2010).

Pressure	Substrata	Intertidal/subtidal	Biological elements	Time for recovery
Sediment disposal	Soft	Intertidal	Meio and macrofauna	3–18 months
Marsh restoration	Soft	Subtidal	Fishes	1–2 years
Oxygen depletion	Soft	Subtidal	Macroinvertebrates	2 years
Land claim	Soft	Intertidal	Macroinvertebrates	2 years
Oil-refinery discharge	Soft/hard	Intertidal/subtidal	Macroinvertebrates, fishes	2–3 years
Dyke and marina construction	Soft	Intertidal/subtidal	Macroinvertebrates, fishes	2–3 years
Lagoon isolation	Soft	Subtidal	Molluscs	>3 years
Aggregate dredging	Soft	Subtidal	Macroinvertebrates, epifauna	2–4 years
TBT	Soft	Subtidal	Macroinvertebrates	3–5 years
Dredging	Soft	Intertidal/subtidal	Sea grasses, macroinvertebrates, fishes	2–>5 years
Sediment disposal	Soft	Subtidal	Sea grass, macroinvertebrates, fishes	>5 years
Eutrophication	Soft	Subtidal	Macroinvertebrates	>3–>6 years
Realignment of coastal defences	Soft	Intertidal	Marshes and macroinvertebrates	>6 years
Fish farm	Soft	Subtidal	Macroinvertebrates	2–>7 years
Physical disturbance	Soft/hard	Intertidal/deep sea	Macroinvertebrates, megafauna	3–>7 years
Pulp mill	Soft	Subtidal	Macroinvertebrates	6–8 years
Oil spill	Soft/hard	Intertidal/subtidal	Various	2–10 years
Fish trawling	Sand-gravel	Subtidal	Macroinvertebrates, fishes	2.5–10 years
Wastewater discharge	Soft	Subtidal	Fishes	3–10 years
Sewage sludge disposal	Soft	Subtidal	Macroinvertebrates	3–>14 years
Mine tailings	Soft	Subtidal	Macroinvertebrates	4–>15 years
Marsh and tidal restoration	Soft	Intertidal/subtidal	Vegetation, fishes, birds	5–20 years
Wastewater discharge	Soft	Subtidal	Macroinvertebrates, sea grasses	7–20 years
Land claim	Soft	Subtidal	<i>Zostera marina</i>	>20 years
Wastewater discharge	Hard	Intertidal	Macroalgae	>6–>22 years

2.3 Misure di resilienza e resistenza

La resilienza e la resistenza al disturbo di un ecosistema rappresentano, come abbiamo visto, dei

fattori chiave capaci di influenzare le proprietà degli ecosistemi e dei processi che ne regolano il comportamento.

La dipendenza dal contesto e la sua natura multidimensionale rendono la resilienza difficile da misurare. La misura della resilienza implica l'abilità di prevedere le dinamiche dei sistemi sotto il regime di disturbo (Costanza *et al.*,1990). Attraverso l'utilizzo di modelli di simulazione è possibile misurare due componenti della resilienza:

- ✓ il tempo di ritorno (R_T), che può essere calcolato semplicemente misurando il tempo impiegato da un sistema per ritornare allo stato stabile, a seguito di una serie di disturbi;
- ✓ l'ampiezza massima dello stress (MS) dalla quale un sistema può recuperare, che può essere misurata incrementando progressivamente uno stress simulato fino a quando il sistema non passa ad alcuni nuovi stati stabili; in questa fase è dunque possibile misurare l'ampiezza dello stress che ha causato il disturbo.

La misura della resilienza può essere espressa, quindi, come il rapporto tra MS/R_T .

Gli ecosistemi sono continuamente soggetti a modifiche; infatti, studi teorici suggeriscono che alcune variabili, che all'interno degli ecosistemi continuano a cambiare a seguito di un disturbo, possono essere considerati indicatori di cambiamento.

Quando si calcolano le misure di resilienza degli ecosistemi, occorre fare attenzione alla scelta degli indicatori da tracciare nel tempo. Infatti, gli indicatori potrebbero dare informazioni non solo sulla singola popolazione ma sulla risposta dell'intero sistema allo stress (Fig. 2.3.1).

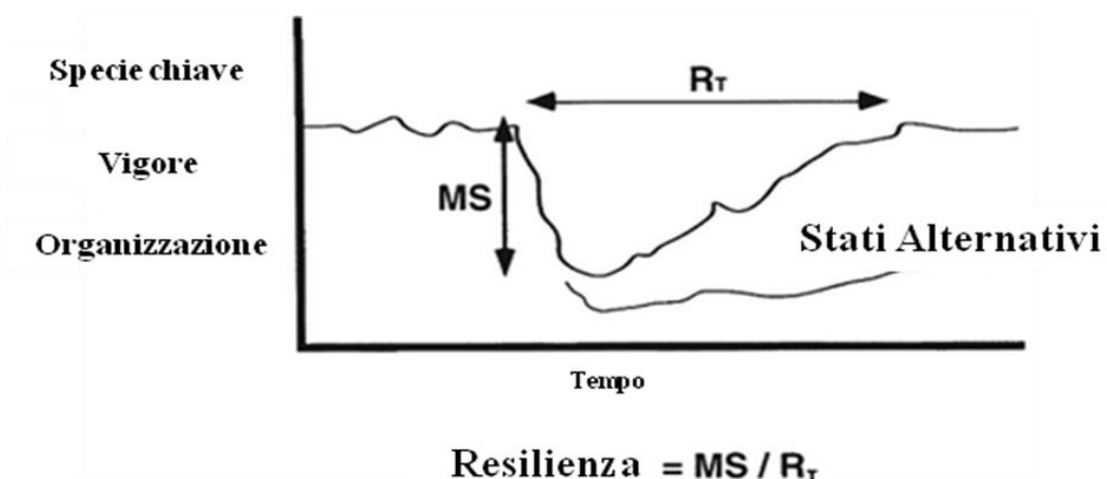


Fig. 2.3.1 - Le due componenti della resilienza e come sono integrate in una singola misura quantitativa. La linea più bassa indica lo stato alternativo di un sistema incapace di recuperare completamente dopo un disturbo.

La resilienza deve essere, infatti, definita in relazione ad alcune proprietà degli ecosistemi, configurazioni e disturbi, ed in uno specifico contesto piuttosto che essere considerata una proprietà assoluta dell'ecosistema. Osservazioni di lunghe serie storiche di dati indicano che alcune variabili come la biomassa di specie, abbondanza, concentrazione chimica e deviazione standard, possono aumentare a scapito di altre che, invece, possono diminuire come la varianza che può oscillare intorno ad una frequenza più bassa nello spettro della varianza, ed il tempo di ritorno che in risposta ad alcune pressioni potrebbe divenire più lento. Tutti questi indicatori possono essere considerati misure empiriche di perdita di resilienza, e quindi come indicatori di *shift* imminenti (Carpenter *et al.*, 2008).

Ciò nonostante, gli indicatori operativi di resilienza hanno ricevuto poca attenzione in letteratura. Solo in pochi casi la resilienza è stata definita in maniera operativa nel contesto di modelli matematici dinamici, come la dimensione del dominio di stabilità, la topografia del bacino di attrazione oppure l'ampiezza del disturbo che l'ecosistema può tollerare prima di passare in stati alternativi. Tuttavia tutte queste definizioni sono specifiche degli ecosistemi e non sempre sono facilmente misurabili in campo.

Un'importante considerazione avanzata da Carpenter *et al.* (2001) è stata quella di capire se la resilienza possa essere misurata in maniera prospettiva, prevedendo cioè la capacità degli ecosistemi di resistere ai cambiamenti provocati dai disturbi; oppure in maniera retrospettiva, quindi valutando l'abilità degli ecosistemi tramite l'osservazione di passate esposizioni a pressioni esterne.

L'utilizzo degli indicatori al fine di valutare la resilienza ha avuto lo scopo di catturare particolari componenti di resilienza e di utilizzarli come processi chiave degli ecosistemi che possono essere direttamente misurati e che cambiano prima che intervengano i cambiamenti di stato.

Per misurare la resilienza, gli ecosistemi dovrebbero essere analizzati utilizzando un'ampia varietà di disturbi e questo risulta difficile da realizzare. Una soluzione a tale problema è stata quella di utilizzare dei disturbi lungo un gradiente. Tale approccio è stato utilizzato da molti autori in vari ecosistemi (Slocum e Mendelsohn, 2007).

Mitchell *et al.* (2000), in accordo con Pimm (1984), misurano la resilienza di una popolazione come $1/Tr$, dove Tr indica il tempo di ritorno all'equilibrio a seguito di una perturbazione; in particolare, Pimm (1984), definendo la resilienza come il tasso al quale la densità di popolazione

ritorna all'equilibrio a seguito di una perturbazione, propone la seguente formula nota come *equazione per il ritorno esponenziale all'equilibrio*:

$$X_t - X^* = (X^0 - X^*) e^{-Kt},$$

dove X_t esprime la densità di popolazione al tempo t , X^0 indica la densità di popolazione iniziale, X^* indica il valore corrente dello spostamento della densità dall'equilibrio, mentre $X^0 - X^*$ è il valore iniziale di questo spostamento. Il rapporto di queste due quantità indica il decadimento esponenziale e può essere indicato come e^{-Kt} . Di conseguenza, quando t assume il valore di $1/K$, il disturbo assume il valore di e^{-1} , che approssimativamente rappresenta il 37% del suo valore iniziale. Il reciproco del tasso costante K è una semplice misura di resilienza, che viene espressa come unità di tempo. Essa rappresenta la misura inversa di resilienza ed è nota come tempo di ritorno.

Nel presente lavoro, la resilienza è misurata in accordo con Pimm (1984).

Alla fine del 1970 sono stati condotti degli studi pionieri per valutare la resilienza degli ecosistemi terrestri e, in particolare, sul biota presente nel suolo (O'Neill, 1976; Kaufman, 1982; Herbert *et al.*, 1999; Wardle *et al.*, 2000; Griffiths *et al.*, 2001). In questi studi la resilienza è stata misurata utilizzando formule tra loro differenti, ma costruite sulle stesse strutture concettuali, cioè la differenza tra un suolo soggetto a disturbo ed uno di controllo. Orwin e Wardle (2004) hanno proposto una nuova formula, esprimendo la resilienza di un ecosistema (RL) al tempo x come:

$$RL \text{ at } t_x = \frac{2|D_0|}{(|D_0| + |D_x|) - 1}$$

D_0 esprime la differenza tra il suolo che ha subito il disturbo ed il suolo di controllo alla fine del disturbo a t_0 , mentre D_x esprime la differenza tra il controllo ed il suolo che ha subito il disturbo al tempo t_x scelto per misurare la resilienza. Tale indice risulta standardizzato dall'ammontare di cambiamenti inizialmente causati dal disturbo D_0 che determina lo stato dal quale il sistema deve recuperare. Questo indice di resilienza oscilla tra -1 e +1. Il valore 1 al tempo di misurazione indica il recupero totale, un valore più basso indica invece un tasso di recupero più lento. Se il valore assoluto di D_x si trova tra 0 ed il valore assoluto di D_0 , l'indice darà valori compresi tra 0 e 1. Un indice con valore 0 indica che il suolo non ha recuperato del tutto alla fine del disturbo

($D_0=D_x$), oppure che al tempo t_x il suolo si trova alla stessa distanza dal suolo di controllo alla fine del disturbo, ma in modulo inverso. Se il valore di D_x è più alto rispetto al valore assoluto di D_0 , l'indice darà un valore negativo.

Un altro di indice di resilienza (R) è stato proposto da Carpenter e Brock (2004), che hanno studiato popolazioni di pesci presenti all'interno di un lago.

In questo caso, per misurare la resilienza, è stata proposta la seguente formula:

$$R = \frac{A^* - A_{crit}}{A^*}$$

Dove A^* è la taglia della popolazione di pesci all'equilibrio, mentre A_{crit} è la taglia della popolazione dei pesci all'equilibrio instabile.

Infine, Costanza (1992), nella sua definizione di salute ecosistemica, ha proposto un indice di salute ecosistemica complessivo, composto da vigore dell'ecosistema, organizzazione dell'ecosistema e dall'indice di resilienza. L'indice di resilienza (R) varia da 0 a 1.

Successivamente, Rapport *et al.* (1998) hanno discusso tale definizione di salute ecosistemica ed hanno definito una serie di metriche da misurare per valutare l'indice di resilienza, come la produttività e la struttura di comunità.

Carpenter e Cottingham (1997) hanno introdotto il concetto di tempo di ritorno inteso come il periodo richiesto da un ecosistema per ritornare al suo stato originale a seguito di un disturbo. Il tempo di ritorno all'equilibrio stabile può essere utilizzato per misurare la resilienza ingegneristica in ecosistemi deterministici, oppure la resilienza di ecosistemi stocastici che hanno stati stabili multipli, se le perturbazioni sono piccole. In questi casi, cambiamenti nel tempo di ritorno possono essere utilizzati come misure empiriche di resilienza, utilizzate per confrontare risposte di differenti ecosistemi ad uno stesso disturbo.

Negli ecosistemi stocastici, soggetti a grandi disturbi, le perdite di resilienza, sono associate con lente dinamiche vicine ad un punto instabile. Tuttavia, il tempo di ritorno vicino al punto stabile potrebbe essere irrilevante.

Ives (1995) propone un metodo per stimare il tempo di ritorno da disturbi attraverso osservazioni di serie storiche di dati riguardanti ecosistemi stocastici.

L'autore suggerisce che il rapporto tra la variabilità nel tasso di crescita e la variabilità nella densità di popolazione, misura il tempo di ritorno per gli ecosistemi stocastici, in modo analogo

al tempo di ritorno per ecosistemi deterministici. L'indice di Ives propone una misura del tasso di ritorno stocastico che crea un'opportunità per comparare tempi di ritorno stocastici per un'ampia varietà di ecosistemi utilizzando serie storiche di dati attuali. La resilienza potrebbe essere misurata fittando un modello dinamico di serie storiche, calcolando equilibri, e calcolando la taglia del bacino di attrazione.

Per quanto riguarda la resistenza, pochi sono gli indici descritti per la sua misurazione considerati i pochi dubbi, al contrario della resilienza, sulla sua definizione.

In particolare, l'indice messo a punto da Orwin e Wardle (2004) è in grado di misurare la resistenza attraverso la seguente formula:

$$RS(t_0) = 1 - \frac{2|D_0|}{(C_0 + |D_0|)}$$

dove D_0 indica la differenza tra il controllo C_0 ed il sistema che ha subito il disturbo D_0 , dopo che il disturbo è cessato t_0 (Fig. 2.4.2).

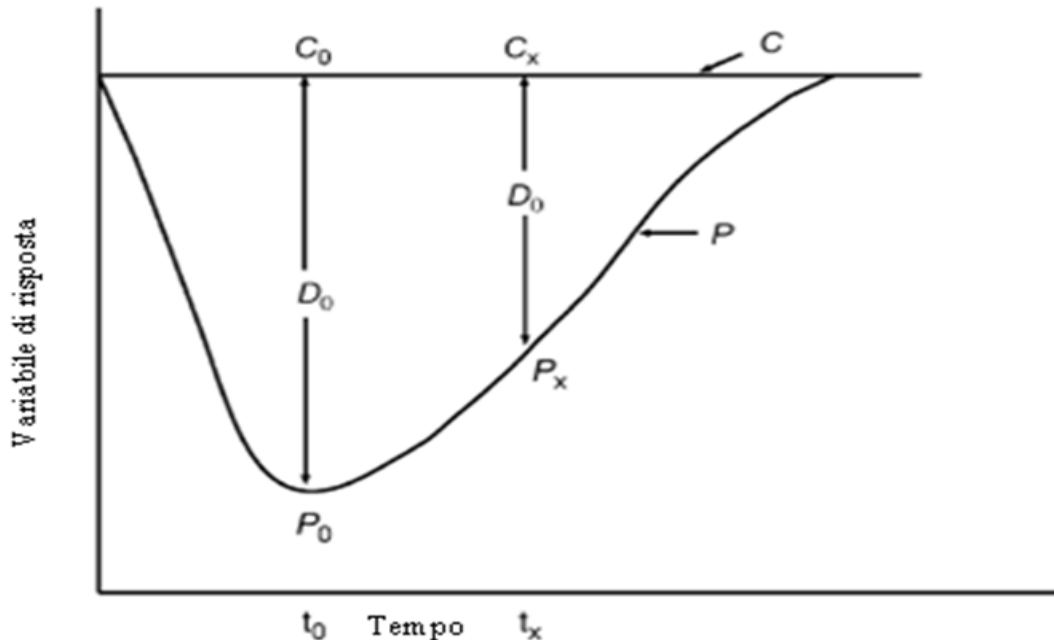


Fig. 2.4.2 - Esempio di resilienza e resistenza delle variabili di risposta al disturbo. In questo caso la variabile di risposta è rappresentata dal suolo che risponde al disturbo. La linea superiore rappresenta il suolo di controllo (non soggetto a disturbo) C mentre la linea inferiore rappresenta il suolo soggetto a disturbo P. Per quanto riguarda la resistenza, il valore per il suolo di controllo è C_0 , il valore per il suolo soggetto a disturbo è P_0 , mentre $C_0 - P_0 = D_0$. L'esempio mostra che la resilienza è data a t_x , con il valore del suolo di controllo a C_x , mentre il valore del suolo soggetto al disturbo è dato a P_x e la differenza tra i due è indicata con D_x , il tempo x può essere un qualsiasi punto vicino a t_0 .

L'indice è standardizzato dal controllo ed il valore che questo può assumere varia da - 1 a + 1.

Il valore +1 indica che il disturbo non ha avuto effetti (massima resistenza), mentre i valori più bassi indicano che il disturbo ha avuto effetti più evidenti.

2.5 Resilienza e Fanerogame marine

I disturbi generano una varietà di impatti multifattoriali che possono modificare i diversi fattori ambientali. Relativamente all'ambiente marino, ed in particolare ai sistemi a fanerogame, il disturbo viene definito come qualsiasi evento, naturale o antropico, che altera la disponibilità delle risorse utili portando alla degradazione o perdita delle piante.

I disturbi che possono colpire le fanerogame sono di tipo naturale (piogge abbondanti, *grazing*, mareggiate, infezioni) o antropico (eutrofizzazioni, riduzione della trasparenza delle acque, dragaggi e pesca a strascico). Entrambe le tipologie di disturbo hanno la capacità di produrre interruzioni tra praterie continue di fanerogame che sono definite "*patch* di tipo I" (Short e Wyllie-Echeverria, 1996; Holmquist, 1997; Fonseca e Bell, 1998; Townsend e Fonseca, 1998; Rose *et al.*, 1999; Nelson e Lee, 2001; Nakaoka *et al.*, 2006).

Il fattore naturale responsabile della formazione di queste *patch* è principalmente l'idrodinamismo. Infatti, le onde influenzano la variabilità interannuale delle fanerogame sia a scala di fascio che a scala di paesaggio (Duarte *et al.*, 2006) determinando la ridistribuzione del sedimento che cambia la lunghezza degli internodi dei piccoli fasci (*Thalassia testudinum* e *Cymodocea nodosa*) (Marbà *et al.*, 1994b; Marbà e Duarte, 1994; Marbà *et al.*, 1994a), e le correnti, invece, riducono la copertura e incrementano la frammentazione delle praterie (Fonseca e Bell, 1998). La formazione di *patch* di tipo I a causa di disturbi di tipo antropico è da attribuire a operazioni di dragaggio, installazione di boe (Walker *et al.*, 1989; Short *et al.*, 1991; Burdick e Short, 1999), recupero di ancore e catene (Williams, 1988b; Walker *et al.*, 1989; Francour *et al.*, 1999) ed alcune pratiche di pesca (Fonseca *et al.*, 1984, Peterson *et al.*, 1987, Orth *et al.*, 2002, Neckles *et al.*, 2005).

Di fronte a tali disturbi, le fanerogame mostrano una resilienza che nello specifico può essere associata a quella di tipo deterministico (Stone *et al.*, 1996), o ingegneristico, cioè al potenziale di recupero dopo il disturbo, che è la misura del tempo richiesto dall'ecosistema per ritornare all'equilibrio. Recentemente, è stata posta particolare attenzione all'uso di tecniche ricostruttive

come strumento per quantificare in maniera retrospettiva le dinamiche di crescita delle fanerogame (Duarte *et al.*, 1994). Generalmente, si utilizza l'intervallo di plastocrone (Duarte, 1991a) che rappresenta l'intervallo di tempo che intercorre fra la produzione di due moduli successivi, siano essi internodi, foglie o radici, caratteristica conservata nelle fanerogame per prevedere il tempo medio di formazione di nuovi moduli. Questo intervallo, inoltre, sembra essere correlato positivamente alle dimensioni della pianta (Fig. 2.5.1.1) per cui i meristemi delle piante più grandi, come ad esempio *P. oceanica*, impiegano più tempo per produrre un nuovo modulo rispetto a piante più piccole, come *Halophila stipulacea*. le unità di tempo sono anche specie specifiche (Duarte, 1991) e dipendono dalle condizioni ambientali (Hillman *et al.*, 1989). Tale metodo consente di determinare l'età della pianta e quindi di raccogliere quella serie di dati storici necessari per la stima e la possibile previsione dei processi biologici ed ecologici delle fanerogame.

Species	Leaf (days)	Rhizome (days)	Shoot (days)
<i>Amphibolis antarctica</i>	11.94	48.30	52.70
<i>Amphibolis griffithii</i>	31.57	87.71	
<i>Cymodocea nodosa</i>	31.68	28.21	22.90
<i>Cymodocea rotundata</i>	11.40	9.36	10.00
<i>Cymodocea serrulata</i>	12.70	12.69	21.20
<i>Enhalus acoroides</i>	35.60	35.60	
<i>Halophila decipiens</i>			4.50
<i>Halophila hawaiiiana</i>	2.10	4.20	
<i>Halophila ovalis</i>	2.20	3.31	2.20
<i>Heterozostera tasmanica</i>	22.61	12.78	
<i>Halodule uninervis</i>	9.60	8.67	7.90
<i>Halodule wrightii</i>	16.52	5.88	
<i>Posidonia angustifolia</i>	73.59	53.33	
<i>Posidonia australis</i>	54.40	47.88	
<i>Posidonia oceanica</i>	50.68	47.81	213.00
<i>Posidonia sinuosa</i>	124.19	124.63	
<i>Syringodium filiforme</i>	60.83	33.61	5.20
<i>Syringodium isoetifolium</i>	33.20	6.03	7.70
<i>Thalassia hemprichii</i>	10.90	6.81	38.50
<i>Thalassia testudinum</i>	21.93	7.40	24.70
<i>Thalassodendron ciliatum</i>	7.89	11.83	
<i>Thalassodendron pachyrhizum</i>	30.81	64.19	300.00
<i>Zostera marina</i>	15.29	15.29	42.30
<i>Zostera noltii</i>	13.71	13.71	2.80

Fig. 2.5.1.1 - Intervallo medio di plastocrone dei moduli (foglie, internodi di rizomi orizzontali e fasci) di diverse specie di fanerogame (Duarte, 1991; Marbà e Duarte 1998).

In ambiente marino, la resilienza o la resistenza delle fanerogame al disturbo variano in relazione alla specie (McRoy e Lloyd, 1981; Zieman e Zieman, 1989; Williams, 1990; Alberte *et al.*, 1994) ed al tipo di disturbo. Per esempio, a seguito di un'infezione da protozoi il completo recupero di una prateria di *Zostera marina* ha richiesto alcuni decenni, mentre il recupero dal *grazing* in specie come *Thalassodendron ciliatum* e *Syringodium filiforme*, può avvenire in tempi piuttosto rapidi (Duarte *et al.*, 2006). Quindi, mentre la prima specie ha una bassa (lenta) resilienza, quella delle seconde è più elevata (più veloce). Effettivamente, esiste una grande variabilità nelle strategie di recupero delle fanerogame che sono dipendenti dalle dimensioni della pianta (es., diametro del rizoma), dal ciclo vitale, dalle condizioni ambientali locali e regionali di sviluppo della pianta stessa (Rollon *et al.*, 1999; Olesen *et al.*, 2004; Rasheed, 2004). Specie di piccole dimensioni con un notevole potenziale di ricolonizzazione possono recuperare in pochi anni dopo un disturbo; mentre specie di grande dimensioni, con basso potenziale di ricolonizzazione, possono richiedere secoli per il ripristino se il processo è completamente reversibile (Duarte, 1995). A seguito di un declino significativo, *Cymodocea nodosa* è stata capace di recuperare rapidamente grazie alla grande quantità di semi presenti fra i sedimenti ed alla elevata dispersione delle sue talee; altre specie, come *Zostera marina*, mostrano bassa resilienza ma elevata capacità di adattamento, per cui a seguito di importanti regressioni, anch'essa è in grado di riprendersi in tempi brevi grazie alla sedimentazione stessa strategia di *C. nodosa* (Plus *et al.*, 2003). Inoltre, il recupero dal disturbo può variare rispetto al livello di danno subito e, come affermano Zieman *et al.* (1984), in relazione al danno che subiscono gli organi ipogei della pianta; il tempo di recupero può variare da cinque anni a diversi decenni (Short e Echeverria, 1996).

Nel confronto con l'ambiente terrestre, è da sottolineare che, poiché i tempi di turnover per le specie a vita lunga e per le riserve di nutrienti sono più brevi negli ecosistemi acquatici rispetto a quelli terrestri, anche i tempi di recupero (quindi la resilienza) risultano più veloci (Jones e Smith, 2009 e bibliografia citata all'interno).

2.5.1 Resilienza e *P. oceanica*

Tra le fanerogame marine, *P. oceanica* rappresenta la specie *climax* in Mediterraneo ed è l'unica specie capace di costruire la *matte*, cioè quella particolare struttura risultante dall'intreccio di

radici e rizomi, che intrappola sedimento e particelle al suo interno. Le praterie di *P. oceanica* sono paragonate alle barriere coralline, per la loro abilità di costruire il paesaggio sottomarino ed il ruolo nel fornire un habitat ad altri organismi. Malgrado l'importanza che l'ecosistema a *P. oceanica* riveste in Mediterraneo, la distribuzione di tale pianta risulta fortemente compromessa non solo per cause naturali ma, soprattutto, per le attività antropiche che provocano danni talvolta irreversibili (Fig.2.5.1.1).

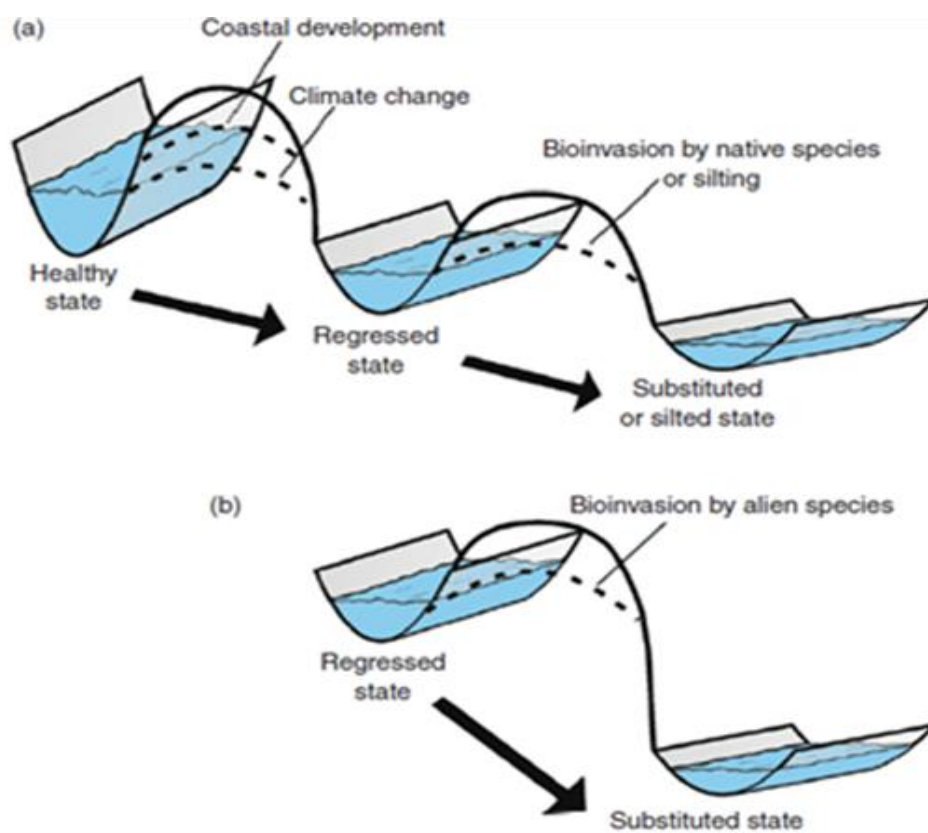


Fig. 2.5.1.1 - Rappresentazione schematica di un ecosistema a *P. oceanica* paragonato ad un fiume dove l'acqua è costantemente mossa tra le anse. Il flusso di acqua lungo il letto del fiume (Bacino d'attrazione) rappresenta lo stato dell'ecosistema in relazione alle variabili ecologiche. Il disturbo altera la resilienza dell'ecosistema (Linea tratteggiata) e causa il passaggio dell'ecosistema ad uno stato alternativo. La traiettoria in (a) potrebbe essere prevista conoscendo i cambiamenti nel regime di disturbo; quella in (b) potrebbe essere dovuta all'invasione di specie aliene, ed è imprevedibile (modificato da Montefalcone *et al.*, 2011).

In ampie zone del Mediterraneo, infatti, sono state osservate e descritte estese aree di regressione. La perdita di resilienza diventa evidente quando una prateria non riesce a recuperare a seguito di un disturbo e subisce il passaggio verso uno stato stabile alternativo, di qualità inferiore, che nello specifico si manifesta con la comparsa di zone di *matte* morta fra praterie

continue. La *matte* morta può essere colonizzata da alghe del genere *Caulerpa*; in particolare da *C. prolifera*, *C. taxifolia* e *C. racemosa* che sono considerate vicarianti di praterie di *P. oceanica* degradate (Montefalcone *et al.*, 2007). Il passaggio da *P. oceanica* ad alghe è di tipo non deterministico, pertanto non è possibile prevedere quando, dove e quale specie prenderà il posto di *P. oceanica* (Montefalcone *et al.*, 2010). A causa di queste caratteristiche di stocasticità, e imprevedibilità, la sostituzione di *P. oceanica* con le alghe invasive potrebbe essere considerato un evento reversibile. La resilienza in *P. oceanica* sembra tuttavia essere contrastante e variabile in relazione al disturbo, la cui frequenza gioca un ruolo importante. La resilienza è relativamente alta relativamente alle variazioni di temperatura, alla contaminazione di alcuni elementi, all'attacco di specie invasive e all'ancoraggio di piccole imbarcazioni, ma sembra più debole nei confronti della salinità, torbidità, tasso di sedimentazione, ancoraggio di grandi imbarcazioni e pesca a strascico. Nel caso di impatto di tipo meccanico (strascico e ancoraggio), le conseguenze sembrano dipendere dalla frequenza del disturbo (Boudouresque, 2006). In caso di impatti minori, *P. oceanica* è dotata di autorigenerazione attraverso la produzione di nuovi fasci, cioè attraverso la riproduzione vegetativa. Alcuni studi enfatizzano l'abilità di *P. oceanica* di ricolonizzare il substrato quando il disturbo che ha causato il suo declino sia cessato (Pergent-Martini *et al.*, 2002), ma essendo una specie a crescita molto lenta (massimo 7 cm/anno in Caye, 1982), il tempo necessario per ritornare alle condizioni precedenti al disturbo è veramente lungo. Inoltre, la capacità e la velocità di ricolonizzazione dei substrati dipende dalla natura del disturbo iniziale e la scomparsa del disturbo non implica automaticamente l'inizio della ricolonizzazione. Unitamente al basso tasso di crescita, la bassa diversità genetica della pianta, registrata nel bacino del Mediterraneo occidentale, può incidere in modo significativo sulla sua capacità di rispondere agli impatti dei cambiamenti ambientali (Procaccini *et al.*, 1996).

Al fine di misurare la perdita di resilienza in maniera empirica in *P. oceanica*, Montefalcone (2009) ha proposto un set di indici sintetici ecologici, in grado di valutare lo stato di salute delle praterie, quantificare il grado di sostituzione di *P. oceanica* ad opera di altre specie, misurare il livello di cambiamento di stato da parte delle praterie di fanerogame. In particolare, è stato usato l'indice di conservazione (CI) per valutare lo stato di salute di *P. oceanica*, in quanto tale indice misura l'abbondanza di *matte* morta in relazione alle piante vive di *P. oceanica*. Tale indice può rappresentare uno strumento utile per valutare l'evoluzione nel tempo di una prateria, mettendo in risalto situazioni di stabilità, miglioramento o regressione. Per misurare la quantità di prateria

sostituita da altre specie, è stato proposto invece l'indice di sostituzione (SI), in grado di misurare l'abbondanza proporzionale di altre specie rispetto alle piante vive di *P. oceanica*. Tale indice, applicato sempre alla stessa prateria, è in grado di definire se la sostituzione è permanente oppure no. Infine, è stato messo a punto il *Phase shift index* (PSI) che misura l'intensità dei passaggi di stato che avvengono all'interno delle praterie. Per la costruzione di tale indice, occorre considerare: il numero di piante vive e la quantità di *matte* morta, il numero di specie in grado di rimpiazzare *P. oceanica* con il loro relativo potenziale di colonizzazione.

Questi tre indici CI, SI e PSI, applicati contemporaneamente vengono utilizzati come misure indicative e complementari empiriche di resilienza negli ecosistemi a *P. oceanica*. Sulla base delle teorie di Costanza (1992), lo stato di salute delle praterie è direttamente correlato alla sua resilienza.

Gli indici attualmente utilizzati misurano la resilienza di *P. oceanica* a livello di comunità o di struttura, a nostra conoscenza nessuno riguarda la misura della resilienza a livello di pianta. Il presente studio approfondisce questo aspetto.

CAPITOLO III

UN DISTURBO NATURALE IN AMBIENTE MARINO

3.1 Aree Idrotermali

Le aree idrotermali sono delle zone in cui si ha fuoriuscita di acqua incandescente o gas proveniente dalla crosta terrestre, attraverso fratture sulla superficie terrestre, dovute ad attività di tipo vulcanico o movimenti delle placche tettoniche.

Il *range* di profondità a cui è possibile rinvenire le emissioni idrotermali è molto ampio, spaziando dalla fascia intertidale fino agli abissi; pertanto, sono divise secondo un gradiente batimetrico in: profonde (*deep*) se avvengono a profondità superiori a 200 m e superficiali se si ritrovano a profondità inferiore a 200 m (*shallow*) (Tarasov *et al.*, 2005). Questi due gruppi differiscono per molte caratteristiche che riguardano distanza dalla costa e parametri ambientali quali: temperatura ed emissioni di composti ridotti, metalli pesanti e composti gassosi, composizione, struttura e funzionamento delle comunità, distribuzione delle comunità e dei taxa (Tarasov *et al.*, 2005). La principale differenza fra i due tipi di ecosistema riguarda il fatto che le aree *deep* sono situate lontano dalla costa, sia di continenti che di isole, mentre le aree *shallow* sono associate a fenomeni vulcanici che prendono origine dalla costa; inoltre, in relazione all'attività della sorgente e all'età del sistema idrotermale, le zone di emissione, siano esse *shallow* oppure *deep*, ricoprono una superficie che può variare da una decina di chilometri fino ad un centinaio di metri quadrati. Per quanto riguarda la temperatura, a basse profondità la temperatura dei fluidi è compresa tra 10 e 119 °C mentre la temperatura dei sedimenti può raggiungere i 95,8 °C (Dando *et al.*, 1995; Botz *et al.*, 1996; Fitzsimons *et al.*, 1997; Tarasov, 1999, 2002). Le aree *deep*, invece, sono caratterizzate da fluidi a maggiore temperatura, dovuta alla penetrazione dell'acqua di mare all'interno della crosta, la quale si trova alla temperatura di 1200°C, generando così emissioni che possono superare i 400°C (Barriga *et al.*, 1997). Nelle aree *shallow* rispetto alle *deep* è presente la fase gassosa oltre che una maggiore concentrazione di O₂; inoltre in esse, l'acqua di origine meteorica gioca un ruolo fondamentale nella formazione dei fluidi emessi dalle aree idrotermali (Tarasov *et al.*, 2005), contribuendo, in base al suo rapporto con l'acqua marina, a creare un enorme varietà di condizioni (Pichler *et al.*, 1999; Tarasov, 1999; Prol-Ledesma, 2003). I più importanti elementi presenti nei fluidi in tutti i sistemi

idrotermali e nelle acque circostanti sono i composti ridotti (H_2S , CH_4 , e H_2) ed i metalli, utilizzati per i processi biologici e per la distribuzione di comunità animali; nei fluidi dei sistemi profondi è presente una maggiore concentrazione di CH_4 e H_2 . I sistemi *shallow* sono invece caratterizzati da una maggiore concentrazione di elementi biogenici (i più importanti sono N, P e Si), provenienti da: fluidi emessi dai campi, la rigenerazione bentonica e la diffusione nella colonna d'acqua, l'azione delle maree e l'affondamento di particolato terrigeno (Stuben *et al.*, 1996; Tarasov, 1999, 2002).

3.2 Comunità associate alle aree idrotermali

Nel modello di distribuzione spaziale degli organismi, sia nelle aree *shallow* che in quelle *deep*, il punto di emissione dei fluidi idrotermali ricopre il ruolo di centro strutturante (Tarasov *et al.*, 2005), soprattutto nelle comunità dei sistemi profondi dove la produzione primaria è basata sul processo della chemiosintesi ed i fluidi emessi, ricchi in sostanze ridotte, hanno un diretto controllo sulla distribuzione delle cosiddette *mats*. Nei sistemi *deep*, le *mats* sono spesso caratterizzate da batteri filamentosi incolori dello zolfo, *Beggiatoa*, *Thiotrix*, *Thiovulum* e *Thiomicrospira* (Jannasch e Wirsen, 1981; Gundersen *et al.*, 1992; Karl, 1995). Nei siti poco profondi, il ruolo della chemiosintesi nella produzione di biomassa è parallelo alla fotosintesi, che viene attuata dal fitoplancton, i cui generi dominanti sono le diatomee *Thalassiosira*, *Chaetoceros* e *Melosira* (Tarasov *et al.*, 1991, 1993, 1999), e da altre componenti fotoautotrofiche della comunità pelagica come i cianobatteri e le Cryptophyta del genere *Chroomonas* (Tarasov *et al.*, 1985, 1986, 1990, 1999, 2002). Sorokin *et al.* (1998, 2003) hanno stimato che il tasso di chemiosintesi, nei sistemi idrotermali poco profondi, è compreso tra 2 e 15 mg C m^{-3} /giorno. La proporzione di produzione chemiosintetica rispetto al totale dell'area considerata varia da 1% a 50% (Tarasov, 1999). La peculiarità è che la chemiosintesi avviene non soltanto in prossimità del fondale marino, ma anche negli strati superficiali delle acque, dove si riscontra la presenza dei fluidi caldi derivanti dalle emissioni sottostanti (Tarasov *et al.*, 2005). Un contributo sostanziale alla produzione primaria nei sistemi *shallow*, sia essa sottoforma di fotosintesi o di chemiosintesi, è dato dalla produzione primaria che avviene nelle *mats* batteriche, presentando un alto tasso di assimilazione di CO_2 , che varia da 2 a 27 mg C m^{-1} /giorno (Lein e Pimenov, 2002). Le *mats* di questi sistemi hanno una struttura più complessa rispetto a quelle dei

sistemi profondi e le emissioni hanno un controllo diretto sulla loro distribuzione; si distinguono tre tipologie principali: le *mats* a diatomee, le *mats* “alghe-batteri” e le *mats* batteriche.

Le *mats* a diatomee si sviluppano nelle vicinanze di emissioni carenti in acido solfidrico (H_2S); sono spesso costituite da diatomee filamentose dei generi *Melosira* e *Thalassiosira*, e possono raggiungere i 30 cm di spessore (Ryabushko e Tarasov, 1989).

Le *mats* “alghe-batteri” sono caratterizzate dall’associazione di diatomee con vari gruppi di microorganismi fotosintetici che riducono od ossidano i composti dello zolfo: tiobatteri, batteri rossi, verdi ed incolori dello zolfo. Queste associazioni si sviluppano a temperature superiori ai 55-60°C. La distruzione e la sintesi della materia organica in questi sistemi sono collegate al ciclo dello zolfo (Starynin *et al.*, 1989; Nesterov *et al.*, 1991; Tarasov *et al.*, 1990, 1991; Tarasov, 1999, 2002). La composizione caratteristica delle *mats* batteriche prevede la presenza di tiobatteri del genere *Thiobacillus*, *Thiomicrospira* e *Thiosphaera*, o di batteri filamentosi incolori dello zolfo come *Thiothrix* o *Beggiatoa*. I principali processi biogeochimici in queste *mats* sono l’ossidazione dei composti ridotti dello zolfo (H_2S , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$) a zolfo elementare, tiosolfato o solfato, e la sintesi di materia organica (Dubinina, 1989; Namsaraev *et al.*, 1991; Nesterov *et al.*, 1991; Sorokin, 1991). Quando le concentrazioni di H_2S e di materia organica raggiungono elevate concentrazioni nell’ambiente, i batteri incolori dello zolfo si comportano come chemioeterotrofi, mineralizzando la materia organica.

Altra componente caratteristica di tutti i sistemi idrotermali sono i batteri termofili e gli archaea ipertermofili, che si sviluppano sotto la superficie dei sedimenti circostanti le emissioni termali (Miroshnichenko *et al.*, 1998, 1999, 2005; Bonch-Osmolovskaya *et al.*, 1990, 1991, 1993; Fitzsimons *et al.*, 1997; Dando *et al.*, 1999; Kostyukova *et al.*, 1999). I batteri termofili distruggono in anaerobiosi la materia organica trasformandola in CO_2 e riducono lo zolfo elementare a H_2S a temperature comprese tra 50°C e 90°C, mentre a temperature più basse il fenomeno è presente con tassi di trasformazione inferiori (Bonch-Osmolovskaya *et al.*, 1990, 1991, 1993). Inoltre, nella distruzione della materia organica sono coinvolti anche i saprofiti, organismi distruttori di cellulosa e solfato, batteri denitrificanti e batteri metanogeni (Borzenkov *et al.*, 1989; Karnachuk *et al.*, 1989; Namsaraev *et al.*, 1989, 1994).

Lo zooplancton è un importante componente delle comunità idrotermali dei sistemi poco profondi, dove la biomassa e l’abbondanza possono raggiungere valori molto importanti, che superano 800 mg m^{-3} (2-3 volte più alto se comparato con i valori delle acque circostanti) anche

grazie all'elevata presenza di fitoplancton di cui si nutrono (Kosihina e Malakhov, 1991; Tarasov, 1999, 2002). Alcuni organismi della macrofauna, come per esempio i grandi invertebrati più comuni nel sublitorale roccioso *Paracentrotus lividus* e *Arbacia lixula* (ricci di mare), subiscono una riduzione drastica nella loro abbondanza in siti con emissioni idrotermali, dove il pH raggiunge valori di 7.4-7.5, a causa del loro scheletro di $(Ca,Mg)CO_3$, che subisce il processo di dissoluzione chimica a tali valori di pH (Hall-Spencer *et al.*, 2008). La perdita di tali organismi si riflette a livello dell'intero ecosistema, causando un deterioramento della complessità e della stabilità dell'ambiente. Altri organismi come i giovanili dei gasteropodi *Osilinus turbinata* e *Patella caerulea* risultano assenti in aree con pH inferiore a 7,4, mentre gli adulti (includendo anche *Hexaplex trunculus* e *Cerithium vulgatum*) risultano indeboliti dall'acidificazione delle acque, effetto che probabilmente aumenta il loro rischio di predazione (Hall-Spencer *et al.*, 2008).

3.3 Effetti delle aree idrotermali sulle fanerogame marine

Le emissioni idrotermali sottomarine generano cambiamenti, nelle caratteristiche chimico-fisiche della colonna d'acqua e nei sedimenti, che incidono sulle comunità associate alle fanerogame marine, con effetti a livello dell'intero ecosistema. In particolare, i gas emessi dai campi idrotermali *shallow* includono principalmente CO_2 , H_2S e CH_4 (Italiano e Nuccio, 1991; Calanchi *et al.*, 1995; Dando *et al.*, 1995a). In prossimità delle emissioni, il risultato di questa maggiore pressione parziale di CO_2 (pCO_2) è la riduzione significativa dei valori di pH, la quale comporta una diminuzione della concentrazione dello ione carbonato (CO_3^{2-}) e la diminuzione dello stato di saturazione (Ω) del carbonato di calcio ($CaCO_3$) (Martin *et al.*, 2008).

Analisi su rizomi di *P. oceanica* prelevati in zone con emissioni idrotermali evidenziano gli effetti della diminuzione nei valori di pH sulla fanerogama marina soprattutto per quanto riguarda la produzione primaria (Hall-Spencer *et al.*, 2008); un alto valore di produzione primaria è stato registrato in aree con pH 7,6, dove la densità dei rizomi era significativamente più alta ed approssimativamente 30% in più rispetto alle aree circostanti (Fig. 3.3.1). Le analisi sulle comunità epifite presenti sulle foglie di *P. oceanica* in prossimità dei campi idrotermali hanno evidenziato che la diminuzione del pH ed i ridotti stati di saturazione del $CaCO_3$ causano la dissoluzione degli epifiti calcarei presenti, sottolineando la diminuzione di questi organismi

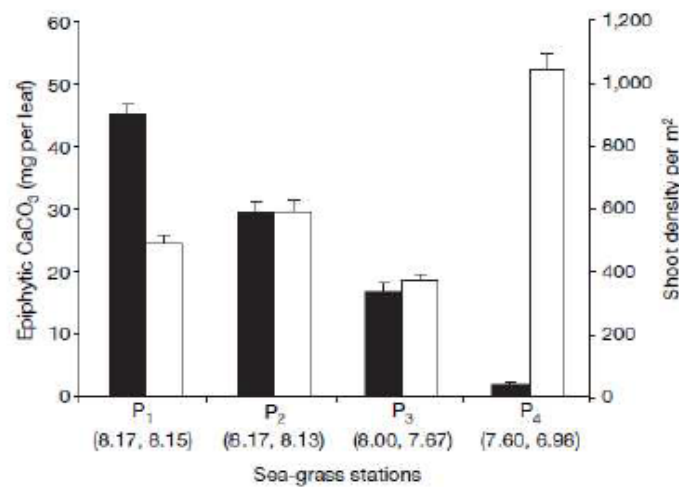


Fig. 3.3.1 - Grafico delle densità dei rizomi (colonne bianche) e della copertura epifitica (colonna scura) in 4 siti con pH differenti (Hall-Spencer *et al.*, 2008).

del 50% in siti dove il pH misurato è di 8,0 e pari a zero laddove il pH scende ad un valore di 7,0 (Martin *et al.*, 2008). Epifiti calcarei come le alghe coralline incrostanti rivestono un ruolo fondamentale nell'ecosistema a *P. oceanica*. Esse infatti contribuiscono all'elevata dinamica del CaCO₃ influenzando il flusso di CO₂ e rivestendo un ruolo determinante nell'accumulo di sedimento nelle praterie della fanerogama (Canals e Ballesteros, 1997). La colonizzazione delle foglie di *P. oceanica* da parte di questi organismi incrostanti è importante per l'instaurarsi di successioni ecologiche a cui partecipano anche organismi come: diatomee, spugne, foraminiferi ed alghe più evolute (Corlett e Jones, 2007); di conseguenza, alterazioni a livello di tale successione potrebbero determinare cambiamenti in numerosi gruppi di organismi epifiti e nelle reti trofiche ad essi associate (Martin *et al.*, 2008). Epifiti calcarei come i briozoi sono, invece, in grado di sopravvivere anche in siti con valori di pH inferiore a 7,0 e con oscillazioni temporali di pH di una unità. La capacità di sopravvivere a tali condizioni è dovuta alla composizione del loro scheletro. Questi, infatti, presentano una struttura scheletrica formata da (Ca,Mg)CO₃ con una concentrazione di Mg che varia da 0,1 a 3%, notevolmente inferiore alla concentrazione presente nello scheletro di alghe coralline, nelle quali il Mg varia da 3,5 a 6%. Ciò rende i briozoi più resistenti alla dissoluzione chimica a pH basso.

CAPITOLO IV

MATERIALI E METODI

4.1 Ricerca bibliografica

Al fine di comprendere lo stato dell'arte sull'argomento, è stata condotta una ricerca bibliografica in quattro database di riviste scientifiche (Scopus, Caspur, ISI Web of Science, Science Direct) utilizzando la combinazione delle seguenti *keywords*: *Posidonia oceanica*, *seagrass*, *Resilience*, *Resistance*, *Time of Recovery* e *recovery*. La ricerca è stata condotta in modo mirato e le parole chiave sono state combinate attraverso operatori logici. In questo lavoro si è scelto di utilizzare AND che ha lo scopo di indicare che si stanno cercando tutti i lavori che riportano, ovunque nel testo, tutte le *keywords* anche se in parti differenti del lavoro.

Sono stati trovati complessivamente 1493 articoli; di ognuno di questi è stato letto preliminarmente il titolo e, se ritenuto inerente all'argomento, si è proceduto alla lettura dell'*abstract*, in tal modo non è stato escluso nessun articolo anche laddove l'argomento è stato trattato in maniera marginale. Inoltre, si è ritenuto opportuno avvalersi anche dell'utilizzo del database in possesso del Dipartimento di Scienze della Terra e del Mare al fine di avere un quadro completo dell'argomento.

4.2 Area di studio

L'isola di Panarea rappresenta la parte emergente di un vulcano sottomarino, alto più di 2000 m e largo 20Km, situato all'interno dell'Arcipelago delle isole Eolie, nel Tirreno meridionale (Gabbianelli *et al.*, 1993; Gamberi *et al.*, 1997). Ad est di Panarea sorgono gli isolotti di Basiluzzo, Dattilo, Panarelli, Lisca Bianca, Bottaro, Lisca Nera e Formica che formano un vero e proprio arcipelago (Esposito *et al.*, 2006) (Fig. 4.2.1).

A largo della costa orientale di Panarea è presente un campo geotermale di circa 4 km² (Gabbianelli *et al.*, 1986, 1990) (Italiano e Nuccio, 1991; Esposito *et al.*, 2006 e riferimenti all'interno) dal quale fuoriescono fluidi incandescenti che, attraverso fratture della crosta terrestre, raggiungono il fondale marino (Italiano e Nuccio, 1991; Francofonte *et al.*, 1996; Inguaggiato e Italiano, 1998). Queste emissioni sottomarine rilasciano gas e acque termali con un flusso di circa 10⁶-10⁷ l giorno⁻¹ (Italiano e Nuccio, 1991) e con valori di temperatura e pH che

variano fra 48 e 54°C e 4,7 e 5,4, rispettivamente (Gugliandolo *et al.*, 2006).

Durante la notte tra il 2 e il 3 Novembre del 2002, in coincidenza con un evento sismico di bassa magnitudo ($< 1,8$) (Saccorotti *et al.*, 2003), nell'area circostante gli isolotti di Bottaro (Caliro *et al.*, 2004) e Lisca Bianca, è stato osservato un fenomeno di degassazione. Nello sfogo principale vicino a Bottaro e ad una profondità compresa tra 10 e 15m, si era formato un cratere di 20m x 14m e 10m di profondità (Capaccioni *et al.*, 2005), rafforzando l'ipotesi che la formazione del cratere fosse stata causata da un evento di tipo esplosivo (Caracausi *et al.*, 2005a). Vicino all'isolotto l'eruzione ha portato alla fuoriuscita di un flusso di gas pari a 10^8 – 10^9 l giorno⁻¹ (Caliro *et al.*, 2004; Caracausi *et al.*, 2005a), circa due ordini di grandezza in più rispetto alla media totale del flusso di gas misurato nella zona in condizioni normali (Italiano e Nuccio, 1991); inoltre, nel sito in questione si rilevarono temperature fino a 50°C ed un pH compreso tra 5,0 e 5,5 (Capaccioni *et al.*, 2005b).

Anche dopo l'esplosione il sistema è rimasto attivo per diversi mesi fino alla metà del 2003, dopodiché il cratere ha cominciato a ridurre progressivamente l'intensità dei flussi gassosi (Caracausi *et al.*, 2005b; Esposito *et al.*, 2006; Aliani *et al.*, 2010).

4.3 Scelta dei siti e campionamento di *P. oceanica*

Lo studio è stato condotto su campioni prelevati a luglio 2011, al largo della costa orientale di Panarea, dove sono stati scelti due siti di campionamento. Il primo sito, posto nella parte a Nord-Est dell'isolotto di Bottaro, è caratterizzato da una persistente emissione di CO₂. Il secondo sito, scelto come area di controllo, è situato ad una distanza di circa 1 km da Bottaro, e più precisamente in prossimità dell'isola di Dattilo, dove non è presente alcuna attività idrotermale. I campioni, raccolti a mezzo d'immersione A.R.A. ad una profondità compresa tra 5 e 8 m, consistevano in sei intere "zolle", costituite da sedimento, radici, assi plagiotropi ed ortotropi, denominate *matte*. La fase propedeutica all'analisi sulla crescita di *P. oceanica* è stata la rimozione delle radici e del sedimento, nonché la separazione in singoli individui, rappresentati da un rizoma principale plagiotropo e un numero variabile di rizomi ortotropi (Fig. 4.3.1).

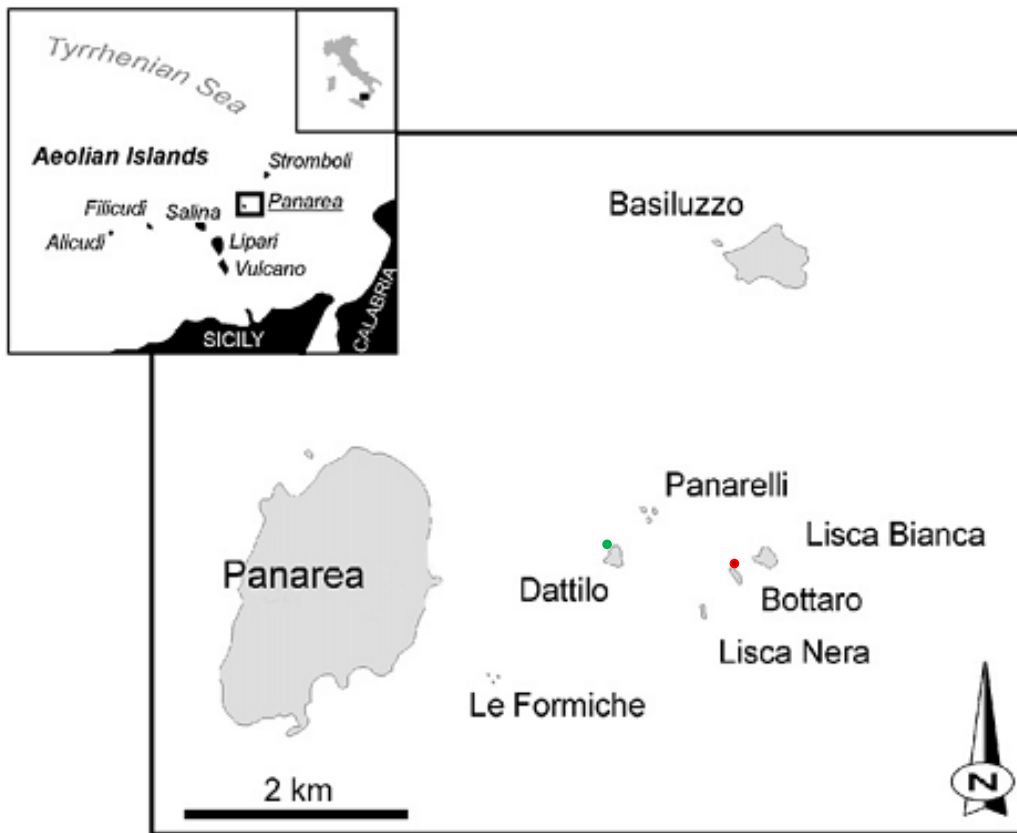


Fig. 4.2.1 - Area di studio. In rosso, il sito impattato (Bottaro); in verde, il sito di controllo (Dattilo).



Fig. 4.3.1 - Individuo campione di *P. oceanica*.

4.4 Analisi di laboratorio

4.4.1 Analisi lepidocronologica sui rizomi ortotropi

La stima dei parametri biometrici dei rizomi di *P. oceanica*, e la loro dinamica annuale, è stata effettuata applicando l'analisi lepidocronologica (Pergent, 1987). Essa consiste nell'osservazione dei cambiamenti ciclici delle scaglie di *P. oceanica* (le basi delle foglie che hanno perduto il lembo e sono rimaste attaccate al rizoma; Fig. 4.4.1.1) e nell'isolamento dei frammenti di rizoma corrispondenti ad ogni ciclo, avente risoluzione annuale. Ciò permette di valutare, al pari della dendrocronologia, in maniera indiretta, datando ogni segmento di rizoma, le alterazioni naturali e antropiche, a cui è andato incontro l'ecosistema nel corso degli anni.

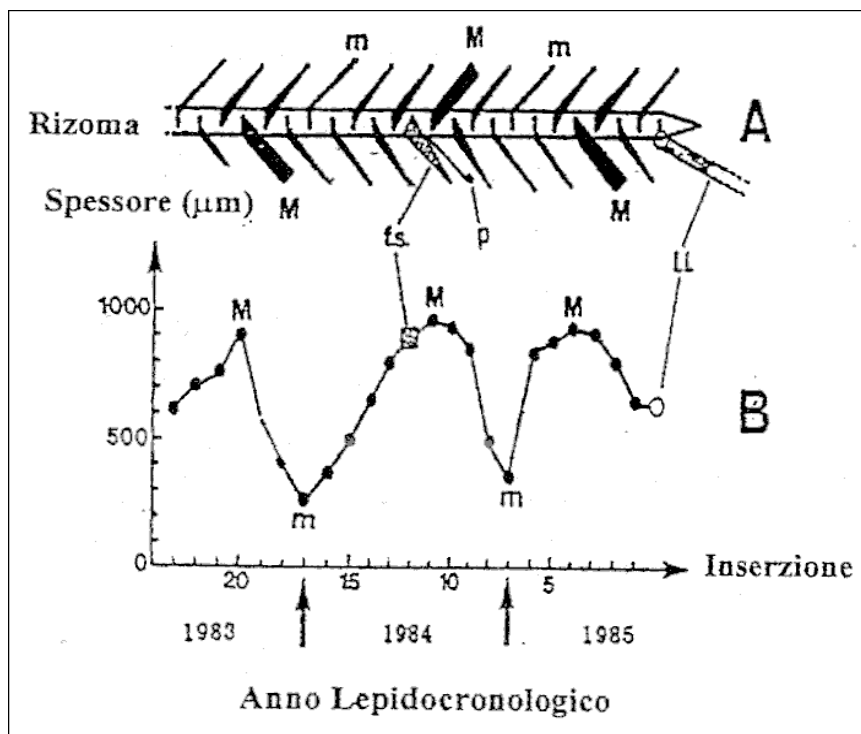


Figura 4.4.1.1 Disposizione delle scaglie lungo un rizoma ortotropo (A) e corrispondenti cicli di variazione dello spessore delle scaglie; (B). E' indicato il senso cronologico dei cicli ("anni lepidocronologici"). M - scaglie di spessore massimo per ogni ciclo; m - scaglie di spessore minimo per ogni ciclo; f.s. - peduncolo florale; p - brattea; l.l. - foglia vivente. Il peduncolo florale è stato indicato solo per la possibile posizione lungo il fascio e non per lo spessore (Pergent *et al.*, 1989).

Per ogni individuo, da ogni rizoma plagiotropo sono stati staccati i fasci ortotropi e numerati secondo il loro ordine d'inserzione. Successivamente, i fasci sono stati analizzati singolarmente

staccando, mediante l'utilizzo di lamette, le scaglie a partire dalla base del rizoma (in posizione distale rispetto al fascicolo fogliare - scaglie più vecchie) fino all'apice (in prossimità delle foglie viventi - scaglie più recenti) (Pergent, 1990). Ogni scaglia è stata sezionata a circa 10-12mm dalla base per verificare, attraverso un microscopio binoculare con obiettivo micrometrico, lo spessore della parte centrale e individuare, in tal modo, le scaglie con spessore minimo. Sono state, infine, isolate le porzioni di rizoma comprese tra due scaglie di spessore minimo che corrispondono ad un ciclo, detto "anno lepidocronologico". Nel caso in cui le scaglie erano bruciate o mancanti, è stato utilizzato l'intervallo di plastocrone (Duarte, 1991a), basandosi sull'osservazione della successione e dello spessore degli internodi (porzioni di rizoma compresi tra le tracce delle scaglie perse).

La datazione di ogni frammento è stata effettuata partendo dall'anno di campionamento e procedendo a ritroso, avendo cura di segnalare, per ogni anno, la presenza di eventuali fioriture e ramificazioni, con l'indicazione della scaglia al di sotto della quale esse sono state trovate.

Infine, le singole porzioni di rizoma isolate sono state essiccate in stufa a 60°C per 48h e successivamente pesate, al fine di effettuare una stima della produzione primaria della pianta.

L'applicazione del metodo lepidocronologico ha permesso di stimare, quindi,:

- allungamento medio annuale dei rizomi;
- numero di foglie prodotte annualmente;
- produzione primaria annuale dei rizomi;
- scoperta e datazione di paleo-fioriture.

Inoltre, per valutare il modello di distribuzione delle fioriture, sono stati calcolati i seguenti indici:

- FI: intensità di fioritura, definita come la porzione di rizoma che presenta un peduncolo florale all'interno di un anno, cioè il numero di porzioni di rizoma fiorite sul numero totale di porzioni per anno (Diaz-Almela *et al.*, 2006);
- FF: frequenza di fioritura, definita come le porzioni di anni che in una data prateria è fiorita, cioè il numero di anni fioriti sul numero totale di anni (Diaz-Almela *et al.*, 2006).

4.4.2 Analisi isotopiche

Dopo l'analisi lepidocronologica, sono stati selezionati quattro fasci per sito al fine di condurre

le analisi isotopiche. L'intervallo temporale in cui sia le scaglie che i rizomi avevano una biomassa sufficiente per condurre le analisi è stato limitato agli anni lepidocronologici compresi tra il 1996 ed il 2010.

I campioni secchi, riconducibili ai singoli frammenti annuali, sono stati polverizzati utilizzando un micromulino e successivamente sono stati pesati (circa 2,5 mg) in capsule di stagno. Il rapporto fra gli isotopi stabili del carbonio è stato analizzato utilizzando uno spettrometro di massa, *Isotope Ratio Mass Spectrometer* (IRMS; Thermo Scientific Delta Plus XP, Bremen, Germany) accoppiato ad un analizzatore elementare (EA; Thermo Scientific 1112, Bremen, Germany). I risultati sono stati espressi in $\delta\text{‰}$ *versus* V-PDB in accordo con l'equazione:

$$\delta^{13}\text{C} = [(R_A - R_r) / R_r] \times (10^3),$$

dove R_A e R_r esprimono il rapporto tra $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ rispettivamente, nel campione e nello standard.

4.5 Misure di disturbo, resilienza e resistenza

Al fine di misurare il disturbo e le proprietà emergenti del sistema quali la resilienza e la resistenza, sono state utilizzate delle formule presenti in letteratura e già precedentemente descritte. In particolare, per il calcolo del disturbo è stata utilizzata la formula proposta da Jones e Schmitz (2009):

$$D = [(I - P) / I] \times 100$$

dove P = misura quantitativa delle variabili riportate subito dopo il disturbo e I = condizione prima del disturbo.

Il calcolo della resilienza è stato effettuato utilizzando la formula proposta da Pimm (1984), in cui la resilienza è calcolata come: $1/Tr$, dove Tr = Tempo di ritorno all'equilibrio (cfr. par. 2.3).

Infine, la resistenza è stata calcolata come rapporto del valore della variabile dopo il cambiamento diviso il valore della stessa variabile prima del cambiamento

4.6 Analisi statistiche

Per determinare quali variabili avessero mostrato una risposta in riferimento al disturbo è stata eseguita un'analisi di regressione segmentata (Muggeo 2003, 2008). Tale analisi statistica

costituisce uno strumento efficace per modellare cambiamenti bruschi in una variabile dipendente in conseguenza di continui cambiamenti della variabile esplicativa. In particolare, il modello di analisi ha l'obiettivo di individuare due o più rette di regressione unite in punti, cosiddetti di svolta (*breakpoint*), da stimare. Tale procedura semiparametrica ha quindi permesso di verificare l'esistenza di *breakpoints* nelle diverse variabili considerate, stimando nel contempo la loro posizione. Dal momento che per stimare la resilienza e la resistenza di un sistema sono necessari tre punti di osservazione nel tempo, nell'implementazione dell'analisi di regressione segmentata è stata imposta la stima di tre punti di svolta. La differenza nella pendenza prima e dopo ciascun *breakpoint*, è stata analizzata in accordo al test di Davies (Muggeo, 2008).

Inoltre, poiché studi precedenti hanno dimostrato che l'andamento delle variabili lepidocronologiche dipende in modo determinante anche da variabili endogene, quali l'età del fascio (Tomasello *et al.*, 2005; Tomasello *et al.*, 2006; Calvo *et al.*, 2006; Tomasello *et al.*, 2007), questa variabile è stata inclusa nei rispettivi modelli come covariata per evitare l'effetto confonditore dovuto alle differenze di età tra i fasci analizzati (Tomasello *et al.*, 2007).

CAPITOLO V

RISULTATI

5.1 Dinamiche di crescita della pianta

L'analisi lepidocronologica ha permesso di isolare e datare 2293 segmenti di rizoma annuali rilevati in 194 fasci di *P. oceanica* esaminati. In questo studio sono stati trattati campioni aventi un *range* temporale compreso tra il 1987 ed il 2011. Inoltre, l'analisi lepidocronologica accoppiata al metodo dell'intervallo di plastocrone ha permesso di esaminare rizomi fino al terzo ordine di ramificazione. L'età dei fasci analizzati variava da 1 a 24 anni con una media di $8,49 \pm 0,14$ anni. L'analisi di tutti i rizomi ha permesso di evidenziare valori di allungamento medio annuale della pianta pari a $11,5 \pm 0,12$ mm/rizoma, mentre per quanto riguarda il numero di foglie prodotte è stato raggiunto un valore massimo di 11 a fronte di un valore medio pari a $7,4 \pm 0,03$ foglie/rizoma/anno. Inoltre, i valori di produzione primaria presentavano un valore massimo annuale di 587,7 mg p.s./rizoma e valori medi annuali pari a $119,2 \pm 1,85$ mg p.s./rizoma. Infine, sono stati riscontrati in tutto 15 residui di peduncoli fiorali e gli episodi di fioritura sono stati osservati soltanto in 4 dei 24 anni analizzati. Per questione di uniformità con le altre analisi, sono stati rappresentati soltanto 17 anni lepidocronologici (dal 1995 al 2011).

Analizzando i due siti singolarmente (tab. 5.1.1), si è rilevato che i rizomi presentano un'età media di $8,9 \pm 0,2$ anni nel sito di Bottaro e di $7,9 \pm 0,2$ anni nel sito di Dattilo. Relativamente all'allungamento medio annuale dei rizomi, sono stati registrati valori di 11 mm/anno a Bottaro e di 12,2 mm/anno a Dattilo. Inoltre, si è osservato un differente andamento temporale nel sito posto in corrispondenza della sorgente d'impatto (Bottaro) rispetto al sito di controllo (Dattilo) (fig. 5.1.1 a, b). In particolare, negli anni 1999 ed il 2004 è stata registrata la più bassa velocità di crescita, mentre a Dattilo i minimi si riscontrano nel 2006 e 2010. Più precisamente nel 2004, a Bottaro, è stato registrato il valore medio minimo assoluto di allungamento pari a 7,8 mm/rizoma/anno (fig. 5.1.1 a, b, c). Il numero medio di foglie prodotte annualmente registrato è di $7,1 \pm 0,04$ e di $7,8 \pm 0,05$ a Bottaro e a Dattilo, rispettivamente (Fig. 5.1.2). Infine, i valori medi annuali di produzione primaria registrati sono di $93,0 \pm 1,7$ mg p.s./rizoma a Bottaro e di $157,7 \pm 3,3$ mg p.s./rizoma a Dattilo.

Tabella 5.1.1 - Valori medi annuali (\pm e.s.) di allungamento, foglie prodotte e produzione primaria per ogni sito.

Variabili di crescita	Bottaro	Dattilo
Età (anni)	8,9 \pm 0,2	7,9 \pm 0,2
Allungamento dei rizomi (mm/rizoma/anno)	11 \pm 0,2	12,2 \pm 0,2
Foglie prodotte (n/rizoma/anno)	7,1 \pm 0,04	7,8 \pm 0,05
Produzione Primaria (mg p.s./rizoma/anno)	93,0 \pm 1,7	157,7 \pm 3,3

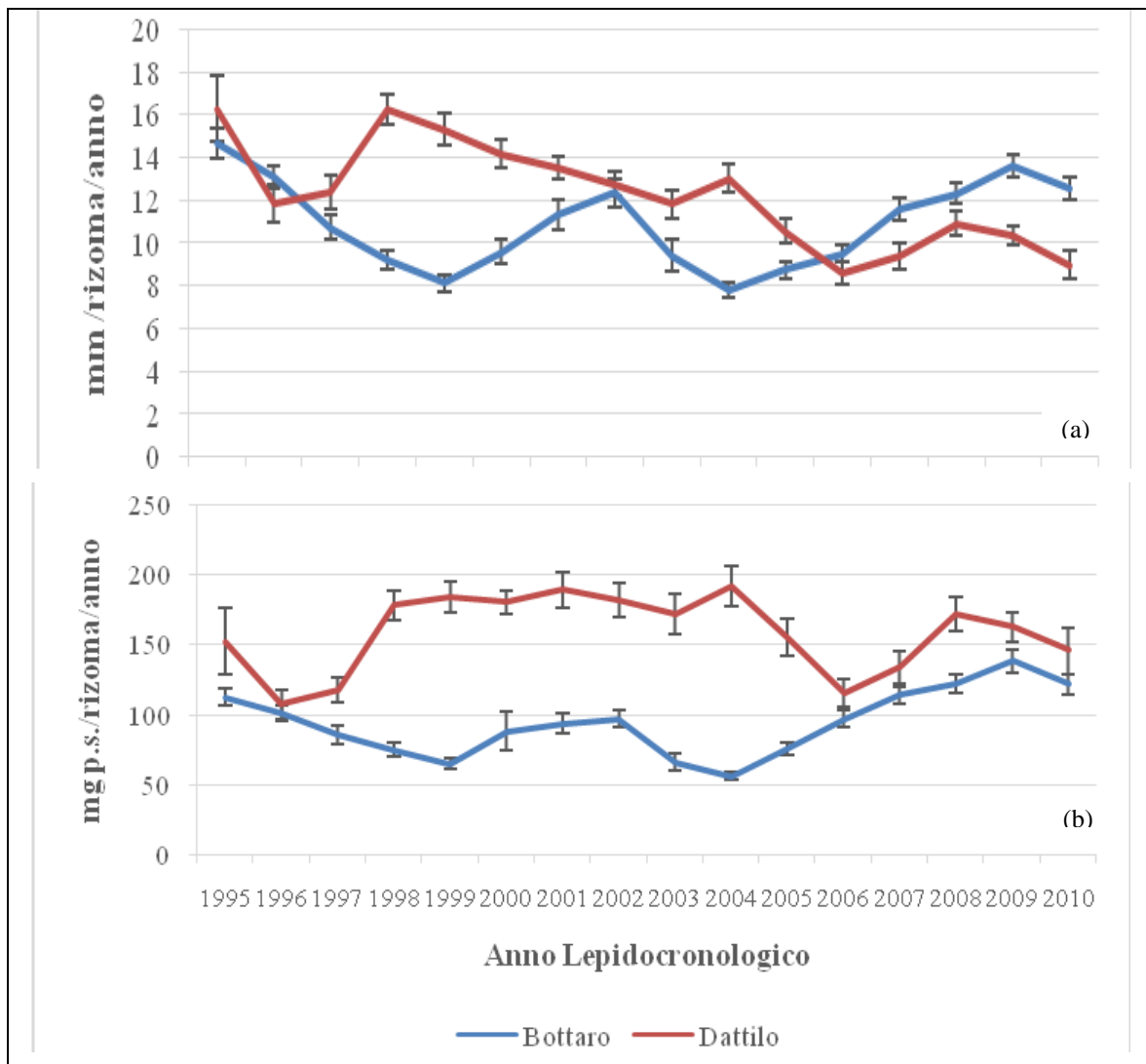


Fig. 5.1.1- Variazioni medie interannuali di: (a) allungamento e (b) produzione primaria dei rizomi.

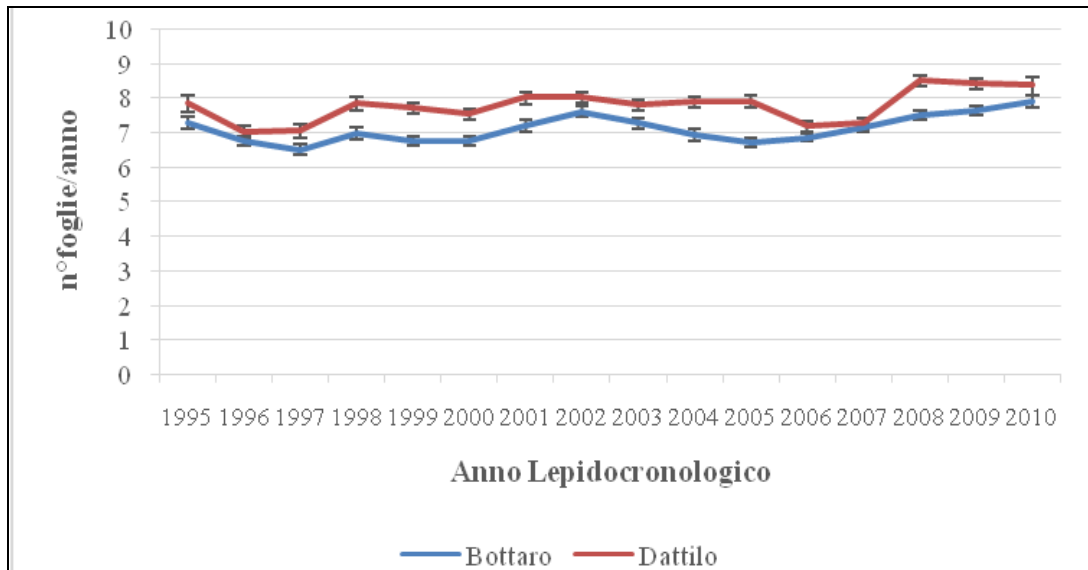


Fig. 5.1.2 - Variazioni medie interannuali del numero di foglie prodotte.

Nella località di Bottaro, eventi di riproduzione sessuata sono stati registrati esclusivamente in tre anni 2006, 2008 e 2009 con un Intensità di fioritura (FI) pari a 0,015 per i primi due anni e di 0,164 rispettivamente. Mentre a Dattilo la riproduzione sessuata si è verificata soltanto nel 2004, con un valore di FI pari a 0,07 (corrispondente a 3 eventi di fioritura su 44 porzioni di rizoma). La frequenza di fioritura (FF) è risultata essere di 0,19 a Bottaro e di 0,06 a Dattilo (Fig. 5.1.3).

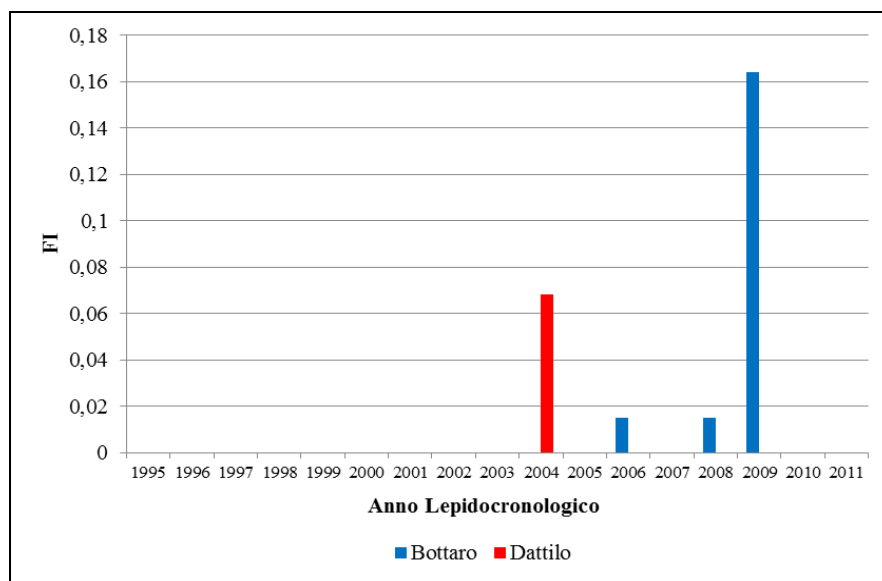


Fig.5.1.3 - Intensità di fioritura nei due siti.

5.2 Isotopi stabili del Carbonio

Nel 1996 i due siti mostrano valori medi (\pm e.s.) di $\delta^{13}\text{C}$ comparabili sia nelle scaglie ($16,28\text{‰} \pm 0,39 \delta^{13}\text{C}$ a Bottaro e $-16,35\text{‰} \pm 0,19 \delta^{13}\text{C}$ a Dattilo) che nei rizomi ($-16,14\text{‰} \pm 0,30 \delta^{13}\text{C}$ a Bottaro e di $-16,17\text{‰} \pm 0,11 \delta^{13}\text{C}$ a Dattilo; Fig. 5.2.1a e b). A differenza del sito di controllo (Dattilo), a Bottaro è stata trovata una riduzione in $\delta^{13}\text{C}$ subito dopo l'esplosione sottomarina del 2002 sia nelle scaglie che nei rizomi, mentre si osserva una risalita del valore $\delta^{13}\text{C}$ dal 2004 in poi.

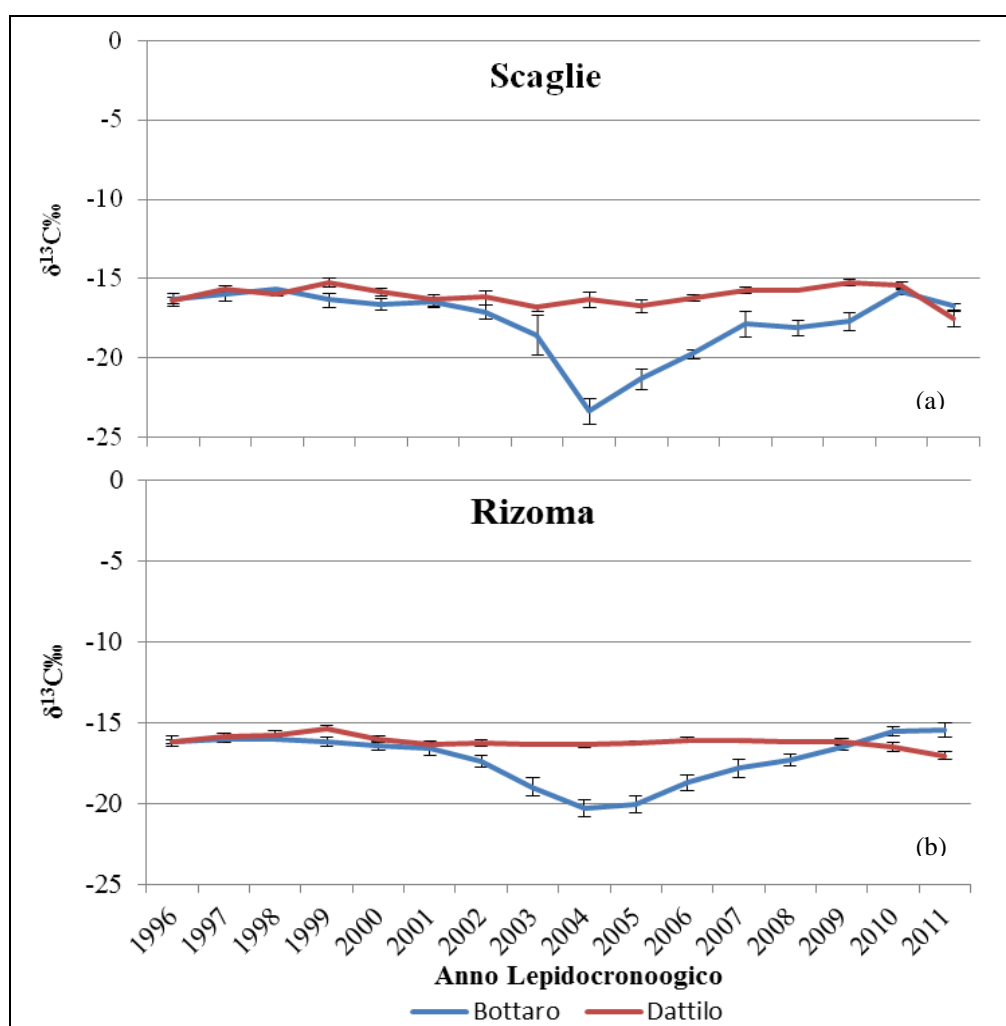


Fig. 5.2.1 - $\delta^{13}\text{C}$ nelle scaglie (a) e nei rizomi (b).

5.3 Valutazione resilienza e della resistenza del sistema

L'analisi di regressione segmentata implementata sulle variabili analizzate ha evidenziato l'esistenza di punti di svolta (*breakpoint*) solo per l'allungamento dei rizomi e per il contenuto di isotopi del Carbonio sia nei rizomi che nelle scaglie.

Relativamente all'allungamento dei rizomi, l'analisi ha stimato per Bottaro la posizione dei *breakpoint* in corrispondenza degli anni lepidocronologici 2002, 2004 e 2009 (fig.5.3.1), con valori medi di allungamento stimati di 15,6 mm/rizoma/anno, 10,0 mm/rizoma/anno e 15,0 mm/rizoma/anno, rispettivamente. L'analisi effettuata sui rizomi provenienti dalla località di Dattilo ha invece stimato la presenza di *breakpoint* che non sono associabili, come nel caso di Bottaro, all'evento di degassazione. Infatti, i punti di svolta sono stati stimati in corrispondenza degli anni 2000, tra il 2006-2007 e tra il 2008-2009. Sulla base delle stime sui *breakpoint*, è stato misurato un disturbo relativo all'evento di degassazione pari ad una riduzione dell'allungamento dei rizomi del 22,5% (tab. 5.3). La misura della resilienza effettuata in corrispondenza dell'avvenuto recupero *sensu* Pimm 1984 (37% del valore predisturbo) è stata registrata nell'anno 2007 con un valore pari a 0,2 equivalente a Tempo di ritorno = 5 anni, mentre nell'anno indicato come punto di svolta dall'analisi segmentata (2009) si ha un recupero pari al 96% ed un valore di resilienza pari a 0,14. Infine, la resistenza del sistema a Bottaro assume un valore di 0,77.

Relativamente al contenuto di $\delta^{13}\text{C}$ nelle scaglie, l'analisi ha stimato per Bottaro la posizione dei *breakpoint* in corrispondenza degli anni lepidocronologici 2003, 2004 e 2007 (fig. 5.3.2a e b) dove i valori medi di $\delta^{13}\text{C}$ sono -16,5‰, -22,8‰ e -18,4‰, rispettivamente. Per quanto riguarda il contenuto di $\delta^{13}\text{C}$ nei rizomi, l'analisi ha stimato per Bottaro la posizione dei punti di svolta in corrispondenza degli anni lepidocronologici 2001, 2004 e 2010. In corrispondenza di questi anni, i valori di $\delta^{13}\text{C}$ stimati sono stati -15,9‰, -20,8‰ e -15,7‰ rispettivamente. L'analisi effettuata sulle scaglie e sui rizomi provenienti dalla località di Dattilo non ha invece stimato alcun *breakpoint*. Sulla base delle stime sui punti di svolta, è stato possibile misurare il disturbo relativo all'evento di degassazione misurato per i valori di $\delta^{13}\text{C}$ delle scaglie e dei rizomi che risulta essere di 48% e di 34,2%. rispettivamente. Inoltre nelle scaglie, in accordo con Pimm (1984), la misura della resilienza al 37% del recupero viene registrata nell'anno 2006 con un valore pari a 0,33 equivalente a $\text{Tr} = 3$ anni. Il *breakpoint* successivo a quello del valore minimo registrato è stimato nell'anno 2007, dove la percentuale di recupero è solo dell'86%, ma dove,

come mostra la figura (fig. 5.3.2a), alcuni valori raggiungono quelli precedenti al disturbo. Il completo recupero si registra, invece, nel 2010 con una resilienza pari a 0,14 equivalente ad un tempo di ritorno (Tr) di 7 anni. Infine, nei rizomi, la misura della resilienza in accordo con Pimm (1984) viene registrata nel 2006 con un valore pari a 0,2 e $Tr=5$. Il completo recupero si registra nel 2010 e quindi l'effettiva resilienza risulta 0,11 equivalente ad un tempo di ritorno (Tr) di 9 anni. Infine, la resistenza rispetto al contenuto di $\delta^{13}C$ nelle scaglie assume un valore di 1,41, mentre nei rizomi il valore è 1,3.

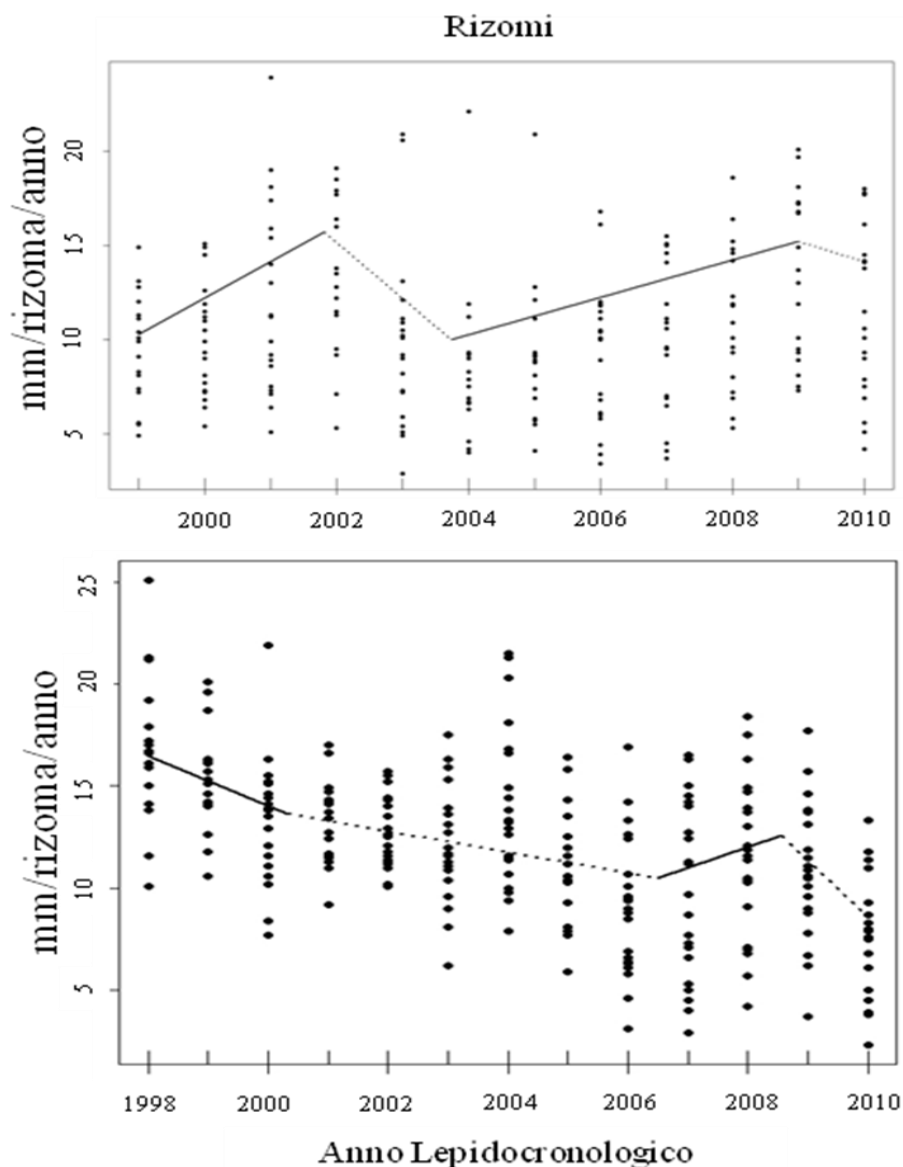


Fig.5.3.1 - Regressione segmentata dell'allungamento dei rizomi di *P. oceanica* del sito d'impatto (Bottaro) (a) e nel sito di controllo (Dattilo) (b).

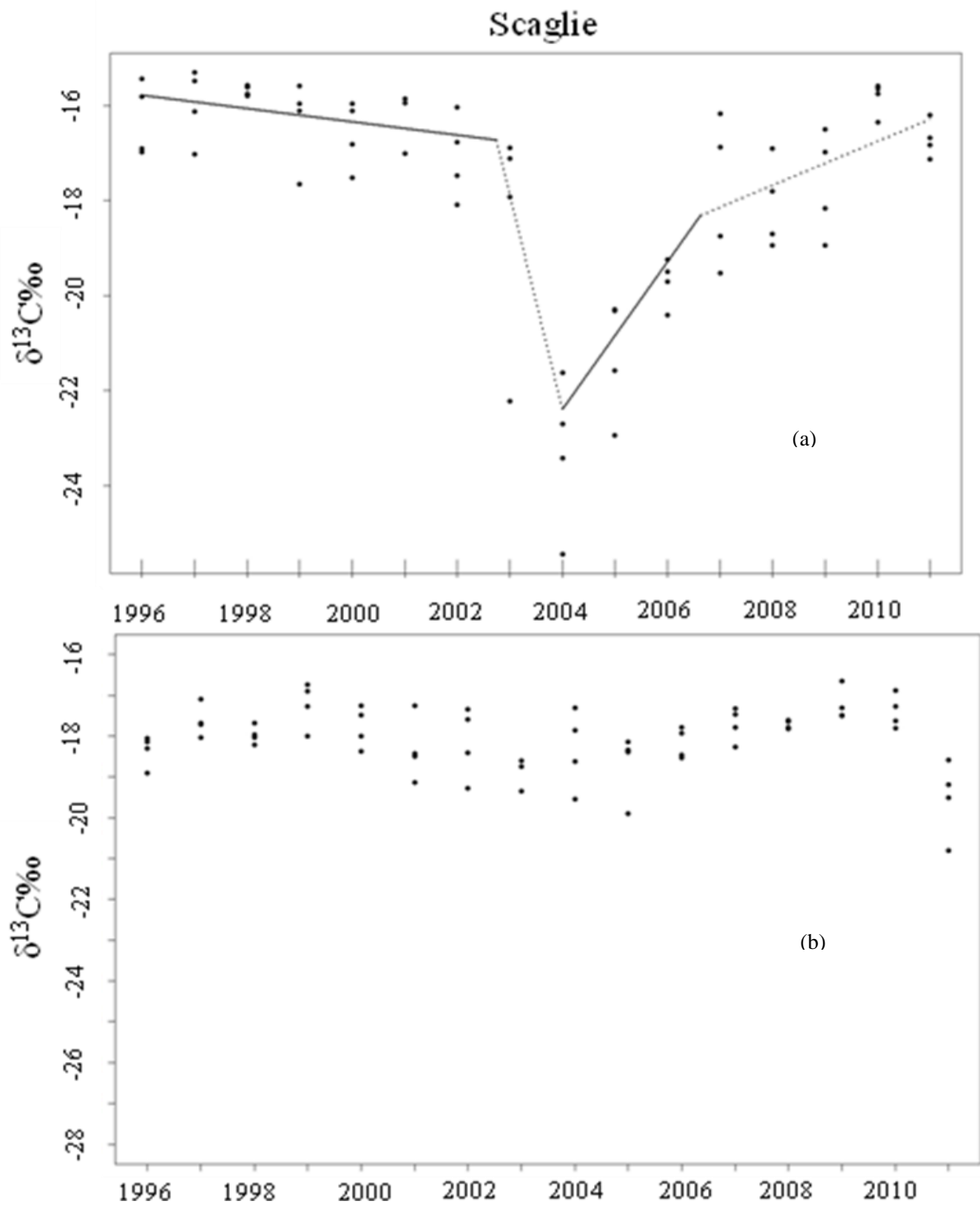


Fig. 5.3.2 - Regressione segmentata del $\delta^{13}\text{C}$ nelle scaglie di *P. oceanica* nei siti d'impatto (Bottaro) (a) e di controllo (Dattilo) (b). Il coefficiente di determinazione corretto è $r^2=0.79$.

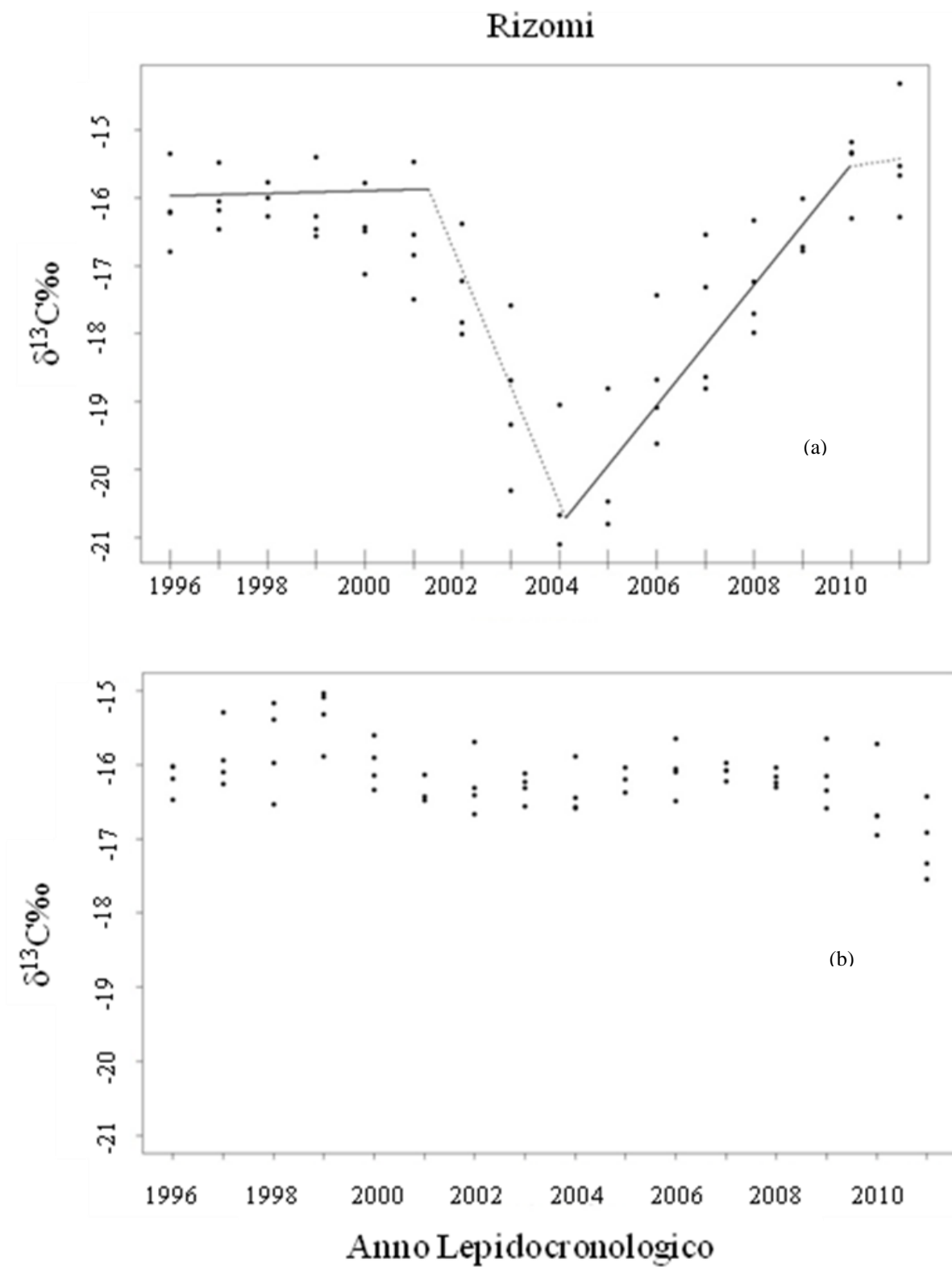


Fig.5.3.2: Regressione segmentata del $\delta^{13}\text{C}$ nei rizomi di *P. oceanica* nei siti d'impatto (Bottaro) (a) e di controllo (Dattilo) (b). Il coefficiente di determinazione corretto è $r^2=0.77$.

Tabella. 5.3: Stima dei valori di disturbo, resilienza e resistenza nel sito d'impatto (Bottaro).

Variabile	Disturbo %	Intervallo Tr	Tr (anni)	Tr (Pimm, 1984) anni	Resilienza (Pimm, 1984)	Resilienza (1/Tr)	Resistenza
Allungamento dei rizomi	22,5	2002-2009	7	5	0,2	0,14	0,78
$\delta^{13}\text{C}$ Scaglie	48	2003-2010	7	3	0,3	0,14	0,52
$\delta^{13}\text{C}$ Rizoma	34,2	2001-2010	9	5	0,2	0,11	0,65
Media \pme.s.	34,9\pm7,4		7,7\pm0,7	4,3\pm0,7	0,23\pm0,03	0,13\pm0,01	0,65\pm0,08

CAPITOLO VI

DISCUSSIONI E CONCLUSIONI

La presente tesi di dottorato ha avuto come scopo la stima della resilienza e della resistenza in *Posidonia oceanica* attraverso l'analisi delle variabili lepidocronologiche e delle variazioni del contenuto isotopico come conseguenza di un evento acuto di degassazione nell'area idrotermale sommersa dell'arco eoliano di Panarea.

6.1 Dinamiche di crescita della pianta

Gli effetti del fenomeno di degassazione avvenuto alla fine del 2002 nei pressi dell'isolotto di Bottaro sono stati rilevati sulla variabile di crescita di *P. oceanica* "allungamento dei rizomi", che nel 2004 mostra una riduzione delle performance del 64%. L'improvviso evento gassoso ha portato ad una drastica alterazione delle caratteristiche chimico-fisiche dell'ambiente che si è manifestata attraverso una riduzione della trasparenza delle acque e un aumento repentino della temperatura. Tali condizioni sono perdurate per diversi mesi fino alla metà del 2003, ed in seguito il cratere ha cominciato a ridurre progressivamente l'intensità dei flussi gassosi (Caracausi *et al.*, 2005b; Esposito *et al.*, 2006; Aliani *et al.*, 2010). È probabilmente a seguito di tali variazioni ambientali che si è avuto il decremento della crescita di *P. oceanica*, così come già riscontrato in altri studi effettuati nell'area (Vizzini *et al.*, 2010). In particolare, la riduzione di crescita è stata registrata già nel 2003 ed è continuata fino al 2004. L'inizio della lenta risalita dei valori medi di crescita dopo un certo intervallo temporale è legato alla drastica riduzione dell'eruzione, ma anche alla capacità di resilienza della pianta, confermando quanto già riscontrato da altri autori in seguito ad impatti pulsanti (Guidetti *et al.*, 2001).

Gli effetti del disturbo causati dal fenomeno di degassazione non sono riscontrabili sul numero di foglie prodotte che rimane pressoché costante per entrambi i siti. L'assenza di variazioni nella produzione di foglie nel tempo può essere considerato un processo la cui dinamica non è chiaramente riconducibile a fenomeni esogeni alle piante (Dolce *et al.*, 1996; Di Dato *et al.*, 2000).

L'analisi lepidocronologica ha inoltre permesso di osservare la presenza di residui di peduncoli fiorali; in particolare, nella località di Bottaro, gli eventi di fioritura sono stati riscontrati nella maggior parte dei casi nella porzione di rizoma appartenente all'anno 2009, ed in misura minore

anche negli anni 2006 e 2008, comunque sempre nella fase di recupero delle condizioni pre-disturbo. A Dattilo, invece, la presenza di residui di peduncoli fiorali, è stata rilevata soltanto nell'anno 2004. Per la maggior parte delle fanerogame marine, la fioritura è un evento molto raro; si calcola, infatti, che il numero di fasci che fiorisce ogni anno è inferiore al 10% (Johnson e Williams, 1982; Gallegos *et al.*, 1992; Marbà e Walker, 1999), sebbene recenti osservazioni su *P. oceanica* abbiano evidenziato come la fioritura sia un fenomeno più frequente di quanto si ritenesse in passato (Bussotti e Guidetti, 1996; Tomasello *et al.*, 2009).

6.2 Indicatori di accumulo di Carbonio

Per quanto riguarda le analisi isotopiche, nelle scaglie e nei rizomi prelevati dal sito di Bottaro è stato trovato un marcato impoverimento di $\delta^{13}\text{C}$ dopo il fenomeno di degassazione. I valori di $\delta^{13}\text{C}$ sono risultati inferiori rispetto al *range* trovato per le *seagrass* a livello mondiale (da -19‰ a -3,0‰, tranne *Halophila beccarii* Ascherson, che mostra un minimo di -23,8‰).

L' impoverimento può essere dovuto a diversi fattori:

- 1) la composizione isotopica della nuova sorgente di Carbonio,
- 2) l'incremento della disponibilità di carbonio dovuta al degassamento di CO_2 ,
- 3) la minore richiesta di carbonio da parte della pianta come conseguenza delle condizioni ambientali stressate.

6.2.1 *Composizione isotopica del carbonio di origine vulcanica*

In aree soggette ad emissioni idrotermali, le emissioni di gas ed il basso pH, acidificano l'acqua di mare inibendo la formazione di Bicarbonati. Il carbonio inorganico disciolto (DIC), è inoltre per lo più presente sottoforma di CO_2 . Invece, quando il pH dell'acqua di mare diminuisce rispetto ai valori alcalini normali, la proporzione di Carbonio inorganico nella forma di HCO_3^- diminuisce, divenendo virtualmente zero ad un pH pari ad un valore 4-5. Le emissioni idrotermali presentano una maggiore quantità di CO_2 [circa 2,5‰ nell'area di studio (Caracausi *et al.*, 2005b)] rispetto a quella normalmente disciolta in acqua di mare (circa -9‰) (Kroopnick, 1985) Durante le emissioni idrotermali, la dissoluzione di CO_2 avviene ad una minore frazionamento isotopico (Szaran, 1998), determinando una leggera caduta in $\delta^{13}\text{C}$ (circa 1‰) e conferendo alla CO_2 presente nell'acqua di mare una firma isotopica di circa -3/-3,5‰. Come

conseguenza, i valori isotopici di carbonio inorganico disciolto, attorno alle emissioni sono interamente composti da CO₂ ed incontrano il *range* isotopico della CO₂ disciolta con valori di $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C} = -3\text{‰}$) leggermente inferiori rispetto ad altre aree ($\delta^{13}\text{C} = 0\text{‰}$). Nell'area di studio, la bassa deplezione della sorgente di carbonio disponibile per le fanerogame, sembra essere responsabile del basso background (circa 2-3‰) di valori isotopici, nelle scaglie di *P. oceanica* (per esempio negli anni precedenti l'evento di degassazione), da Panarea e Bottaro dove c'è un costante e basso livello di attività idrotermale. L'emissione di CO₂, durante il diffuso evento di degassazione (Caracausi *et al.*, 2005), mentre l'incremento della concentrazione, e la sua disponibilità per *P. oceanica*, non cambia in maniera significativa la sorgente di carbonio, dal punto di vista isotopico. Di conseguenza, il declino drammatico nei valori di $\delta^{13}\text{C}$ delle scaglie e dei rizomi osservati a Bottaro, non può essere giustificato dall'assimilazione di una sorgente di Carbonio, isotopicamente inusuale.

6.2.2 L'incremento della disponibilità di carbonio

Un altro fattore che può spiegare la caduta di $\delta^{13}\text{C}$ in *P. oceanica* dopo l'evento di degassazione è l'approvvigionamento massivo di CO₂ che compensa la limitazione della CO₂ derivante dal basso tasso di diffusione all'interfaccia aria-acqua (Farquhar *et al.*, 1989) e incrementato la discriminazione isotopica nei confronti dell'isotopo pesante del carbonio (¹³C). L'enzima ribosilante nelle piante C₃ e nelle fanerogame marine, con l'unica probabile eccezione di *Cymodocea nodosa*, (Beer, 1989), è il ribosio 1,5 bifosfato carbossilasi/ossigenasi (Rubisco) che determina una sostanziale discriminazione nei confronti del ¹³C (-29‰) (Maberly, *et al.*, 1992). Comunque, la discriminazione isotopica del rubisco è fortemente colpita dalla scorta di CO₂, maggiore è la scorta di CO₂ più alta è la diffusione della scorta di CO₂ al rubisco, e più alta è la discriminazione del rubisco nei confronti dell'isotopo pesante (Hemminga e Duarte 2000). I rizomi mostrano lo stesso trend temporale delle scaglie con una drastica caduta di $\delta^{13}\text{C}$ nel 2003 a Bottaro. Comunque, l'entità di questo cambiamento a confronto con i valori base era più basso rispetto alle scaglie. Questo risultato può spiegare il movimento del carbonio dalle scaglie ai frammenti di rizoma recenti e da questi ai frammenti di rizoma più vecchi, nonché la crescita continua dei rizomi, poichè un frammento di rizoma datato ad uno specifico anno lepidocronologico, sembra continuare la sua crescita negli anni successivi (Peirano, 2002). Mentre le scaglie sono organi metabolicamente inattivi e riflettono le condizioni ambientali

durante la crescita fogliare, i rizomi sono strutture viventi sottoposte a continui cambiamenti e sono fisiologicamente integrati con i fasci. Per questa ragione, una leggera deplezione di $\delta^{13}\text{C}$ è stata registrata nell'anno lepidocronologico 2002, suggerendo che questi frammenti, stavano ancora crescendo durante il fenomeno di degassazione in accordo con quanto registrato da Vizzini *et al.*, (2010).

6.2.3 Conseguenza delle condizioni ambientali stressanti

I fattori ambientali (per esempio torbidità e temperatura) possono essere coinvolti nella diminuzione di $\delta^{13}\text{C}$ nei tessuti delle fanerogame, dopo l'evento di degassazione. A Bottaro un drammatico declino nella trasparenza delle acque è stato osservato durante l'evento di degassazione e, per diversi mesi, dopo la fine di questo (Aliani *et al.*, 2010). L'incremento di torbidità ha portato ad una maggiore discriminazione nei confronti del ^{13}C (cioè ad una diminuzione dei valori $\delta^{13}\text{C}$). La presenza di una correlazione positiva tra irradianza e composizione isotopica del carbonio delle fanerogame è stata suggerita, attraverso manipolazioni dell'intensità della luce, in altre specie di fanerogame (Grice, *et al.*, 1996).

Per specie simili a *P. oceanica*, l'evidenza è stata provata con la profondità (Durako e Hall, 1992) e con cambiamenti interannuali nella trasparenza delle acque (Mateo *et al.*, 2000). Studi precedenti hanno dimostrato che la torbidità colpisce negativamente la crescita di *P. oceanica* (Marbà e Duarte, 1997; Guidetti e Fabiano, 2000) e, in alcune circostanze, questo effetto negativo può persistere per tre anni dopo una isolata massiva riduzione della trasparenza delle acque (Guidetti, 2001). Durante gli eventi di degassazione e per mesi dopo (Capaccioni *et al.*, 2005), a Bottaro sono state registrate alte temperature (fino a 50°C). Tuttavia, l'incremento di torbidità e della concentrazione di CO_2 potrebbe essere responsabile delle condizioni di stress nel biota e, in particolare in *P. oceanica*, come evidenziato dalla diminuzione nell'allungamento dei rizomi negli anni 2003 - 2005. E' verosimile che le temperature subite dalle piante adiacenti al cratere esplosivo abbiano raggiunto valori vicini o più alti del limite superiore di tolleranza della specie (Tomasello *et al.*, 2009). Una correlazione positiva tra produttività e $\delta^{13}\text{C}$ è stata trovata in diverse specie di fanerogame (Grice *et al.*, 1996; Tanaka *et al.*, 2008). In teoria, il notevole aumento di CO_2 avrebbe dovuto aumentare il tasso fotosintetico delle fanerogame (Beer e Kock, 1996; Zimmerman *et al.*, 1997). In pratica, ciò non è successo per *P. oceanica* presente nell'area di studio. Le alte temperature e la ridotta trasparenza delle acque registrate durante e dopo

l'evento hanno determinato una diminuzione nel tasso di allungamento del rizoma. Risultati simili in merito alla temperatura sono stati trovati in *P. oceanica* da diversi autori (Marbà e Duarte, 1997; Mayot *et al.*, 2005; Tomasello *et al.*, 2009). Il decremento di $\delta^{13}\text{C}$ nelle scaglie e nei rizomi nel 2004 può essere dovuto alla riduzione nella limitazione della luce, dovuta all'incremento della trasparenza delle acque, e ad un maggiore ruolo nella discriminazione isotopica del Rubisco.

6.3 Resilienza e resistenza del sistema

I risultati di questo studio hanno consentito di ottenere misure di resilienza e resistenza del sistema al disturbo attraverso analisi di lunghe serie temporali di dati di crescita e di accumulo di isotopi del Carbonio.

Vista la difficoltà di ottenere serie storiche di dati utili per descrivere e prevedere le modificazioni strutturali e funzionali degli ecosistemi (Trush *et al.*, 2009), l'utilizzo di tecniche di retrodatazione ha permesso di ottenere dati relativi ad un intervallo temporale abbastanza lungo in grado di risalire ad un periodo precedente e successivo ad un evento di disturbo.

La scelta di *P. oceanica* come modello di analisi si è rivelata efficace per fornire anche le stime della sua resilienza e resistenza. Si tratta infatti di una specie longeva in grado di restituire serie storiche di crescita che nel presente lavoro hanno riguardato un periodo di oltre due decenni (dal 1987 al 2011), consentendo di evidenziare tutte le fasi del processo di resilienza. A fronte di un disturbo medio che ha determinato una riduzione di circa il 61% degli indicatori utilizzati, *P. oceanica* ha, in media, recuperato in 8 anni con una resilienza e resistenza di 0,13 e 0,65 rispettivamente. Tuttavia sono state rilevate differenze nelle caratteristiche del processo rispetto ai vari descrittori utilizzati. Allo stato attuale delle conoscenze, queste sono le prime stime effettuate in fanerogame marine che suggeriscono l'esistenza di un comportamento differenziale della risposta ad un disturbo. Ciò è in accordo con il principio secondo cui la resilienza deve essere definita in relazione a particolari proprietà degli ecosistemi, configurazioni e perturbazioni, in un contesto specifico piuttosto che essere considerate una proprietà assoluta dell'ecosistema. Specificare la scala del tempo e le metriche adottate risulta un punto fondamentale in questi ambiti di ricerca (Jørgensen *et al.*, 2005).

In conclusione, l'utilizzo delle tecniche di retrodatazione ha permesso di ottenere dati relativi ad un intervallo temporale abbastanza lungo per seguire nel tempo i cambiamenti sul sistema derivanti da un evento di disturbo acuto di tipo *Pulse*. Questo studio mostra che l'attività idrotermale sottomarina è registrata da specie perenni, come *P. oceanica*. La combinazione di metodi e di analisi di isotopi stabili del carbonio fornisce, quindi, la risoluzione cronologica per ricostruire le risposte delle fanerogame ad un evento eccezionale di degassazione. Questi risultati sono, quindi, rilevanti per sottolineare la capacità di *P. oceanica* di registrare eventi geologici.

Ci sono anche implicazioni nel ciclo del carbonio, in particolare per il ruolo delle piante marine nell'assorbimento della CO₂ di origine terrestre e per il suo conseguente trasferimento nella rete trofica. Infatti, i risultati ottenuti confermano l'importantissimo ruolo degli ecosistemi acquatici e degli habitat costieri vegetati nella cattura del carbonio includendo le fanerogame come effettivo *sink* di carbonio. Ricoprendo meno del 5% dei fondali marini, le fanerogame, assieme alle mangrovie ed alle acque salmastre, forniscono più del 50% di tutte le riserve di Carbonio presenti nei sedimenti oceanici (UNEP, 2009). Esse rientrano tra i più intensi *sink* di carbonio nel pianeta, infatti rispetto agli ecosistemi terrestri lo detengono per più tempo sepolto fra i sedimenti e, nel caso di *P. oceanica*, nella *matte* (Mateo *et al.* 1997). Per questa ragione, dovrebbero essere compiuti sforzi maggiori per preservare e ripristinare habitat di fanerogame, per tutelare non solo beni e servizi da esse forniti, ma anche la loro capacità di trattenerne il carbonio e il ruolo nella mitigazione degli effetti negativi, derivanti dai cambiamenti climatici (UNEP, 2009).

Questi risultati sono importanti per sottolineare che specificare la scala del tempo e le metriche adottate risulta un punto fondamentale in questi ambiti di ricerca (Jørgensen *et al.*, 2005), poiché le misure di resilienza e resistenza richiedono una profonda conoscenza dei meccanismi ecologici che regolano un ecosistema e la sua storia. Comprendere le dinamiche di recupero ed i processi che possono supportare o indebolire la resilienza.

I risultati ottenuti aprono la strada a future valutazioni sul ruolo del carbonio nei sistemi idrotermali superficiali che, rispetto a quelli profondi, sono completamente inesplorati. Inoltre, questo studio rafforza l'opinione che i campi idrotermali sottomarini rappresentano dei laboratori naturali dove esplorare le risposte del biota a eventi scatenanti condizioni ambientali estreme.

BIBLIOGRAFIA

- Adger W.N., 1997. Sustainability and social resilience in coastal resource use. CSERGE Working Paper Series, Centre for Social and Economic Research on the Global Environment. University of East Anglia, Norwich and University College London, UK.
- Alberte R.S., Suba G.S., Procaccini G., Zimmerman R.C., Fain S.R., 1994 Assessment of genetic diversity of seagrass populations using DNA fingerprinting: implications for population stability and management. *Proceedings of the National Academy of Science*, 91: 1049-53.
- Aliani S., Bortoluzzi G., Caramanna G., Raffa F., 2010. Seawater dynamics and environmental settings after November 2002 gas eruption off Bottaro (Panarea, Aeolian Islands, Mediterranean Sea). *Continental Shelf Research*, 30: 1338–1348.
- Barret S.C.H., Eckert C.G., Husband, B.C., 1993. Evolutionary processes in aquatic plant populations. *Aquatic Botany*, 44: 105-145.
- Barriga F.F.A., Costa I.M.A., Relvas J.M.R., Ribeiro A., Fouquet Y., Ondreas H., Parson L., 1997. The Rainbow serpentinites and serpentinite-sulfide stockwork (mid-Atlantic Ridge, AMAR-segment): a preliminary report of the FLORES results. EOS Transaction American. *Geophysical Union*, 78: F832.
- Beer S., Kock E., 1996. Photosynthesis of seagrasses vs. marine macroalgae in globally changing CO₂ environments. *Marine Ecology Progress Series*, 141: 199–204.
- Beer S., 1989. Photosynthesis and photorespiration of marine angiosperms. *Aquatic Botany*, 34: 153–166.
- Beisner B.E., Haydon D.T, Cuddington K., 2003. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1: 376–382.
- Bell J.D., 1980. Aspects of the ecology of fourteen economically important fish species in Botany Bay, New South Wales, with special emphasis on habitat utilisation and a discussion of the effects of man induced habitat changes. Thesis, Macquarie University, Sydney, Australia, M.Sc..
- Bell A.D., 1991. Plant Form. New York: Oxford University Press.
- Bengtsson J., Angelstam P., Elmquist T., Emanuelsson U., Forbes C., Ihse M., 2003. Reserves, Resilience and Dynamic Landscapes. *Ambio*, 32 (6): 389-396.
- Bonasia V., Luongo G., Montagna S., 1976. A land gravity survey of the Aeolian Islands. *Bulletin Volcanology*, 37: 134-176.
- Bonch-Osmolovskaya E.A., Miroshnichenko M.L., Kostrikina N.A., Chernych N.A., Zavarzin G.A., 1991. *Thermoproteus uzoniensis* sp. nov., a new extremely thermophilic archaeobacterium from Kamchatka continental hot springs. *Archives Microbiology*, 154: 556–559.
- Bonch-Osmolovskaya E.A., Miroshnichenko M.L., Pikuta E.B., Sorokin D.Yu., Namsaraev B.B., 1993. Bacterial sulphur-reduction in shallow-water vents in the southwest Pacific. *Microbiology*, 62: 564–573 (in Russian).
- Borja A., Dauer D.M, Elliott M., Simenstad C., 2010, Medium and long-term recovery of estuarine and coastal ecosystems: patterns, rates and restoration effectiveness. *Estuaries and Coasts*, 33: 1249-1260
- Borzenkov I.A., Namsaraev B.B., Ivanov M.V., 1989. Bacterial formation of methane in the bottom sediments of Kraternaya Bight. *Biologiya Morya*, 3: 65-70 (in Russian)

- Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J., 1984. Edit., GIS Posidonie publ., Fr. 1; 203-209.
- Boudouresque C.F., Meinesz A., 1982. Découverte de l'herbier de Posidonie, Parc National de Port-Cros, Parc Naturel Regional de la Corse. *Cahier*, 4: 1-81.
- Boudouresque C.F., 2006. Les herbiers à *Posidonia oceanica*. France: RAMOGE pub.
- Brouns J.W.M., 1987. Growth patterns in some indo-West-Pacific seagrasses. *Aquatic Botany*, 28: 39-61.
- Bruneau M., Chang S., Eguchi R., Lee G., O'Rourke T., Reinhorn A., Shinozuka M., Tierney K., Wallace W., von Winterfeldt D., 2003. A framework to quantitatively assess and enhance seismic resilience of communities. *Earthquake Spectra*, 19: 733-752.
- Burdick D.M., Short F.T., 1999. The effects of boat docks on eelgrass beds in coastal waters of Massachusetts. *Environmental Management*, 23: 231-240.
- Bussotti S., Guidetti P., 1996. Studio lepidocronologico delle fioriture della prateria di *Posidonia oceanica* (L.) Delile di Noli (Baia di Spotorno, Mar Ligure). *Società Italiana Ecologia Atti*, 17: 395-308.
- Calanchi N., Capaccioni B., Martini M., Tassi F., E Valentini L., 1995. Submarine gas-emission from Panarea Island Aeolian Archipelago: distribution of inorganic and organic compounds and inferences about source conditions. *Acta Vulcanology*, 7(1): 43-48.
- Calanchi N., Tranne C.A., Lucchini F., Rossi P.L., Villa I.M., 1999b. Explanatory notes to the geological map (1:10000) of Panarea and Basiluzzo islands (Aeolian arc Italy). *Acta Vulcanology*, 11(2): 223 -243.
- Canals M., Ballesteros E., 1997. Production of carbonate particles by phyto-benthic communities on the Mallorca-Menorca shelf, northwestern Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research II*, 44: 611-629.
- Cardona O.D., 2003. The notions of disaster risk: conceptual framework for integrated management. Information and Indicators Program for Disaster Risk Management. Inter-American Development Bank, Manizales.
- Carpenter S.R., Cottingham K.L., 1997. Resilience and restoration of lakes. *Conservation Ecology*, 1- 2.
- Carpenter S., Walker B., Anderies J.M., Abel N., 2001. From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* (N Y, Print), 4(8): 765-781.
- Carpenter S.R., Brock W.A., 2004. Spatial complexity, resilience and policy diversity: fishing on lake-rich landscapes. *Ecology and Society*, 9 (1): 8.
- Carpenter S.R., Brock W.A., Cole J.J., Kitchell J.F., Pace L., 2008. Leading indicators of trophic cascades. *Ecology Letters*, 11: 128-138.
- Caye G., 1980. Analyse du polymorphisme caulinaire chez *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Bulletin of Society Botany*, France, 127: 257-262.
- Chang S. E., Shinozuka M., 2004. Measuring improvements in the disaster resilience of communities. *Earthquake Spectra*, 20(3): 739-755.
- Chen S.C., Ferng J.W., Wang Y.T., WuTY, Wang J.J., 2008. Assessment of disaster resilience capacity of hillslope communities with high risk for geological hazards. *Engineering geology*, 98(3-4): 86-101.
- Cinelli F., Salghetti-Drioli U., 1983. Observations en plonge sur les peuplements a *Penicillus capitatus* et sur la floraison de *Posidonia oceanica* de l'île d'Elbe (Mediterranee occidentale). *Rapp Comm int Mer Médit* 28, 8
- Clarke S.M., Kirkman H., 1989. Seagrass dynamics. In: Larkum A.W.D., McComb A.J., Shepherd S.A. (eds.)

- Biology of Seagrasses. *Elsevier*, 11: 304-345.
- Cognetti G., Magazzù G., Sarà M., 1999 - *Biologia Marina*, pp. 301-310.
- Collins SL, Glenn SM., 1988. Disturbance and community structure in North American prairies. In: During HJ, Werger MJA, Willems JH (eds) *Diversity and pattern in plant communities*. SPB Academic Publishing, The Hague, pp 131–143
- Comfort L., 1999. *Shared Risk: Complex Systems in Seismic Response*. Pergamon, New York.
- Corlett H., Jones B., 2007. Epiphyte communities on *Thalassia testudinum* from Grand Cayman, British West Indies: their composition, structure, and contribution to lagoonal sediments. *Sediment geology*, 194: 245–262.
- Costanza R., Perrings C.H., 1990. A Flexible Assurance Bonding System for Improved Environmental Management. *Ecological Economics*, 2: 57-76.
- Costanza R., 1992. Towards an operational definition of ecosystem health. In: Costanza, R., Norton, B.G., Haskel, B.D. (Eds.), *Ecosystem Health*. Island Press, Washington DC, pp. 239–256.
- Côté I.M., Darling E.S., 2010. Rethinking ecosystem resilience in the face of climate change. *Plos biology*, 8: 7,1000438.
- Crouzet A., 1984 Contribution à l'étude anatomique des feuilles de *Posidonia oceanica* (Potamogetonaceae). Variations de la structure le long d'une écaille épaisse. In: Boudouresque CF, de Grissac AJ, Olivier J (eds) *International Workshop on Posidonia oceanica Beds*. GIS Posidonie, Marseille, Vol 1: 109–117.
- Dando P.R., Hughes J.A., Thiermann F., 1995. Preliminary observations on biological communities at shallow hydrothermal vents in the Aegean Sea. In: Parson, L.M., Walker, C.L., Dixon, D.R. (Eds.), *Hydrothermal Vents and Processes*, Geological Society London Special Publications vol. 87: 303– 317.
- DeAngelis D.L., 1980. Energy Flow, Nutrient Cycling, and Ecosystem Resilience. *Ecology*, 61 (4): 764-771.
- Dell B, Lamont B. (eds), 1986. *Resilience of Mediterranean type ecosystems*. Junk, Dordrecht. In press.
- Di Dato, P., Fresi, E. e Scardi, M., 2000. A lepidochronological study of *Posidonia oceanica*: Further analyses on annual leaf production time series. *Biologia Marina Mediterranea*, 7(2): 39- 42
- Diaz-Almela E., Marbà N., Alvarez E., Balestri E., Ruiz Fernandez J. M., Duarte C. M., 2006. Patterns in seagrass (*Posidonia oceanica*) flowering in the Western Mediterranean. *Marine Biology*, 148: 723-742.
- Dobson A.P., Bradshaw A.D., Baker A.J.M., 1997. Hopes for the future: Restoration ecology and conservation biology. *Science*, 277: 515–522.
- Dolce T., Ziantoni S., Scardi M. e Fresi E., 1996. Studio lepidocronologico di *Posidonia oceanica* (L.) in alcuni siti del Mar Tirreno. *Atti del VII Congresso Nazionale della Società Italiana di Ecologia*. Napoli, 11-14 Settembre 1996, 17: 301-303
- Duarte C.M. e Sand-Jensen K., 1990a. Seagrass colonization: patch formation and patch growth in *Cymodocea nodosa*. *Marine Ecology Progress Series*, 65: 193-200.
- Duarte C.M. e Sand-Jensen K., 1990b. Seagrass colonization: biomass development and shoot demography in *Cymodocea nodosa* patches. *Marine Ecology Progress Series*, 67: 97-103.
- Duarte C.M., 1991a. Allometric scaling of seagrass form and productivity. *Marine Ecology Progress Series*, 77: 289-300.

- Duarte, C.M., Marbà, N, Agawin, N., Cebrian, J., Enriquez, S., Fortes, M.D., Gallegos, M.E., Merino, M., Olesen, B., Sand-Jensen, K., Uri, J. e Vennaat J., 1994. Reconstruction of sea grass dynamics: age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Marine Ecology Progress Series*, 107: 195-209.
- Duarte, 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia*, 41:1.
- Duarte C.M., Chiscano C.L., 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquatic Botany*, 65: 159-174.
- Duarte C.M.; Fourqurean J.W.; Krause-Jensen D.; Olesen B., 2006. Dynamics of seagrass stability and change, in: Larkum, A.W.D. et al. (Ed.) (2006). Seagrasses: biology, ecology and conservation. pp. 271-294. In: Larkum, A.W.D.; Orth, R.J.; Duarte, C.M. (Ed.) (2006). Seagrasses: biology, ecology and conservation. Springer: Dordrecht. ISBN 1-4020-2942-X. XVI, 691 pp.
- Dubinina G.A., 1989. Colorless sulphur bacteria. In: Ivanov, M.V. (Ed.), Chemosynthesis. Nauka Press, Moscow, pp. 76 - 101 (in Russian).
- Dudzik M., Harte J., Levy D., Sandusky J., 1975. Stability indicators for nutrient cycles in ecosystems. Berkeley, CA: Lawrence Berkeley Laboratory. *Ecosystems*, 4: 390-405.
- Durako M.J., Hall M.O., 1992. Effects of light on the stable carbon isotope composition of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, 86: 99–101.
- Elliott M.D. Burdon K.L. Hemingway, Apitz S.E., 2007. Estuarine, coastal and marine ecosystem restoration: Confusing management and science—A revision of concepts. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74, 349–366.
- Erickson R.O., Michelini, F. J., 1957. The plastochron index. *American Journal Botany*, 44: 297-300.
- Esposito A., Giordano G., Anzidei M., 2006. The 2002–2003 submarine gas eruption at Panarea volcano (Aeolian Islands, Italy): volcanology of the seafloor and implications for the hazard scenario. *Marine Geology*, 227: 119 - 134.
- Farquhar G.D., Ehleringer J.R., Hubick K.T., 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40: 503–537.
- Fitzsimons M.F., Dando P.R., Hughes J.A., Thiermann F., Akoumianaki I., Pratt, S.M., 1997. Submarine hydrothermal brine seeps off Milos, Greece: observations and geochemistry. *Marine Chemistry*, 57: 325-340.
- Fonseca M.S., Bell S.S., 1998. Influence of physical setting on seagrass landscapes near Beaufort, North Carolina, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 171: 109–121.
- Fonseca MS, Thayer GW, Chester AJ., 1984. Impact of scallop harvesting on eelgrass (*Zostera marina*) meadows: implications for management. *North American Journal of Fisheries Management*, 4:286–293
- Fox M., Fox, B., 1986. Responses by plant and animal communities to man-induced disturbance. In: B. Dell & B. Lamont (eds), Resilience of Mediterranean-type ecosystems. Junk, Dordrecht. In press.
- Francour PA, Ganteaume, Poulain M, 1999. Effects of boat anchoring in *Posidonia oceanica* seagrass beds in the Port-Cros National Park (north-western Mediterranean Sea). *Aquatic Conservation*, 9: 391–400.
- Franz E.H., 1981. A general formulation of stress phenomena in ecological systems. In; Stress Effects on Natural Ecosystems (eds G. W. Barrett and R. Rosenberg), pp. 49-54. John Wiley e Sons, New York
- Gallegos M., Merino M., Marbà N., Duarte C.M., 1992. Flowering of *Thalassia testudinum* Banks ex König in the

- Mexican Caribbean: age-dependence and interannual variability. *Aquatic Botany*, 43:249–255.
- Geis D.E., 2000. By design: the disaster resistant and quality-of-life community. *Nat Hazards Review*, 1(3):106–120.
- Giraud G., 1977. Contribution à la description et à la phénologie quantitative des herbiers à *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Thèse Doctorat 3^e cycle, Université Aix-Marseille II, 1-150.
- Griffiths B.S., Bonkowski M., Roy J., Ritz K., 2001. Functional stability, substrate utilisation and biological indicators of soils following environmental impacts. *Applied Soil Ecology*, 16: 49–61.
- Guidetti P., Fabiano M., 2000. The use of lepidochronology to assess the impact of terrigenous discharges on the primary leaf production of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Pollution Bulletin*, 40: 449-453.
- Guidetti P., 2001. Detecting environmental impacts on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile: the use of reconstructive methods in combination with “beyond BACI” designs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 260: 27–39.
- Gundersen J.K., Jørgensen B.B., Larsen E., Jannasch H.W., 1992. Mats of giant sulphur bacteria on deep-sea sediments due to fluctuating hydrothermal flow. *Nature*, 360: 454– 456.
- Gunderson L.H., Holling C.S, Peterson G., Pritchard L., 1997. Resilience in ecosystems, institutions and societies. Beijer Discussion Paper Number 92, Beijer. International Institute for Ecological Economics, Stockholm, Sweden.
- Gunderson L., Holling C.S., editors. 2001. Panarchy: understanding transformations in human and natural systems. Washington (DC): Island Press.
- Gunderson L.H., Pritchard Jr., L. (eds.), 2002. Resilience and the behaviour of large-scale systems. Washington, DC: Island Press.
- Gunderson L.H., Holling C.S., Peterson G., Pritchard L., 1997. Resilience in ecosystems, institutions and societies. Beijer Discussion Paper Number 92, Beijer. International Institute for Ecological Economics, Stockholm, Sweden.
- Hallè F., Oldeman R.A.A., Tomlinson, P.B., 1978. Tropical trees and forest. An architectural analysis. Springer, Berlin, Germany, p. 441
- Hall-Spencer J. M., Rodolfo-Metalpa R., Martin S., Ransome E., Fine M., Turner S. M., Rowley S. J., Tedesco D., Bui, M.C., 2008 Volcanic carbon dioxide vents reveal ecosystem effects of ocean acidification. *Nature*, 454: 96–99.
- Harwell MA, Cropper WP Jr, Ragsdale HL, 1977. Nutrient recycling and stability: A reevaluation. *Ecology*, 58: 660 - 666
- Hashimoto T., Stedinger J.R., Loucks D.P., 1982a. Reliability, resiliency, and vulnerability criteria for water resource system performance evaluation. *Water Resources Research*, 18(1): 14-20.
- Hemminga M.A., Marba N., Stapel J., 1999. Leaf nutrient resorption, leaf life span and the retention of nutrients in seagrass systems. *Aquatic Botany*, 65: 141-58.
- Hemminga M.A., Duarte C. M., 2000. Seagrass Ecology. Cambridge University Press, UK: 1-310. Holmer, M., F.

- O. Andersen, S. L. Nielsen & T. S. Boschker- Henricus, 2001. The importance of mineralization based on sulfate reduction for nutrient regeneration in tropical seagrass sediments. *Aquatic Botany*, 71: 1–17.
- Herbert D.A., Fownes J.H., Vitousek P.M., 1999. Hurricane damage to a Hawaiian forest: Nutrient supply rate affects resistance and resilience. *Ecology*, 80: 908–920.
- Hillman K., Walker, D I., Larkum, A. W. D., McComb, A. J., 1989. Productivity and nutrient limitation. In: Larkum. A. W. D., McComb, A. J., Shepherd, S. A. (eds.) *Biology of seagrasses. A treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region. Elsevier*, 635 - 685.
- Holling C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 1-23.
- Holling C.S., 1986. The resilience of terrestrial ecosystems: local surprise and global change. In: Clark, W.C., Munn, R.E. (Eds.), *Sustainable Development of the Biosphere*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 292-320.
- Holling C. S., D. W. Schindler, B. W. Walker, J. Roughgarden, 1995. Biodiversity in the functioning of ecosystems: An ecological primer and synthesis. Pages 44-83 in C. Perrings, K. G. Maler, C. Folke, B. O. Jansson and C. S. Holling, editors. *Biodiversity loss: ecological and economics issues*. Cambridge University Press, New York.
- Holling C.S., 1996. Engineering resilience versus ecological resilience. In *Engineering within ecological constraints*, ed. P. C. Schultz, 31-44. Washington, DC: The National Academies Press.
- Holling C.S., 2001. Understanding the Complexity of Economic, Ecological, and Social Systems. *Ecosystem*, 4:390 – 405.
- Holling C.S., Gunderson L.H., 2002. Resilience and Adaptive Cycles. In: L.H. Gunderson & C.S.Holling (eds.). *Panarchy; understanding transformations in human and natural systems*. Washington, DC: Island Press.
- Holmquist J.G., 1997. Disturbance and gap formation in a marine benthic mosaic: influence of shifting macroalgal patches on seagrass structure and mobile invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 158: 121–130.
- Italiano F., Nuccio P.M., 1991. Geochemical investigations of submarine volcanic exhalations to the east of Panarea, Aeolian Islands, Italy. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 46: 125-141.
- Ives A.R., 1995. Measuring resilience in stochastic systems. *Ecological Monographs*, 65: 217-233.
- Jannasch H.W., Wirsén C.O., 1981. Morphological survey of microbial mats near deep-sea thermal vents. *Applied and Environmental Microbiology*, 41: 528–538.
- Jones HP, Schmitz O.J., 2009. Rapid Recovery of Damaged Ecosystems. *PLoS ONE*, 4(5): e5653.
- Johnson E.A., Williams S.L., 1982. Sexual reproduction in seagrasses: reports for five Caribbean species with details for *Halodule wrightii* Ascherson and *Syringodium filiforme* Kütz. 18: 61–70.
- Jørgensen S.E., Costanza, R., Xu, F.L., 2005. *Handbook of Ecological Indicators for Assessment of Ecosystem Health*. CRC Press, FL, 464 pp.
- Kang B, Lee SJ, Kang DH, Kim YO, 2007. A flood risk projection for Yongdam dam against future climate change. *J Hydro-Environ Res* 1(2):118–125.
- Karl D.M. (Ed.), 1995. *The Microbiology of Deep-Sea Hydrothermal Vents*. CRC Press, Boca Raton. e.a. 295 pages.

- Karnachuk O.V., Namsaraev, B.B., Ivanov, M.V., 1989. Modern processes of sulphate reduction in sediments of Kraternaya Bight. *Biological Morya (The Soviet Journal of Marine Biology)* 3: 59–65 (in Russian).
- Kaufman L.H., 1982. Stream aufwuchs accumulation: disturbance frequency and stress resistance and resilience. *Oecologia*, 52: 57–63.
- Kendra MJ, Wachtendorf T., 2003. Elements of resilience after the world trade center disaster: reconstructing New York city's emergency operation center. *Disasters*, 27(1):37–53.
- Kikuchi T., 1974. Japanese contributions on consumer ecology in eelgrass (*Zostera marina* L.) beds, with special reference to trophic relationships and resources in inshore fisheries. *Aquaculture*, 4: 145-160
- Klein R.J.T., Nicholls, R. J., & Thomalla, F., 2003. Resilience to natural hazards: How useful is this concept? *Environmental Hazards*, 5: 35-45.
- Kosihina O.V., Malakhov V.V., 1991. Distribution of some groups of zooplankton of Kraternaya Bight. In: Zhirmunsky, A.V., Tarasov, V.G. (Eds.), *Shallow-Water Vents and Ecosystem of the Kraternaya Bight (Ushishir Volcano, Kuriles)*. Vol. 2. Biota. DVO RAN.
- Kostyukova, A.S., Gongadze, G.M., Polosina, Y.Y., Bonch-Osmolovskaya, E.A., Miroshnichenko, M.L., Chernyh, N.A., Obraztsova, M.V., Svetlichny, V.A., Messner, P., Sleytr, U.B., L'Haridon, Kraternaya Bight (Ushishir Volcano, Kuriles). Vol. 1. Functional Parameters: Part 1. DVO RAN Press, Vladivostok, pp. 130–154 (in Russian).
- Kroopnick P.M., 1985. The distribution of ^{13}C of $\text{R}\text{C}\text{O}_2$ in the world oceans. *Deep sea research*, 32: 57 - 84
- Kuo J., McComb, A.J., 1989. Seagrass taxonomy, structure and development. In *Biology of Seagrasses*, ed. A.W.D. Larkum, A.J. McComb & S.A. Sheperd:6-73. Amsterdam: Elsevier.
- Lake P.S., 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 19: 573–592.
- Lein A.Yu., Pimenov N.V., 2002. Role of bacterial production at active hydrothermal fields in the total balance of organic carbon in the ocean. In: Gebruk, A.V. (Ed.), *Biology of Hydrothermal Systems*. KMK Press, Moscow, pp. 320–328 (in Russian).
- Levin S.A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73 (6): 1943-1967.
- Levin S.A., Barrett S., Aniyar S., Baumol W., Bliss C., Bolin B., Dasgupta P., Ehrlich P.R., Folke C., Gren I.M., Holling C.S., Jansson A.M., Jansson B.-O., Martin D., Maler K.-G., Perrings C. Sheshinsky E., 1998. Resilience in natural and socioeconomic systems. *Environment and Development Economics*, 3: 222–235
- Lewontin R.C., 1969. The meaning of stability. In: *Diversity and Stability of Ecological Systems*. Brookhaven Symposia in Biology n. 22. Brookhaven, New York.
- Lotze HK, Coll M, Magera AM, Ward-Paige CA, Airoidi L . 2011. Recovery of marine animal populations and ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(11): 595-605.
- Loucks O.L., Plumb-Mentjes M.L., Rogers D. 1985. Gap processes and large-scale disturbances in sand prairies. In: Pickett STA, White PS (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego, pp 71–83
- Lovett-Doust, L., 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I.

- The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 69:743-755.
- Lugo AE, Scatena FN, Silver WL, Molina Colón S, Murphy PG., 2002 Resilience of tropical wet and dry forests in Puerto Rico. In: Gunderson LH, Pritchard L Jr, editors. Resilience and the behavior of large-scale systems. Washington, DC: Island Press. pp. 195–225.
- Maberly S.C., Raven J.A. e Johnston A.M., 1992. Discrimination between ^{12}C and ^{13}C by marine plants. *Oecologia*, 91: 481–492.
- Maier H.R., Lence B.J, Tolson B.A., Foschi R.O., 2001. First order reliability method for estimating reliability, vulnerability and resilience. *Water Resources Research*, 37(3): 779-790.
- Marba N., Duarte CM, 1994. Growth response of the seagrass *Cymodocea nodosa* to experimental burial and erosion. *Marine Ecology Progress Series*, 107: 307-311.
- Marba N, Cebrian J, Enriquez S, Duarte CM, 1994a. Migration of large-scale subaqueous bed forms measured with seagrasses (*Cymodocea nodosa*) as tracers. *Limnology and Oceanography*, 39: 126-133
- Marba N., Gallegos ME, Merino M, Duarte CM, 1994b. Vertical growth of *Thalassia testudinum*: seasonal and interannual variability. *Aquatic Botany*, 47: 1-1
- Marbà N., Cebrian, J., Enriquez, S. Duarte C.M., 1996b. Growth patterns of Western Mediterranean seagrasses: species-specific responses to seasonal forcing. *Marine Ecology Progress Series*, 133: 203-15.
- Marbà N., Duarte C.M., 1997. Interannual changes in seagrass (*Posidonia oceanica*) growth and environmental change in the Spanish Mediterranean littoral zone. *Limnology and Oceanography*, 42: 800–810.
- Marbà N., Duarte, C.M., 1998. Rhizome elongation and seagrass clonal, growth. *Marine Ecology Progress Series*, 174: 269-280.
- Marbà, N., Walker, D.I., 1999. Growth, flowering, and population dynamics of temperate western Australian seagrasses. *Marine Ecology Progress Series*, 184: 105–118.
- Martin W., Baross J., Kelley D., Russell M.J., 2008. Hydrothermal vents and the origin of life. *Nat Review Microbiology*, 6: 805–814.
- Mateo M.A., Hemminga M.A., Romero J., Littler M.M., Littler D.S., 2000. Evidence of the coupling between light, $\delta^{13}\text{C}$ and production in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Biologia Marina Mediterranea*, 7: 91–94.
- Mateo M.A., Romero J., Perez M., Littler M.M., Littler D.S., 1997. Dynamics of millenary organic deposits resulting from the growth of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44: 103–110.
- Mayot N., Boudouresque C.F., Leriche A., 2005. Unexpected response of the seagrass *Posidonia oceanica* to a warm-water episode in the North Western Mediterranean Sea. *Comptes Rendues Biologies*, 328: 291–296.
- Mazzella L., Gambi, M.C., Russo, G.F. Buia M.C., 1984. Deep flowering and fruiting of *Posidonia oceanica* beds around the island of Ischia (Gulf of Naples, Italy). In: International Workshop *Posidonia oceanica* Beds.
- Mazzella L., Buia M.C., Gambi M.C., Lorenti M., Russo G.F., Scipione M.B., Zupo V., 1995. Organizzazione trofica nell'ecosistema a *Posidonia*. *La Posidonia oceanica*, Rivista Marittima, 31-39.
- Mazzella L., Scipione M.B., Gambi M.C., Fresi E., Buia M.C, Russo G.F., De Maio R., Lorenti M, Rando A., 1986.

- Le praterie sommerse del Mediterraneo. Laboratorio Ecol. Benthos, Stazione Zoologica di Napoli edit., 1-63.
- Mazzella L., Scipione M., Gambi M.C., Buia M.C., Lorenti M., Zupo V., Cangemi G., 1993. The Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa*. A comparative overview. *First International Conference on Mediterranean Coastal Environmental MEDCOAST 93*, November 2-5, 1993, Antalya, Turkey: 103-116.
- McLauchlan KK, Craine JM, Oswald WW, Leavitt PR, Likens GE, 2007. Changes in nitrogen cycling during the past century in a northern hardwood forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 7466–7470.
- McRoy C.P., Lloyd D.S., 1981. Comparative function and stability of macrophyte-based ecosystems. In: *Analysis of Marine Ecosystems*, ed. A.R. Longhurst, pp. 473-89. London: Academic Press
- Meinesz A., Astier J.M., Bodoy A., Cristiani G., Lefevre J.R.. Impact de l'aménagement du domaine maritime sur l'étage infralittoral des Bouches du Rhône (France, Méditerranée Occidentale). *Vie et Milieu*, 32: 115 -124.
- Miletti D., 1999. *Disasters by Design: A Reassessment of Natural Hazards in the United States*. Joseph Henry Press, Washington, DC
- Miroshnichenko M.L., Gongadze G.M., Rainey F.A., Kostukova A.S., Lysenko A.M., Chernyh N.A., Bonch-Osmolovskaya E.A., 1998 *Thermococcus gorgonarius* sp. nov. and *Thermococcus pacificus* sp. nov.: heterotrophic extremely thermophilic archaea from New Zealand submarine hot vents. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 48: 23–29.
- Miroshnichenko M.L., 2005. Biodiversity of anaerobic thermophilic microorganisms from marine hydrothermal fields. Thesis of Doctor of Sciences Dissertation, Moscow, Institute of Microbiology. 60 pages.
- Molenaar H., Barthèlème D., de Reffye P., Meinesz A. e Mialet I., 2000. Modelling architecture and growth pattern of *Posidonia oceanica*. *Aquatic Botany*, 6: 85-99
- Molinier R., Picard J., 1952. Recherches sur les herbiers de phanérogames marines du littoral méditerranéen français. *Annales de l'Institut Océanographique*, 27: 208-234.
- Montefalcone M., Morri C., Peirano A., Albertelli G., Bianchi C.N., 2007. Substitution and phase-shift in *Posidonia oceanica* meadows of NW Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75 (1): 63–71.
- Montefalcone M., 2009. Ecosystem health assessment using the seagrass *Posidonia oceanica*: a review. *Ecological Indicators*, 9: 595–604.
- Montefalcone M., Albertelli, G., Morri, C., Bianchi, C.N., 2010. Pattern of wide-scale substitution within *Posidonia oceanica* meadows of NW Mediterranean Sea: invaders are stronger than natives. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 20: 507–515.
- Montefalcone M., Parravicini V., Bianchi C.N., 2011. Quantification of coastal ecosystem resilience. In: Wolanski E., McLusky D.S., (Eds.), *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. Waltham, academic Press, 10(3): 49-70.
- Montefalcone M., Rovere, A., Parravicini, V., Albertelli, G., Morri, C., Bianchi, C.N., 2013. Evaluating change in seagrass meadows: A time-framed comparison of Side Scan Sonar maps. *Aquatic Botany*, 104: 204-212.
- Mossè R.S., 1984. Les écailles des rhizomes plagiotropes de *Posidonia oceanica*: étude des variations cycliques. In: *International Workshop Posidonia oceanica Beds*, Boudouresque C.F. Jeudy de Grissac, A. e Olivier, J. Edit., GIS Posidonie publ., Fr., 1984, 1, 217-226
- Moy W.S., Cohon J.L., ReVelle C.S., 1986. A programming model for analysis of the reliability, resilience, and

- vulnerability of a water supply reservoir. *Water Resources Research*, 22(4): 489-498.
- Nakaoka M., Y. Tanaka H. Mukai T. Suzuki, Aryuthaka C., 2006. Tsunami impacts on biodiversity of seagrass communities in the Andaman Sea, Thailand: (1) seagrass abundance and diversity. Pages 49–56 in P. R. Rigby and Y. Shirayama, editors. Selected papers of the NaGISA World Congress 2006. Publications of the Seto Marine Biological Laboratory, Special Publication Series Volume VIII. Kyoto University, Shirahama-cho, Japan.
- Namsaraev B.B., 1989. Algae-bacterial mats of the Kraternaya Bight. *Biologia Morya, Soviet Journal Marine Biology*, 3: 70–77 (in Russian).
- Namsaraev B.B., Dubinina G.A., Bonch-Osmolovskaya E.A., Starynin D.A., Grabovich M.Yu., Kachalkin V.M., Nesterov A.I., Gorlenko V.M., 1991. Participation of bacteria of circulation of carbon, sulphur and iron at destruction of organic matter in benthic communities of the Kraternaya Bight. In: Tarasov, V.G. (Ed.), *Shallow-Water Vents and Ecosystem of the Kraternaya Bight (Ushishir Volcano, Kuriles)*. Vol. 1. Functional Parameters: Part 1. DVO RAN Press, Vladivostok, pp. 154–171.
- Namsaraev B.B., Bonch-Osmolovskaya, E.A., Kachalkin, V.I., Miller, Yu.M., Propp, L.N., Tarasov, V.G., 1994. Microbiological processes of circulation of carbon in shallow-water vents of the southwest Pacific. *Microbiology (J. Microbiol.)*, 63: 100–111 (in Russian).
- Neckles H.A., Short F.T., Barker S., Kopp B.S., 2005. Disturbance of eelgrass (*Zostera marina* L.) by commercial mussel (*Mytilus edulis*) harvesting in Maine: dragging impacts and habitat recovery. *Marine Ecology Progress Series*, 285: 57–73
- Nelson TA, Lee A., 2001. A manipulative experiment demonstrates that blooms of the macroalga *Ulvaria obscura* can reduce eelgrass shoot density. *Aquatic Botany*, 71: 149–154.
- Nesterov A.I., Gorlenko V.M., Starynin D.A., Namsaraev, B.B., Dubinina G.A., Kachalkin V.I., Dultseva N.M., Tarasov V.G., 1991. Influence of hydrothermal venting on microbiological processes of synthesis of organic matter in the Kraternaya Bight. In: Tarasov, V.G. (Ed.), *Shallow-Water Vents and Ecosystem of the Kraternaya Bight (Ushishir Volcano, Kuriles)* (V.G. Tarasov, ed.), Vol 1, “Functional Parameters,” Part 1, pp 154-171. DVO RAN Press, Vladivostok (in Russian).
- O’Neill R.V., 1976. Ecosystem persistence and heterotrophic regulation. *Ecology*, 57: 1244–1253.
- Olesen B., Marba N., Duarte C., Savelle R., Fortes M., 2004. Recolonization dynamics in a mixed seagrass meadow: the role of clonal versus sexual processes. *Estuaries and Coasts*, 27 (5): 770–780
- Orians G. H., 1975. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: W. H. van Dobben e R. H. Lowe-McConneII (eds), *Unifying concepts in ecology*, pp. 64-65. Junk, The Hague.
- Orth R. J., Fishman J. R., Wilcox D. J., Moore K.A., 2002. Identification and management of fishing gear impacts in a recovering seagrass system in the coastal bays of the Delmarva Peninsula, USA. *Journal of Coastal Research*, 37: 111–129.
- Orwin K.H., Wardle, D.A. 2004. New indices for quantifying the resistance and resilience of soil biota to exogenous disturbances. *Soil Biology and Biochemistry*, 36: 1907–1912.
- Palumbi SR, McLeod KL, Grünbaum D., 2008. Ecosystems in action: Lessons from marine ecology about recovery,

- resistance, and reversibility. *BioScience*, 58: 33–42.
- Parker K.R., Wiens J.A., 2005. Assessing recovery following environmental accidents: Environmental variation, ecological assumptions, and strategies. *Ecological Applications*, 15: 2037–2051
- Patriquin D.G., 1975. 'Migration' of blowouts in seagrass beds at Barbados and Carriacou, West Indies, and its ecological and geological implications. *Aquatic Botany*, 1: 163-189.
- Peirano A., 2002. Lepidochronology and internodal length methods for studying *Posidonia oceanica* growth: are they compatible? *Aquatic Botany*, 74:175–180.
- Pergent G., Boudouresque F., Vadier 1985. Etude préliminaire des herbier à *Posidonia oceanica*(L.) Delile de la Cote des Alberes (Pyrenees-Orientales). *France Annales de l'Institut océanographique*, 61: 97-114.
- Pergent G., 1987. Recherches lépidocronologiques chez *Posidonia oceanica* (Potamogetonaceae). Fluctuations des paramètres anatomiques et morphologiques des écailles des rhizomes. Thèse Doctor. Océanol., Univ. Aix-Marseille II, 1-853.
- Pergent G., Boudouresque C.F., Crouzet, A. Meinesz A., 1989. Cyclic changes along *Posidonia oceanica* rhizomes (Lepidochronology): Present state and perspectives. *Marine Ecology P.Z.N.I.*, 10 (3), 221-230.
- Pergent G., 1990. Lepidochronological analysis of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile: a standardized approach. *Aquatic Botany*, 37: 39-54.
- Pergent-Martini C., Pasqualini V., Pergent G., Ferrat L., 2002. Effect of a newly set up wastewater-treatment plant on a marine phanerogam seagrass bed—a medium-term monitoring program. *Bulletin of Marine Science*, 71(3): 1227–1236.
- Peterson C.H., Summerson H.C., Fegley S.R., 1987. Ecological consequences of mechanical harvesting of clams. *Fishery Bulletin*, 85: 281–298.
- Phillips R.C. Lewis R.L., 1983. Influence of environmental gradients on variations in leaf widths and transplant success in North American seagrasses. *Marine Technology Society*, 17: 59-68.
- Phillips R.C., Menez E., 1988. Seagrasses. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, N.34, Washington D.C.
- Pichler T., Veizer J., Hall G.E.M., 1999. The chemical composition of shallow-water hydrothermal fluids in Tutum Bay, Ambitle Island, Papua New Guinea and their effect on ambient seawater. *Marine Chemistry*, 64: 229–252.
- Pickett S.T.A., White P.S. 1985b. Patch Dynamics: A Synthesis. In: S.T.A. Pickett e P.S. White. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Orlando: Academic Press.
- Pickett Steward T. A., Overview of disturbance, in V. H. Heywood and R. T. Watson (eds.). *Global Biodiversity Assessment*, 1995, p. 311-318.
- Pimm S.L., 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307: 321-326.
- Platt W.J., 1975. The colonization and formation of equilibrium plant species associations on badger disturbances in a tall-grass prairie. *Ecological Monographs* 45, 285–305.
- Plus M., Deslous-Paoli J.M., Dagault F., 2003. Seagrass (*Zostera marina* L.) bed re-colonisation after anoxia-induced full mortality. *Aquatic Botany*, 77: 121–134.
- Prol-Ledesma R.M., Canet C., Torres-Vera M.A., Forrest M.J., Armienta M.A., 2004. Vent fluid chemistry in Bahia

- Conception coastal submarine hydrothermal system, Baja California Sur, Mexico. *Journal of Volcanology Geothermal Research*, 137: 311-328.
- Ramage D.L., Schiel D.R., 1998."Reproduction in the seagrass *Zostera Novazelandica* on intertidal platforms in southern New Zealand. *Marine Biology*, 130(3): 479-489
- Rapport D.J., Costanza, R., Mc Michael, A.J., 1998. Assessing ecosystem health. *Trends in Ecology and Evolutionary*, 13: 397-401.
- Rasheed M.A., 1999. Recovery of experimentally created gaps within a tropical *Zostera capricornii* (Aschers.) seagrass meadow, Queensland, Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235: 183-200.
- Rasheed M.A., 2000. Seagrass survey of the Love and Kirke River Systems – August 1999. Report to the Cape York Natural Heritage Trust. 9 pp.
- Rasheed M.A., 2004. Recovery and succession in a multi-species tropical seagrass meadow following experimental disturbance: the role of sexual and asexual reproduction. *Journal Experimental Marine Biology Ecology*, 310: 13-45.
- Rollon R.N., De Ruyter Van Steveninck E.D., Van Bierssen W.V., Van Bierssen M.D.,1999. Contrasting recolonization strategies in multi-species seagrass meadows. *Marine Pollution Bulletin*, 37: 450-459.
- Rose A., 2004. Defining and measuring economic resilience to disasters. *Disaster Previous Manage*, 13: 307-314.
- Rose A., 2007. Economic resilience to natural and man-made disasters: multidisciplinary origins and contextual dimensions. *Environmental Hazards*, 7:383-398.
- Rose C.D., Sharp W.C., Kenworthy W.J., Hunt W.J., Lyons W.G., Prager E.J., Valentine J.F., Hall M.O., Whitfield P.E., Fourqurean J.W., 1999. Overgrazing of a large seagrass bed by the sea urchin *Lytechinus variegatus* in outer Florida Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 190: 211-222.
- Ryabushko L.I., Tarasov V.G., 1989. Qualitative composition of marine diatoms of the microphytobenthos of Kraternaya Bight. *Biologia Morya* (Soviet Journal Marine Biology) 3, 83-88 (in Russian).
- Rykiel E.J., 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*, 10: 361-366.
- Sand-Jensen, K., 1975. Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Vellerup Vig, Denmark. *Ophelia*, 14: 185-201.
- Scheffer M., Carpenter S.R., Foley J.A., Folke C., Walker B.H., 2001.Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413: 591-596.
- Short FT, Jones GE, Burdick DM, 1991. Seagrass decline: problems and solutions. Pages 439-453 in H. S. Bolton, editor. Coastal wetlands. American Society of Civil Engineers, New York, New York, USA.
- Short F.T., Wyllie-Echeverria. 1996. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environmental Conservation*, 23: 17-27.
- Short F. E T. Neckless H.A, 1999. The effects of global climate change on seagrasses. *Aquatic Botany*, 63: 169-196.
- Slocum M.G., Mendelsohn I.A., 2007. Use of experimental disturbances to assess resilience along a known stress gradient. *Ecological Indicators*, 8: 181-190.
- Sorokin D.Yu., 1991. Oxidation of reduced compounds of sulfur in volcanically active areas of the Bay of Plenty

- (New Zealand) and Matupi Harbor. (The New Britain Island, Papua New Guinea). *Izv. RAN Biology*, 3: 376–387 (in Russian).
- Sorokin Yu.I., Sorokin, P.Yu., Zakuskina, O.YU., 1998. Microplankton and its functional activity in zones of shallow hydrotherms in the western Pacific. *Journal Plankton Research*, 20: 1015–1031.
- Sorokin Yu.I., Sorokin P.Yu., Zakuskina O.YU., 2003. Microplankton and function in a zone of shallow hydrothermal activity the Craternaya Bay Kurile Islands. *Journal Plankton Research*, 25: 495–506.
- Starynin D. A., Gorlenko V. M. and Ivanov, M. V., 1989. Algo-bacterial mats in the Craternaya Bay. *Biologiya Morya* (Marine Biology) Vladivostok, 3, 70–77 (in Russian).
- Stevens P.S., 1974. *Patterns in Nature*. Boston: Atlantic Monthly Press.
- Stone L., Grbric, A., Berman, T., 1996. Ecosystem resilience, stability, and productivity: seeking a relationship. *American Naturalist*, 148: 892–903.
- Stringham T.K., Krueger W.C., Shaver P.L., 2003. State and transition modeling: an ecological process approach. *Journal of Range Management*, 56(2): 106–113.
- Stuben D., Sedwick P., Colantoni P., 1996. Geochemistry of submarine warm springs in the limestone cavern of Grotta Azzurra, Capo Palinuro, Italy: evidence for mixing-zone dolomitisation. *Chemical Geology*, 131: 113–125.
- Szaran J., 1998. Carbon isotope fractionation between dissolved and gaseous carbon dioxide. *Chemical Geology*, 150: 331–337.
- Tanaka Y., Miyajima T., Yamada K., Hori M., Hasegawa N., Umezawa Y. e Koike I., 2008. Specific growth rate as a determinant of the carbon isotope composition of the temperate seagrass *Zostera marina*. *Aquatic Botany*, 89: 331–336.
- Tarasov P.E., Granoszewski W., Bezrukova E.V., Brewer S., Nita M., Abzaeva A.A., Oberhansli H., 2005. Quantitative reconstruction of the Last Interglacial vegetation and climate based on the pollen record from Lake Baikal, Russia. *Climate Dynamics*, 25: 625–637.
- Tarasov V.G., 1999. *The Coastal Ecosystems and Shallow-Water Hydrothermal Venting*. Dalnauka Press, Vladivostok. 282 pages (in Russian).
- Tarasov V.G., 2002. Environment and biota of shallow-water hydrothermal vents of the West Pacific. In: Gebruk, A.V. (Ed.), *Biology of Hydrothermal Systems*. KMK Press, Moscow, pp. 264–319 (in Russian).
- Tarasov V.G., Propp, M.V., Propp, L.N., Blinov, S.V., Kamenev, G.M., 1986. Hydrothermal venting and specific water ecosystem in Kraternaya Caldera (Kuriles). *Biological Morya* 2, 72–74 (in Russian).
- Tarasov V.G., Gebruk A.V., Shulkin V.M., Kamenev G.M., Fadeev V.I., Kosmynin V.N., Malakhov V.V., Starynin D.A., Obzhirov A.I., 1999. Effect of shallow-water hydrothermal venting on the biota of Matupi Harbor (Rabaul Caldera, New Britain Island Papua-New Guinea). *Continental Shelf Research*, 19: 79–116.
- Tarasov V.G., Propp M.V., Propp L.N., 2002. Functions of the coastal marine ecosystems in relation of hydrothermal venting. *Ecological Chimical*, 11: 1–15 (in Russian).
- Tarasov V.G., Propp, M.V., Propp, L.N., Blinov, S.V., Kamenev, G.M., 1986. Hydrothermal venting and specific water ecosystem in Kraternaya Caldera (Kuriles). *Biological Morya*, 2: 72–74 (in Russian).

- Tarasov V.G., Propp, M.V., Propp, L.N., Namsaraev, B.B., Gorlenko, V.M., Starynin, D.A., 1990. Shallow-water gasohydrothermal vents of Ushishir volcano and the ecosystem of Kraternaya Bight (the Kurile Islands). PSZN I: *Marine Ecology*, 11: 1–23.
- Tarasov V.G., Propp, M.V., Propp, L.N., Kamenev, G.M., Blinov, S.V., 1985. Hydrothermal Venting and Specific Water Ecosystem in Kraternaya Caldera (Kuriles). DVNTc AN USSR Press, Vladivostok. 30 pages (in Russian).
- Tarasov V.G., Sorokin, Yu.I., Propp, M.V., Shulkin, V.M., Namsaraev, B.B., Starynin, D.A., Kamenev, G.M., Fadeev, V.I., Malakhov, V.V., Kosmyrin, V.N., 1993. Specifics of structural and functional characteristics of marine ecosystem in zones of shallow-water venting in the West Pacific. *Iz RAN Series Biology*, 6: 914–926 (in Russian).
- The H. John Heinz III Center for Science and the Environment, 2005 *The State of the Nation's Ecosystems 2008*. Washington, DC: Island Press.
- Theilin I., Boudouresque C. F., 1985. *Posidonia oceanica* flowering and fruiting: recent data from an international enquiry, *Posidonia Newsletter*, Fr., 1(1): 5-14.
- Thrush S.F., Hewitt J.E., Dayton P.K., Coco G., Lohrer A.M., Norkko, A., Norkko J., Chiantore M., 2009. Forecasting the limits of resilience: integrating empirical research with theory. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 3209–3217
- Tilman, D., Downing, J.A., 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367: 363-365.
- Tomasello A., Di Maida G., Calvo S., Pirrotta M., Borra M., Procaccini G., 2009. Seagrass meadows at the extreme of environmental tolerance : the case of *Posidonia oceanica* in a semi-enclosed coastal lagoon. *Marine Ecology*, 288-300.
- Tomlinson P.B., 1974. Vegetative morphology and meristem dependence. The foundation of productivity in seagrasses. *Aquaculture*, 4: 107-30.
- Tomlinson P.B., Baillet G.W., 1972. Vegetative branching in *Thalassia testudinum*. *Botanical Gazette*, 133 (1): 43-50.
- Townsend E., Fonseca M.S., 1998. The influence of bioturbation on seagrass landscape patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 169: 123–132.
- UNEP 2009. Blue carbon. The role of healthy oceans in binding carbon. A rapid response assessment (eds C.Nellemann, E. Corcoran, C.M. Duarte, L. Valde´s, C. De Young, L. Fonseca & G. Grimsditch), GRIDArendal, <http://www.grida.no>. (accessed 14 October 2009).
- Vermaat J.E., Verhagen F.C.A., Lindenburg D., 2000. Contrasting responses in two populations of *Zostera noltii* Hornem. To experimental photoperiod manipulation at two salinities. *Aquatic Botany*, 67: 179-189.
- Walker B.H., Carpenter S. R., Anderies J.M., Abel N., Cumming G.C., Janssen M., Lebel L., Norberg J., Peterson G.D., Pritchard R., 2002. Resilience management in social–ecological systems: a working hypothesis for a participatory approach. *Conservation Ecology*, 6(1): 14.
- Walker B., Holling C.S., Carpenter S.R., Kinzig A., 2004. Resilience, Adaptability and Transformability in Social-ecological Systems. *Ecology and Society*, 9 (2): 5.

- Walker B., Holling, C., Carpenter, S. and Kinzig, A., 2004. 'Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and Society*, 9(2): 81, 82, 83.
- Walker D.I., Lukatelich R.J., Bastyan G., McComb A.J., 1989. Effect of boat moorings on seagrass beds near Perth, Western Australia. *Aquatic Botany*, 36: 69–77.
- Wang C., Blackmore J.M., 2009. Resilience concepts for water resource systems. *Journal of Water Resources Planning and Management*, 137(6): 528-36.
- Wardle D., Bonner K., Barker G., 2000. Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos*, 89: 11–23.
- WBGU (Wissenschaftlicher Beirat für Globale Umweltveränderungen), 2000. Welt im Wandel; Erhaltung und nachhaltige Nutzung der Biosphäre. Berlin: Springer.
- Westman W.E., 1986. Resilience: concepts and measures: In: B. Dell & B. Lamont (eds), Resilience in Mediterranean-type ecosystems. Junk, Dordrecht. In press.
- Westman W.E., O'Leary J.F., 1986. Measures of resilience: the response of coastal sage scrub to fire. *Vegetatio*, 65: 179-189.
- Westman W.E., 1978. Measuring the inertia and resilience of ecosystems. *BioScience*, 28: 705-710.
- Westman W.E., 1985. Ecology, impact assessment, and environmental planning. Wiley-Interscience, NY.
- White P.S., Jentsch A., 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany*, 62: 399–449.
- White P.S., Pickett, S.T.A., 1985. Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. In: S.T.A. Pickett & P.S. White. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Orlando: Academic Press.
- White P.S., Harrod J., Walker J.L., Jentsch A., 2000. Disturbance, scale, and boundary in wilderness management. In: Cole D.N., McCool S.F. (eds) Proceedings: wilderness science in a time of change. Proceeding RMRS-P-000. Ogden, Utah US Department of Agriculture Forest Service Rocky Mountain Research Station. United States Department of Agriculture, Washington.
- Wildavsky A., 1991. "Public Policy," in The Genetic Revolution, 77-104. Ed. Bernard D. Davis. Baltimore (MD), Johns Hopkins UP.
- Williams S.L., 1990. Experimental studies of Caribbean seagrass bed development. *Ecological Monographs*, 60: 449-469.
- Williams S.L., 1988b. *Thalassia testudinum* productivity and grazing by green turtles in a highly disturbed seagrass bed. *Marine Biology*, 98: 447–455.
- Wittmann K.J., 1984. Temporal and morphological variations of growth in a natural stand of *Posidonia oceanica* (L.) Delile. P.S.Z.N.I.: Marine Ecology, 5 (4): 301-316.
- Zieman J.C., Zieman R.T., 1989. Ecology of the seagrass meadows of the west coast of Florida: a community profile. US Fish and Wildlife Service Biological Report 85 (7.25), NTIS Order No.: PB90-138280/GAR, 18th and C Street, NW, Mail Stop 111, Arlington Square Building, Washington, D.C. 20240, USA: 155 pp.
- Zieman J.C., Orth R.J., Phillips R.C., Thayer, G.W., Thorhaug A., 1984. The effects of oil on seagrass ecosystems. In: Recovery and restoration of marine ecosystems, ed. J. Cairns & A. Buikema, pp. 37-64. Stoneham,

Massachusetts, USA: Butterworth Publications.

Zieman J.C., 1975. Seasonal variation of turtle grass, *Thalassia testudinum König*, with reference to temperature and salinity effects. *Aquatic Botany*, 1: 107-123.

Zimmerman R.C., Kohrs D.G., Steller D.L., Alberte R.S., 1997. Impacts of CO₂ enrichment on productivity and light requirements of eelgrass. *Plant Physiology*, 115: 599–607.