



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PALERMO

Dipartimento di Biologia animale “G. Reverberi”

DOTTORATO DI RICERCA IN BIOLOGIA ANIMALE

XXII CICLO

**Interazioni e trofodinamica della megafauna
bentonica associata a due stati stabili alternativi
dell’infralitorale superiore roccioso del
Mediterraneo**

Dottorando:
Francesco Di Trapani

Tutor:
Prof. Silvano Riggio

Coordinatore:
Prof. Nicolò Parrinello

INDICE

Capitolo 1 - Introduzione generale

1.1	Gli stati stabili alternativi	pag.	1
1.2	L'importanza delle interazioni trofiche nel passaggio e mantenimento dei <i>barrens</i>	pag.	4
1.3	Conseguenze della formazione dei <i>barrens</i> sulla megafauna bentonica	pag.	8
1.4	Obiettivi della ricerca	pag.	9
1.5	Descrizione dell'area di studio	pag.	12
1.6	Note sulle principali specie oggetto di studio	pag.	15

Capitolo 2 – Megafauna bentonica: confronto macroalghe erette - *barren*

2.1	Introduzione	pag.	19
2.2	Materiali e metodi	pag.	21
2.3	Risultati	pag.	26
2.4	Discussione	pag.	40

Capitolo 3 – Megafauna bentonica: indagini isotopiche

3.1	Introduzione	pag.	44
3.2	Materiali e metodi	pag.	47
3.3	Risultati	pag.	53
3.4	Discussione	pag.	61

Capitolo 4 – Ruolo ecologico degli Asteroidei

4.1	Introduzione	pag.	64
4.2	Materiali e metodi	pag.	71
4.3	Risultati	pag.	84
4.4	Discussione	pag.	107

Capitolo 5 – Velocità di fuga di <i>P. lividus</i> ed <i>A. lixula</i> in due stati stabili alternativi: prove indirette di processi facilitativi	
5.1 Introduzione	pag. 115
5.2 Materiali e metodi	pag. 120
5.3 Risultati	pag. 123
5.4 Discussione	pag. 126
 Capitolo 6 – Conclusioni	 pag. 129
 Bibliografia	 pag. 133

Capitolo 1 - Introduzione generale

1.1 Gli stati stabili alternativi

“*Can there be more than one stable community in a given habitat?*” Nel 1969 R.C. Lewontin ponendosi questa domanda gettò le basi di quello che è poi diventato il concetto moderno di ‘stati stabili alternativi’ o ‘multipli’. Secondo tale teoria gli ecosistemi possono esistere in stati differenti, caratterizzati dalla dominanza di differenti specie, per uno stesso *range* di condizioni ambientali. Questo fenomeno è differente dal passaggio tra fasi, per il quale un sistema può subire un drammatico cambio in seguito a variazioni delle condizioni ambientali, ma dove un solo stato può esistere per un dato *range* di condizioni ambientali (in Suding *et al.*, 2004).

Il passaggio da uno stato ad uno alternativo avviene solitamente in seguito ad una perturbazione sia di origine antropica che “naturale” (es: attività antropica distruttiva, istituzione di aree protette, forti tempeste ecc.), alla quale le comunità rispondono con un cambiamento nella loro organizzazione. Ciò che distingue gli stati alternativi è, infatti, l’insieme delle cosiddette “variabili di stato” (composizione in specie, abbondanza di esse, variabili abiotiche che da esse dipendono) ed i processi ad esse legate (Suding *et al.*, 2004).

Negli ultimi 40 anni, a partire dalla pubblicazione di Lewontin, si è sviluppato un dibattito scientifico in base al quale la teoria degli stati stabili alternativi potrebbe non essere sempre rappresentata dai molteplici esempi riportati in letteratura. Già nel 1974 studi effettuati da Sutherland sulle comunità di *fouling* fecero maturare l’idea stessa degli stati multipli, poi criticata da Connel e Sousa (1983), secondo i quali alcune variabili importanti non erano state prese in considerazione nella comparazione delle comunità. Seguirono altre discussioni finché non si decise che differenti stati di un sistema potevano considerarsi “stabili alternativi” solo quando i seguenti prerequisiti erano soddisfatti: (1) la persistenza dello stato durante generazioni multiple ed (2) il mantenimento di esso anche dopo il ripristino delle condizioni precedenti al passaggio al nuovo stato (Knowlton, 2004).

I processi quindi, che causano il passaggio da uno stato stabile di una comunità ad un altro, hanno inizio con una perturbazione iniziale, al quale il sistema risponde con una variazione della composizione e delle abbondanze delle varie specie; questo cambiamento permette il mantenimento delle nuove condizioni determinate dalla perturbazione (Petraitis e Dudgeon, 2004). Le nuove interazioni positive e/o negative fra le specie che compongono il

nuovo stato del sistema possono in seguito mantenere tale stato alternativo a determinate scale spaziali e temporali, attraverso processi retroattivi (*feedbacks*).

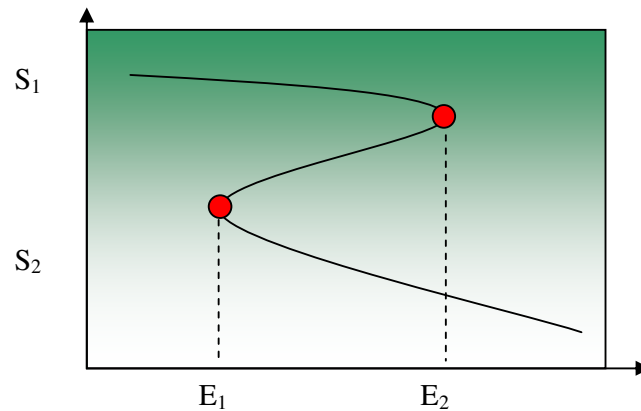


Fig. 1 – Modello di stato stabile alternativo, basato su Suding *et al.* 2004. Il superamento dei valori soglia, E₁ e E₂, causa il cambiamento del sistema S₁ (zona verde) nel sistema alternativo S₂ (zona bianca).

In ambiente terrestre il pascolamento intensivo può essere considerato una perturbazione che causa la rimozione di specie di piante erbacee; nel caso in cui tale processo avvenga in regioni caratterizzate da climi aridi, l'assenza di piante erbacee facilita la crescita di specie legnose che a loro volta impediscono il ripristino dello stato iniziale dell'ecosistema (*feedback*), anche nel caso in cui l'intensità del pascolamento viene ridotta (Mack *et al.* 2001).

La teoria sugli stati alternativi di comunità risulta di grande interesse per lo sviluppo di modelli predittivi sui potenziali effetti di disturbi antropici. In molti casi, infatti, il passaggio da uno stato al suo alternativo porta ad un cambiamento del numero dei livelli trofici, della produttività ed in generale dell'efficienza ecosistemica. La comprensione quindi dei processi che rendono resilienti gli ecosistemi nei loro nuovi stati risulta di grande importanza nella gestione del ripristino di ecosistemi degradati (Knowlton, 2004).

1.1.1 Ruolo dei ricci nella dinamica fra stati stabili alternativi nei sistemi rocciosi infralitorali

Negli ultimi decenni si è assistito ad un numero crescente di pubblicazioni nelle quali si riporta l'alternanza di stati alternativi nei sistemi marini. Uno tra i più importanti esempi è quello dei sistemi marini tropicali di substrato duro che possono trovarsi in due stati alternativi, uno caratterizzato dai coralli ed uno dalle macroalghe (in Knowlton, 2004). Il passaggio tra i due stati è stato particolarmente accentuato nella zona Caraibica e vengono

comunemente riconosciuti in letteratura due fenomeni che hanno causato tale cambiamento: (1) danni fisici provocati dalle tempeste tropicali ed (2) eventi di mortalità di massa della principale specie erbivora delle barriere coralline caraibiche, *Diadema antillarum* (Philippi, 1845); sin dai primi anni '80 si è, infatti, assistito al susseguirsi di eventi di mortalità massiva di *D. antillarum*, causati da infezioni microbiche (Lessios, 1988; 1995). Una volta cessate le perturbazioni, nonostante gli elevati tassi di fertilità conosciuti per questa specie (Lessios, 1995), le popolazioni non recuperarono le densità iniziali; ciò accadde sia a causa di un potenziale effetto 'Allee' in base al quale superata una determinata densità minima la crescita della popolazione risulta negativa (Knowlton, 2004), sia per l'instaurarsi di meccanismi di *feedback* positivi: le macroalghe stabilitesi dopo il collasso dei ricci inibiscono, infatti, l'insediamento di nuove reclute di *Diadema* (Bak, 1985). Soltanto negli ultimi anni le densità di questa specie hanno raggiunto valori paragonabili a quelli esistenti prima degli eventi perturbativi (Edmunds e Carpenter, 2001).

La comunità scientifica internazionale ha posto molta attenzione nello studio degli stati stabili alternativi delle barriere coralline e recentemente sono sorti dibattiti sulla possibilità che tali sistemi siano caratterizzati dalla persistenza di cambiamenti di fase, piuttosto che dall'alternanza di stati stabili (Petraitis e Dudgeon, 2004; Knowlton e Jackson, 2008; Mumby, 2009; Norstrom *et al.*, 2009).

Nei sistemi rocciosi non tropicali sono stati descritti molti esempi di stati alternativi (Knowlton, 2004); ad esempio lungo le coste nord-occidentali Atlantiche, i sistemi rocciosi mesolitorali di alcune baie possono essere dominati dall'alga *Ascophyllum nodosum* (L.) o dal mitile *Mytilus edulis* (Lam.). Il fenomeno che in questo caso sta alla base dell'instaurarsi di uno dei due stati non è di origine fisica essendo le baie caratterizzate da basso idrodinamismo; secondo Knowlton (2004) la scala spaziale è in grado di spiegare l'alternanza fra i due stati del sistema, essendo il reclutamento di *Ascophyllum* influenzato dalla limitata capacità dispersiva dei propri propaguli.

L'infralitorale superiore roccioso della Nova Scotia può essere caratterizzato da uno stato dominato dal *kelp* costituito dalle specie del genere *Laminaria* (J. V. Lamouroux) o da uno stato caratterizzato da elevate densità di ricci in grado di formare i *barrens*, sistemi dominati dalle alghe incrostanti (Bernstein *et al.*, 1981). Tali stati vennero descritti come un esempio di stati stabili alternativi da Johnson e Mann (1988). Secondo tali autori, la densità della specie *Strongylocentrotus droebachiensis* (O. F. Müller, 1776), una volta raggiunto un valore soglia, causa il passaggio da uno stato ad un altro; in particolare a basse densità i ricci tendono a rimanere nascosti nelle fessure del substrato, nutrendosi soltanto delle alghe

presenti nelle vicinanze dei nascondigli, invece ad alte densità si muovono liberamente e pascolano sulla *Laminaria*.

Similmente Konar e Estes (2003) riportano che lungo le coste del Pacifico settentrionale un livello intermedio di disturbo, può mantenere un paesaggio a chiazze alternate tra *kelp* e *barren*, stabilizzate tra loro dai processi biologici che avvengono ai confini delle chiazze. A volta può costituirsi anche uno stato di transizione, intermedio anch'esso, in cui insieme alle alghe incrostanti si sviluppano alghe resistenti al grazing da parte dei ricci (Wright *et al.*, 2005).

La deforestazione del *kelp* ad opera dei ricci, è un fenomeno largamente diffuso lungo le coste degli USA e si manifesta comunemente a latitudini intermedie tra 40 e 60° N (Steneck *et al.*, 2002). Le principali cause che hanno indotto l'aumento delle densità dei ricci sono riconducibili all'aumento dello sforzo di pesca esercitato nei confronti dei loro principali predatori, soprattutto pesci (Behrens e Lafferty, 2004).

1.2 L'importanza delle interazioni trofiche nel passaggio e mantenimento dei *barrens*

L'alternanza degli stati stabili può essere influenzata dalle interazioni che si instaurano tra le specie, in particolare quelle preda-predatore; Barkai e McQuaid nel 1988 descrissero in due isole sudafricane (Marcus e Malgas Island) distanti tra loro circa 4 km, due stati stabili alternativi caratterizzati da peculiari caratteristiche: in una delle due isole il principale predatore bentonico, l'aragosta, era caratterizzata da bassissime densità dovute all'intenso sforzo di pesca, mentre le comuni prede dell'aragosta (soprattutto buccinidi) erano caratterizzate da densità elevate. Una volta effettuato il tentativo di reintroduzione dell'aragosta nell'isola si è verificata un'inversione del proprio ruolo da predatore a preda: l'aragosta, infatti, veniva attaccata dai buccinidi, le cui elevate densità avevano permesso il cambiamento di ruolo da preda a predatore.

I predatori oltre ad avere un effetto diretto sulla distribuzione spaziale e sull'abbondanza delle proprie prede, possono mantenere la struttura della comunità attraverso il controllo di specie cardine, specie in grado di influenzare l'habitat in cui vivono (Paine, 1974; Menge, 1995). Un caso particolare di questo processo è quello conosciuto come cascata trofica o controllo *top-down*, esercitato dai predatori sulle abbondanze di erbivori, che a loro volta strutturano la comunità vegetale. Le cascate trofiche ad effetto *top-down* studiate nei sistemi bentonici infralitorali mediterranei coinvolgono solitamente tre livelli trofici:

1. carnivori (*top-predator*), quali pesci e predatori d'invertebrati che controllano direttamente gli erbivori;
2. erbivori, quali ricci e pesci erbivori che esercitano un controllo diretto sulle specie basali, ad esempio le alghe;
3. produttori primari, alghe.

Il *top-predator* ha un effetto indiretto positivo nella regolazione delle specie alla base della cascata trofica, avendo un effetto diretto negativo sul controllo delle popolazioni degli erbivori (Fig. 2).

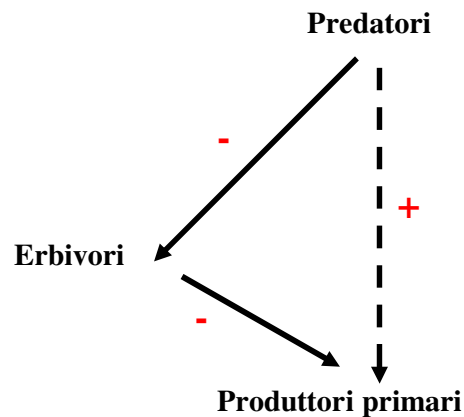


Fig. 2 - Diagramma generale di cascata trofica (modificato da Pinnegar *et al.*, 2000).

Due importanti casi di controllo *top-down*, sono stati descritti a seguito della diminuzione delle foreste a laminarie (*kelp*) nei sistemi marini infralitorali del nord-est del Pacifico e nel nord-ovest dell'Atlantico (Estes e Duggins, 1995; Elnor e Vadas, 1990). Nel primo caso, la lontra *Enhydra lutris* (L.), in quanto principale predatore dei ricci appartenenti al genere *Strongylocentrotus* spp., risultò essere in Alaska una specie strutturante del *kelp*. Ad elevate densità della lontra si registravano, infatti, basse abbondanze di ricci ed il *kelp* caratterizzava i paesaggi sommersi; laddove le lontre erano assenti, invece, i ricci risultavano abbondanti ed il *kelp* raro (Estes e Duggins, 1995). Nel secondo caso lungo le coste della Nova Scotia, al declino nelle popolazioni dell'aragosta americana *Homarus americanus* (Milne-Edwards, 1837), principale predatore di *Strongylocentrotus* spp., corrispose una diminuzione significativa di aree coperte dalle macroalghe erette (Elnor e Vadas, 1990). In entrambi i casi, la diminuzione di un *top-predator*, dovuta ad intensive attività di pesca, ha causato indirettamente una diminuzione dei produttori primari.

Le cascate trofiche producono effetti sulle comunità animali e vegetali all'interno delle reti trofiche; ad esempio quelle caratteristiche del *kelp* nella California meridionale possono essere sottoposte a cambiamenti ecologicamente rilevanti a causa dell'attività dei principali erbivori; in particolare il grazing di *Strongylocentrotus* spp. nei confronti soprattutto della

specie *Macrocystis pyrifera* (Agardh 1820) è in grado di indurre cambiamenti significativi nelle dinamiche trofiche della foresta a *kelp*: la sorgente della produzione primaria cambia dal *kelp* stesso ad un pool di produttori primari costituiti da microalghe effimere, altre specie di macroalghe e fitoplancton (Graham, 2004). Gli effetti diretti delle cascate trofiche possono anche invertire la tendenza: l'attività dei predatori può, infatti, influenzare i grazers a livelli tali da permettere il recupero del *kelp* (Byrnes *et al.*, 2006).

Nelle regioni orientali della Tasmania, in Australia meridionale, la specie *Centrostephanus rodgersii* (Agassiz) è stata recentemente caratterizzata da un aumento del proprio areale di distribuzione (in Ling, 2008); questa specie è in grado di modificare l'habitat a macroalghe, causando cambiamenti verso stati stabili alternativi caratterizzati dai *barrens* (Hill *et al.*, 2003; Ling *et al.*, 2009). Tali cambiamenti influenzano l'intera comunità bentonica e la rete trofica ad essa associata, quantificabili con la perdita di circa 150 taxa nel passaggio da uno stato all'altro (Ling, 2008).

In alcune regioni della Korea a causa di molti fattori (stress fisiologici, malattie, anomalie oceanografiche, grazing da parte dei ricci, cambiamenti climatici, effetti a cascata dovuti a cambiamenti della biodiversità, peggioramenti della qualità delle acque) si sono verificate perdite di habitat caratterizzati dalle macroalghe erette (Kang *et al.*, 2008); l'analisi degli isotopi stabili del carbonio e dell'azoto ha messo in evidenza che aree caratterizzate da letti macroalgali degradati (*barrens*) ed aree in cui è stato effettuato il ripristino dell'habitat non presentano differenze per la maggior parte dei consumatori (Kang *et al.*, 2008); le uniche differenze riguardavano, infatti, le diverse fonti di materia organica per i consumatori primari negli habitat naturali ed in quelli ripristinati.

1.2.1 I *barrens* del Mediterraneo, il ruolo delle aree marine protette

Nel Mar Mediterraneo le cascate trofiche sono spesso conseguenza di un intenso sforzo di pesca (Pinnegar *et al.*, 2003). In Spagna, ad esempio, a causa della pesca intensiva di *Diplodus sargus* (L.) e *Diplodus vulgaris* (L.), le popolazioni delle due specie di riccio più abbondanti, *Paracentrotus lividus* (Lam.) ed *Arbacia lixula* (L.), si trovarono in una condizione di assenza di controllo da parte del predatore con conseguenze negative sulle comunità algali (Sala 1996). Nell'infralitorale superiore mediterraneo la regolazione delle comunità algali è esercitata da *P. lividus* ed *A. lixula*. Un aumento delle densità delle due specie, dovuta ad esempio alla mancanza dei predatori, comporta un incremento nella pressione del loro pascolo (*grazing*) sul fitobenthos ed in particolare sulle alghe erette ed

arbustive. Il risultato è la riduzione della biodiversità dello strato algale e della produttività vegetale (Régis, 1978; Ayling, 1981; Verlaque e Nédelec, 1983; Verlaque, 1984; Frantzis *et al.*, 1988; Fanelli *et al.*, 1994; Benedetti-Cecchi *et al.*, 1998; Bulleri *et al.*, 1999; 2002; Gagnon *et al.*, 2004). In questi casi si registra una correlazione inversa tra la densità, o biomassa, dei ricci e l'abbondanza di alghe erette, risultando favorita la presenza di alghe coralline (Ruitton *et al.*, 2000). Tali sistemi dominati da Corallinaceae incrostanti e caratterizzati da alte densità di ricci sono definiti “urchin dominated *barren grounds*” (Lawrence, 1975). Questa trasformazione si può perpetuare nonostante la densità ed il pascolo di *P. lividus* si riduca notevolmente (Himmelman e Nedelec, 1990; Gianguzza *et al.*, 2006; Vielmini *et al.*, 2006). Studi più recenti evidenziano anche l'importanza del grazing di *A. lixula* nel regolare gli stadi iniziali del processo che porta alla formazione e al mantenimento del *barren habitat* (Benedetti-Cecchi *et al.*, 1998; Bulleri *et al.*, 1999; Ruitton *et al.*, 2000).

Anche nel Mar Mediterraneo è possibile, quindi, parlare di alternanza di stati stabili, di cui uno caratterizzato da macroalghe erette e l'altro da alghe incrostanti (McClanahan e Sala, 1997). Nonostante non sia del tutto chiaro quali siano i fattori responsabili della loro formazione e del loro mantenimento (Sala *et al.*, 1998), l'opinione comune è che la perturbazione scatenante il cambiamento del sistema sia l'aumento della densità dei ricci (Benedetti-Cecchi *et al.* 1998, Shears e Badcock, 2002, Konar e Estes, 2003, Gagnon *et al.*, 2004). Una volta avvenuto il cambiamento il nuovo stato può persistere e determinati fattori possono incidere nel mantenimento della stabilità del sistema; ad esempio un esperimento manipolativo ha messo in evidenza che le alghe incrostanti, oltre ai ricci, svolgono in tal senso un ruolo importante mantenendo lo stato *barren* (Bulleri *et al.*, 2002).

Gli aumenti delle densità dei *grazers*, i ricci, registrati sin dall'inizio della seconda metà del secolo scorso (Giaccone, 1971), possono essere causati sia dalla rimozione di predatori naturali in aree soggette a pesca intensiva (Pinnegar *et al.*, 2000) sia dall'istituzione di divieti di raccolta della stessa specie all'interno delle aree protette (Gianguzza *et al.*, 2006). Il divieto di raccolta può essere identificato come fattore di disturbo di origine antropica, capace di permettere il cambiamento di uno stato in un altro anche all'interno di un'area marina protetta.

Le Aree Marine Protette (AMPs) possono rappresentare uno strumento utile alla dimostrazione dei processi che avvengono nelle catene trofiche; in esse l'assenza dell'uomo può essere considerato come un trattamento sperimentale a larga scala sia spaziale che temporale, nel quale il *top-predator* (uomo) è escluso. Per esempio all'interno di alcune AMPs del Kenya è stato osservato un aumento delle abbondanze di pesci predatori e con esso

una diminuzione delle abbondanze dei ricci, dovuta all'aumento del tasso di predazione (McClanahan e Shafir, 1990). Nel Mediterraneo il divieto di pesca ha favorito l'aumento delle abbondanze e delle taglie medie di specie ittiche, tra le quali alcune specie di *top-predator* (Harmelin *et al.*, 1995). In tali sistemi protetti, Sala e Zabala (1996) hanno dimostrato l'importanza della predazione come fattore limitante le abbondanze di *P. lividus*.

1.3 Conseguenze della formazione dei *barrens* sulla megafauna bentonica

Lo studio degli stati stabili alternativi viene spesso effettuato confrontando le differenze tra le comunità, ad esempio confrontando le densità di specie o gruppi di specie; i raggruppamenti possono essere adottati in base a varie caratteristiche: tassonomiche, morfologiche, trofiche, ecc. In tal senso gli organismi animali vengono raggruppati anche in base alle dimensioni crescenti: da microfauna a macrofauna, fino ad arrivare alla megafauna, ovvero quel gruppo di organismi il cui diametro totale è sempre superiore ad 1 cm (Collie *et al.*, 1997; Taylor, 1998; Bergman e Santbrink, 2000; Widdicombe, 2004). Appartengono a questa categoria le specie caratteristiche sia del dominio bentonico che di quello pelagico, dai piccoli invertebrati che instaurano relazioni con il substrato ai grandi cetacei. Per lo svolgimento della presente ricerca sono stati presi in considerazione gli organismi animali appartenenti alla megafauna bentonica sessile o vagile dell'infralitorale superiore roccioso dell'Area Marina Protetta Isola di Ustica.

Sin dai primi anni '80 l'analisi delle variazioni spaziali e temporali delle comunità marine, prevedeva lo studio della megafauna bentonica (Gonzalez-Gurriaran, 1986); quest'ultima, vista come una componente importante per la descrizione delle comunità, è tutt'ora oggetto di numerose ricerche condotte soprattutto in ambienti profondi (D'Onghia *et al.*, 2010; Howell *et al.*, 2010; Ramirez-Llodra *et al.*, 2010). La distribuzione della megafauna bentonica è influenzata da molti fattori; ad esempio parametri ambientali come la profondità e la salinità sono in grado di influenzare le relazioni tra le specie di una comunità (Bremner *et al.*, 2006); la presenza di masse d'acqua caratterizzate da diversi valori di temperatura e salinità, è anche essa in grado di modificare la distribuzione della megafauna (Pires, 1992); altri parametri, inerenti alla sedimentologia ed alla morfologia del substrato, sembrano ricoprire invece un'importanza secondaria (Bremner *et al.*, 2006).

Raramente, invece, la megafauna bentonica è stata presa in considerazione nei sistemi di acque poco profonde e nella maggior parte dei casi si tratta di ricerca scientifica volta allo studio degli effetti della pesca sugli ecosistemi. Ad esempio in Blanchard *et al.* (2004)

vengono analizzati gli effetti negativi della pesca sulla distribuzione della comunità bentonica; similmente Collie *et al.* (1997) analizzano gli stessi effetti in acque più profonde. Altre ricerche hanno dimostrato che la pesca a strascico ha notevoli effetti negativi sulle abbondanze della megafauna; Widdicombe e colleghi (2004) hanno dimostrato che la pesca a strascico, causando una diminuzione delle densità di organismi bioturbatori (appartenenti alla megafauna), influenza l'intera comunità, facendone diminuire la biodiversità.

Sono pochi i casi in cui la megafauna bentonica viene analizzata per studi di carattere ecologico in ambienti poco profondi. In ecosistemi polari, a profondità comprese tra la superficie e ca. 25 metri, è stato dimostrato che la presenza degli iceberg e quindi dei relativi movimenti, causano una diversa distribuzione della megafauna (Nonato *et al.*, 2000).

Nel corso di un esperimento manipolativo è stata trovata una singolare correlazione positiva tra l'abbondanza della megafauna bentonica e la presenza di rifiuti di origine antropica depositati sul fondo del mare; verosimilmente i rifiuti avevano permesso la formazione di un habitat ricco di rifugi e siti riproduttivi (Katsanevakis *et al.*, 2007).

Un caso particolare merita attenzione poiché mette in relazione la presenza di un erbivoro, il riccio *D. antillarum*, con la comunità di mega invertebrati bentonici nell'Arcipelago delle Isole Canarie; Ortega e colleghi (2009) hanno riscontrato una correlazione negativa tra le densità del riccio ed alcuni gruppi tassonomici, in particolare specie appartenenti ai generi *Pagurus* spp. (Fabricius, 1775) e *Dardanus* spp. (Paulson, 1875) e l'echinoide *Sphaerechinus granularis* (Lam.); nello stesso studio risulta inoltre che ad elevate densità del riccio corrispondono bassi livelli di diversità della megafauna, dimostrando quindi che *D. antillarum* influenza negativamente la diversità e la composizione della megafauna sul substrato roccioso.

1.4 Obiettivi della ricerca

Nell'AMP "Isola di Ustica" dall'anno di istituzione (1986) ad oggi si è assistito alla formazione di vaste aree dominate da alghe incrostanti dalla superficie fino ad una profondità di circa 5 metri. Questo processo è stato verosimilmente causato dall'aumento della densità di *P. lividus* e *A. lixula* nei primi metri dell'infralitorale dell'isola. Ad Ustica risulta naturalmente bassa l'abbondanza di alcune specie *target*, in particolare gli sparidi *Diplodus* spp. (La Mesa e Vacchi, 1999), i quali in Mediterraneo sono considerati i principali predatori naturali dei ricci adulti (Sala 1996; Guidetti *et al.*, 2004). In seguito all'istituzione dell'AMP e quindi dell'instaurarsi dei relativi divieti di pesca, ad Ustica non è stato descritto un aumento

nelle abbondanze o nelle taglie di questi pesci, probabilmente a causa della mancanza di habitat idonei e all'isolamento dell'AMP. Questa ridotta abbondanza di predatori naturali potrebbe aver contribuito all'aumento delle abbondanze dei ricci, favorendo la formazione di vaste aree a *barren* nell'infralitorale superiore dell'isola.

Ancora più importante è stato probabilmente il divieto di pesca di *P. lividus*. L'uomo è considerato, infatti, il principale consumatore degli adulti di questa specie in Mediterraneo; si è pertanto verificato nell'isola il passaggio da una comunità algale caratterizzata da macroalghe erette ad una comunità ad alghe incrostanti. I *barrens*, presenti in un primo momento soltanto sotto forma di chiazze, si sono allargati fino a formare una fascia continua che caratterizza ormai gran parte dell'infralitorale superiore dell'isola di Ustica (Fig. 3).

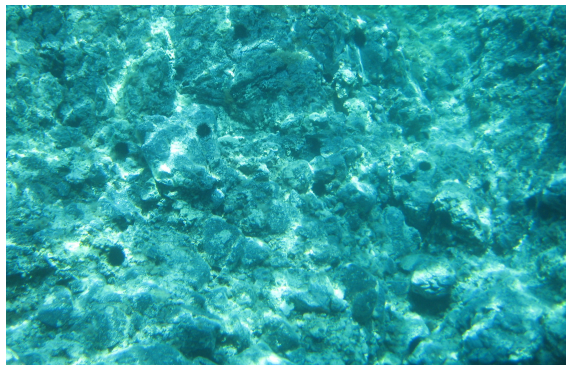


Fig. 3 – *Barren* nell'AMP Isola di Ustica.

Recenti ricerche indicano però un cambiamento di tendenza ed un parziale ritorno verso lo stato a macroalghe erette, probabilmente dovuto ad una diminuzione delle densità di *P. lividus* ed *A. lixula* (Agnetta 2010) e ad un aumento delle densità di uno dei potenziali predatori, la stella marina *Marthasterias glacialis* (L.); quest'ultima osservazione è stata supportata da esperimenti in campo ed in laboratorio (Bonaviri *et al.*, 2009; Gianguzza *et al.*, 2009a; 2009b; 2010). È già stato detto che uno degli effetti diretti della formazione del *barren* è la riduzione della biodiversità dello strato algale; osservazioni condotte negli ultimi due anni hanno messo in evidenza che la biodiversità animale bentonica sembra essere influenzata dalla presenza del *barren*; in particolare sembra che questo sia caratterizzato da elevate densità di specie appartenenti alla megafauna bentonica, tra le quali *M. glacialis*.

Lo studio delle reti trofiche, delle dinamiche che ne regolano i processi e delle interazioni presenti tra i vari livelli, può essere effettuato anche attraverso l'analisi degli isotopi stabili di alcuni elementi chimici naturali. Nei sistemi marini, le tecniche che prevedono la determinazione delle concentrazioni degli isotopi sono state applicate con successo ed è stato possibile definire il ruolo funzionale delle varie specie (Peterson e Fry, 1987; Eggers e Jones, 2000; Vizzini e Mazzola, 2009). La teoria che sta alla base della tecnica

(per la quale si rimanda al Capitolo 3) prevede che gli organismi di una rete trofica accumulano isotopi stabili pesanti (es. ^{13}C e ^{15}N) in proporzioni tali che è possibile stabilire, tramite le loro concentrazioni, la posizione ed il relativo ruolo di ciascuna specie all'interno della rete trofica, oltre alla composizione della dieta di ciascuna specie. I risultati di questo tipo di analisi strumentali sono precisi e, confermando spesso quanto osservato in campo, producono un contributo fondamentale alla comprensione delle relazioni trofiche esistenti nelle comunità. In un recente studio è stata studiata ad esempio la rete trofica dell'infralitorale roccioso del Mediterraneo, in Corsica (Pinnegar e Polunin, 2000); gli autori, confrontando i risultati delle diete delle singole specie con i dati pubblicati in letteratura tramite il metodo dei contenuti stomacali, hanno trovato alcune differenze indicative di componenti delle diete precedentemente non considerati. L'analisi degli isotopi stabili si presta, pertanto, anche alla ricerca di componenti alimentari delle diete degli organismi che potrebbero non essere prese in considerazione effettuando soltanto esperimenti in campo (es. censimenti visivi, analisi dei contenuti stomacali).

Gli obiettivi generali della ricerca sono due:

1. Studiare le differenze tra i due stati stabili alternativi presenti nell'AMP Isola di Ustica, uno caratterizzato dalle macroalghe erette e l'altro dal *barren*.
2. Evidenziare eventuali interazioni trofiche in grado di influenzare le due comunità bentoniche.

Gli obiettivi specifici sono, invece, i seguenti:

- Mettere in luce le differenze in termini di abbondanza e composizione della megafauna bentonica nei due stati stabili alternativi.
- Effettuare indagini isotopiche sulle relazioni trofiche della megafauna nei due stati.
- Studiare il comportamento alimentare di potenziali *top-predator* delle due comunità.
- Evidenziare interazioni ecologiche in grado di influenzare le relazioni preda-predatore nei due stati del sistema.

1.5 Descrizione dell'area di studio

L'AMP "Isola di Ustica" sorge nel Tirreno meridionale a 36 miglia nord nord-ovest dalla costa palermitana. Ha un'estensione superficiale di 8,7 km² con una lunghezza di circa 4 km ed un'ampiezza di circa 2,5 km e raggiunge con Monte Guardia dei Turchi la quota massima di 244 m s.l.m. Ustica è la porzione sommitale di un grande edificio vulcanico sottomarino i cui versanti precipitano a nord verso la piana batiale centro tirrenica, fin oltre la profondità di 2000 m sotto il livello del mare.

Le coste dell'isola sono quasi ovunque rocciose e difficilmente accessibili da terra a causa della forte inclinazione dei pendii costieri, l'unico versante semipianeggiante è quello occidentale (contrada Spalmatore). Nel settore settentrionale si sviluppa una scogliera di altezza compresa tra i 10 ed i 40 m s.l.m. con pareti verticali e sub verticali a forte pendenza. Le coste meridionali ed orientali si snodano con profilo irregolare, ricco di articolazioni e di piccole insenature. Sono inoltre presenti numerose grotte di abrasione marina, formatesi in alcuni casi per la maggiore suscettività all'erosione dei sedimenti calcarei inglobati dalle lave di effusione (Riggio e Milazzo, 2004).

L'iter istitutivo dell'AMP ha avuto inizio nel 1982 quando l'isola è stata inserita come area marina di reperimento nella legge n. 979/82; in seguito è stata istituita con Decreto Interministeriale del 12 novembre 1986 ed il relativo regolamento è stato approvato con D. M del 30/08/1990, poi entrato in vigore nel 1991. Essa ha un'estensione di circa 160 Km² ed è divisa in tre zone a differente grado di protezione (Fig. 4):

- Zona A, a protezione integrale, che ha una lunghezza di circa un chilometro e mezzo e una larghezza, in mare, di 350 metri, per un totale di 60 ettari. Questa zona, delimitata da boe, si estende dalla linea di costa sul versante Ovest-Nord Ovest dell'isola tra Punta Megna e la Caletta; al suo interno sono vietate tutte le attività antropiche, comprese la pesca professionale e sportiva, la navigazione e la balneazione (fanno eccezione Cala Sidoti e Cala Acquario poste alle estremità della zona A). È ammesso soltanto il transito delle imbarcazioni di servizio e di quelle autorizzate per motivi di studio e di ricerca scientifica.
- Zona B, a protezione generale, di circa 8000 ettari che si estende da Punta Gavazzi a Punta Omo Morto per tre miglia marine dalla linea di costa sul versante settentrionale da Sud Ovest a Est-Nord Est; in questa zona è permessa la balneazione e la navigazione a vela e a motore, sono permesse la fotografia subacquea e la pesca sportiva, esercitata però unicamente con lenze da fermo o da

traina, mentre la pesca professionale è concessa solo su autorizzazione del Comune.

- Zona C, a protezione parziale, di circa 8000 ettari che si estende 3 miglia dalla linea di costa sul versante meridionale da Est-Nord Est a Sud Ovest, da Punta Omo Morto a Punta Gavazzi; qui, come in zona B, è consentita solamente la pesca professionale, previa autorizzazione del Comune, mentre è vietata qualsiasi forma di pesca sportiva, eccezion fatta per la pesca con lenze da terra o da traina; la balneazione e la navigazione sono consentite.

Ustica occupa una posizione privilegiata nel basso Tirreno perché è investita dal flusso della corrente Atlantica che le garantisce un apporto costante di plancton e rappresenta, inoltre, un punto di attrazione per le popolazioni nectoniche (pesci e cefalopodi) che ne vengono richiamati sia per l'habitat particolarmente favorevole sia per le risorse trofiche (Riggio e Milazzo, 2004).

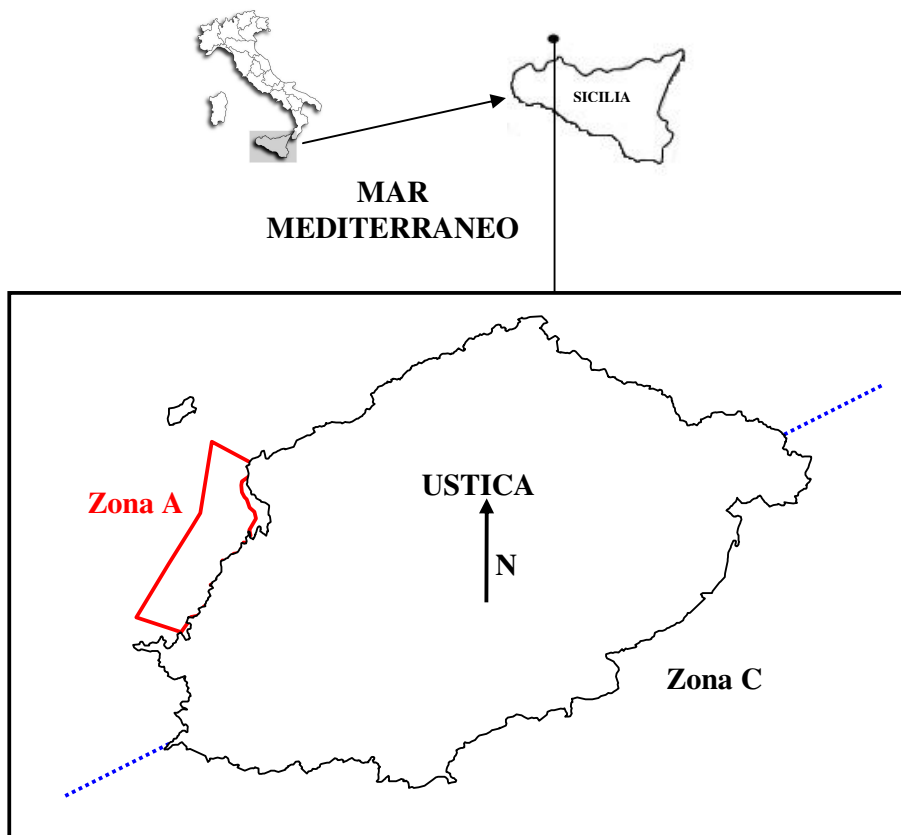


Fig. 4 - Isola di Ustica.

Una delle ragioni che hanno determinato l'inserimento di Ustica nella lista delle località italiane meritevoli di protezione è la grande ricchezza biologica che caratterizza i fondali dell'isola e che, nonostante l'oligotrofia del sistema, in alcuni biotopi raggiunge livelli

difficilmente superati in altri luoghi. Proprio per questo motivo Ustica viene considerata un hot spot per la ricchezza specifica, in quanto, su un'area che rappresenta circa lo 0,02% del Mediterraneo, si concentra oltre il 20% delle specie conosciute per l'intero bacino (Riggio e Milazzo, 2004).

Il mesolitorale e l'infralitorale si presentano ricchi di anfratti, grotte, massi franati e strapiombi costituendo, così, il substrato ideale per lo sviluppo di Rhodophyta e Phaeophyta, associate a componenti di sottostrato ed alghe sciafile; i popolamenti a *Cystoseira* sono la principale caratteristica dell'infralitorale fotofilo. La successione dei cistoseireti fino a una decina di anni fa si estendeva dalla frangia infralitorale fino al circolitorale (Milazzo *et al.*, 2000). Dal 2003 al 2008 il limite superiore è stato eroso dal pascolamento dei ricci che hanno creato un *barren* ad alghe coralline incrostanti tra 0.5 e 4-8 metri di profondità. Nel corso del 2008/2009 la fascia a *barren* si è ridotta dimezzandosi in estensione (osservazione personale). La comunità a *Posidonia oceanica* (Delile), pur essendo mediamente strutturata, non è presente in estese formazioni per la limitata estensione dei fondali sabbiosi (Giaccone *et al.*, 1985). Attualmente l'infralitorale è caratterizzato da popolamenti ad alghe fotofile, frammisti a *P. oceanica* e chiazze sporadiche a sabbie fini.

Nell'Area Marina Protetta di Ustica, i principali rappresentanti della fauna ittica appartengono alle famiglie Labridae e Gobiidae mentre Sparidae e Blenniidae sono presenti in misura più modesta. *Diplodus puntazzo* (Cetti), *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris*, sono poco abbondanti nell'infralitorale usticese (Vacchi *et al.*, 1998; La Mesa e Vacchi, 1999). La scarsa abbondanza di *Diplodus* spp. è attribuita all'assenza di microhabitat disponibili e di riparo dall'idrodinamismo intorno all'isola durante il periodo del reclutamento, piuttosto che alla pesca ricreativa (Harmelin *et al.*, 1995; Vacchi *et al.*, 1998).

Per quanto riguarda la fauna bentonica, ad oggi non esistono studi complessivi sulla biodiversità (Riggio e Milazzo, 2004), tuttavia i diversi censimenti effettuati sui vari gruppi tassonomici prima e dopo l'istituzione dell'AMP hanno permesso di stilare delle liste più o meno dettagliate nelle quali si riportano: circa 139 specie di Cnidari (Piraino *et al.*, 1999), 280 di Policheti (Castriota *et al.*, 1998, Badalamenti *et al.*, 1999), 216 di Molluschi (Chemello, 1986; Chemello *et al.*, 1999), 52 di Briozoi e 19 di tunicati (in Riggio e Milazzo, 2004). Le conoscenze sulla fauna dei crostacei si possono ritenere al momento del tutto parziali e limitate a Decapodi, Anfipodi e Tanaidacei di cui si conoscono 131 specie (Riggio e Milazzo, 2004).

1.5 Note sulle principali specie oggetto di studio

La maggior parte delle specie appartenenti alla megafauna bentonica dell'infralitorale superiore roccioso di Ustica fanno parte del Phylum **Echinodermata** (dal greco 'echinos', spinoso, e 'derma', pelle) suddiviso in cinque classi:

- Asteroidea (stelle di mare): esempi di specie comuni del Mediterraneo sono la già citata *M. glacialis* ed *Echinaster sepositus* (Retzius, 1805).
- Concentricycloidea (margherite di mare).
- Ophiuroidea (stelle serpentine): esempio di specie comune del Mediterraneo è *Ophioderma longicaudum* (Retzius, 1805).
- Echinoidea (ricci di mare): esempi di specie presenti nel Mediterraneo, oltre i succitati *P. lividus* ed *A. lixula*, sono i meno comuni *Spaerechinus granularis* (Lamark, 1816) ed *Echinus melo* (Lamark, 1816).
- Holothuroidea (cetrioli di mare): esempio di specie comune del Mediterraneo è *Holothuria tubulosa* (Gmelin).

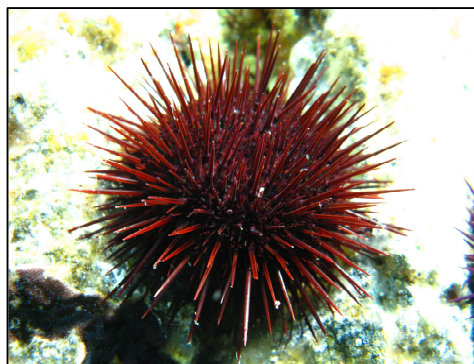


Fig. 5 – *P. lividus*

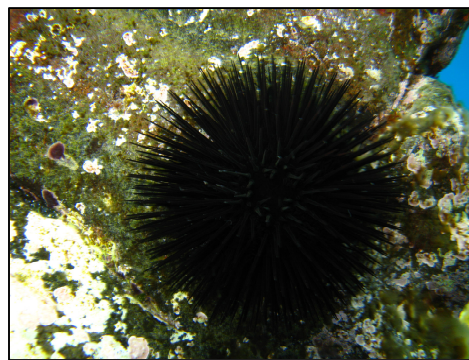


Fig. 6 – *A. lixula*

P. lividus (Fig. 5) ed *A. lixula* (Fig. 6) vengono identificati in Sicilia rispettivamente riccio 'femmina', notoriamente edule, e riccio 'maschio' non edule. In realtà, le due specie sono gonocoriche e quindi a sessi separati.

P. lividus ed *A. lixula* sono ricci regolari, con forme sub-sferoidali, bocca ed ano situate ai due poli opposti; il lato orale è rivolto in basso, ossia poggiante sul substrato. Le due specie differiscono macroscopicamente per colorazione (principalmente colorati i primi, dal marrone al violaceo al verde, propriamente neri i secondi), forma del corpo (appiattito ventralmente per i primi, più depresso per i secondi), apparato boccale (quello di *A. lixula* è più sviluppato di quello di *P. lividus*).

Il corpo è costituito da un guscio rigido, la teca, che racchiude i visceri; la zona periferica della teca, quella equatoriale, è definita ambito, mentre tutto il complesso delle piastre unite a guisa di mosaico formano la corona; restano le piastre che costituiscono

l'apparato apicale formato da: un'area centrale detta periprocto, cinque piastre genitali, una delle quali è il madreporite che rappresenta il canale di comunicazione del sistema acquifero con l'esterno, cinque piastre terminali.

Il sistema acquifero è un complesso di canali ed ampolle piene di liquido che facilitano il trasporto interno e sfruttano principi di idraulica per muovere le proiezioni carnose del sistema che sono i pedicelli ambulacrali, che svolgono una varietà di funzioni quali ancoraggio, locomozione, nutrizione e scambi gassosi.

Gli aculei sono diversi tra le due specie: sono spesso lunghi e numerosi fino a oltre metà del diametro del corpo negli Arbacidae, mentre sono meno numerosi e meno lunghi nei *Paracentrotus*.

Per quanto riguarda le strategie messe in atto per procurarsi il cibo l'azione erbivora viene effettuata tramite un complesso apparato masticatore, lanterna di Aristotele, che giace subito all'interno della bocca e che è dotato di cinque denti calcarei protrattili; i ricci brucano materiale algale dal substrato oppure strappano pezzetti di cibo in particelle delle dimensioni di un boccone; essi scavano fossi in substrati e poi si nutrono della pellicola algale che si sviluppa sulle pareti del fosso oppure si cibano di particelle sospese o di alghe alla deriva che entrano nella camera.

P. lividus ed *A. lixula* sono più o meno abbondanti nel Mar Mediterraneo ed in prossimità delle coste dell'Oceano Atlantico nord-orientale, dall'Irlanda e dalla Scozia fino al Marocco, alle Canarie, a Madeira e alle Azzorre.

Si riscontrano dalla superficie fino a 80 m di profondità, ma più frequentemente vengono osservati entro i 20 m (Tortonese, 1965, Allain, 1975; Régis, 1978; Harmelin *et al.*, 1980). Tipicamente infralitorali, sono specie che vivono sugli scogli, sui bassifondi ciottolosi e rocciosi con alghe fotofile o nelle praterie a *P. oceanica*, essendo però quest'ultimo habitat più preferito da *P. lividus* (Kempf, 1962; Neil e Larkum, 1965). Lo stesso preferisce ambienti sciafili, ricchi di vegetazione e sub orizzontali, mentre *A. lixula* è sovente distribuito in zone più esposte alla luce e su pareti verticali (Lawrence, 2001). *P. lividus* scava solitamente nicchie nella roccia, che in questo modo può apparire addirittura alveolata quando questi echinoidi vi alloggiavano in gran numero; tale fenomeno si manifesta molto più in Atlantico che in Mediterraneo. Può, inoltre, vivere in ambienti caratterizzati da imprevedibilità ambientale, quali i porti e gli ambienti salmastri.

Le stelle di mare, rappresentano una vasta gamma di invertebrati caratterizzati da una simmetria pentamera e dal possedere per lo più 5 braccia (Tortonese 1965). La lunghezza totale da un braccio all'altro varia dai pochi centimetri della specie australe *Parvulastra*

exigua (Lamarck, 1816) fino al metro di lunghezza della specie pacifica *Pycnopodia helianthoides* (Brandt, 1835).

M. glacialis (Fig. 7), insieme a *Coscinasterias tenuispina* (Lam.) ed *Ophidiaster ophidianus* (Lam.), appartiene alla Classe degli Asteroidei. Gli individui di questa classe hanno corpo a forma di stella, costituito da un disco centrale (a volte formato dalla semplice unione delle cinque braccia, come nel caso di *M. glacialis*) e da cinque o più raggi che da esso si dipartono. Nel caso di *M. glacialis* ed *O. ophidiaster* le braccia sono sempre 5, invece *C. tenuispina* ne ha sempre di più, da 6 a 9 (Tortonese, 1965).



Fig. 7 – *M. glacialis*.

A causa della fissiparità, caratteristica non rara per queste specie, sono facilmente osservabili individui con braccia a diverse lunghezze, corrispondenti a diversi fenomeni di rigenerazione degli arti. La bocca e l'ano si trovano simmetricamente disposte l'una rispetto all'altra nelle due superfici orale o ventrale, ed aborale o dorsale.

La colorazione varia dal marrone, al verdastro, al violaceo fino al rosso per *O. ophidianus* (Fig. 8). Sulla superficie del corpo sono presenti file di aculei che si estendono dal disco centrale fino alla punta delle braccia, lungo tre file in *M. glacialis* e cinque file in *C. tenuispina* (Fig. 9); le spine sono quasi del tutto assenti in *O. ophidianus* (Riedl, 1991).



Fig. 8 – *O. ophidianus*.



Fig. 9 – *C. tenuispina*.

Le tre specie di stelle marine sono comuni nel Mar Mediterraneo e presenti da pochi metri di profondità fino a più di 50 m. *M. glacialis* è diffusa anche nell'Oceano Atlantico orientale. È una delle stelle marine più grandi del Mediterraneo e può raggiungere gli 80/85 cm di diametro. Vive prevalentemente su fondale roccioso ma non ha problemi di movimento su praticamente nessun tipo di substrato. La dieta è costituita principalmente da molluschi bivalvi e da altri echinodermi, es. i ricci.

Dal punto di vista riproduttivo sono organismi gonocorici ad emissione gametica esterna; soltanto in rari casi si osservano fenomeni di ermafroditismo associati anche ad una sola delle cinque gonadi presenti. Lo sviluppo è caratterizzato da una fase larvale abbastanza lunga, qualche settimana, che termina con l'insediamento della larva (*bipinnaria*) sul substrato.

Capitolo 2 - Megafauna bentonica: confronto macroalghe erette - *barren*

2.1 Introduzione

La megafauna bentonica marina viene solitamente descritta come un gruppo di organismi le cui dimensioni sono sempre maggiori di 10 mm (Taylor, 1998; Bergman e Santbrink, 2000; Widdicombe *et al.*, 2004), anche se sono noti casi in cui vengono considerati organismi più grandi di 5 mm (Hermsen *et al.*, 2003) oppure di 20 mm (Ortega *et al.*, 2009).

La megafauna è un valido indicatore dello stato delle comunità marine; in particolare quella bentonica è stata utilizzata in numerosi studi volti alla conoscenza dei fondali marini neritici (es. Pires, 1992; Taylor, 1998; Hermsen *et al.*, 2003) e batiali (Cartes *et al.*, 2010; D'Onghia *et al.*, 2010). Ad esempio, è stato possibile valutare gli effetti della pesca sulla composizione e distribuzione delle comunità marine, soprattutto nei casi di pesca a strascico (Collie *et al.*, 1997; Kaiser *et al.*, 1998; Bergman e Santbrink, 2000). Altri studi hanno riguardato la relazione tra condizioni ecologiche e distribuzione della megafauna; ad esempio lungo le coste meridionali del Brasile, fenomeni di *upwelling* sono in grado di modificare la distribuzione della megafauna bentonica (De Léo e Pires-Vanin, 2006). Ulteriori ricerche hanno messo in evidenza le relazioni tra abbondanza della megafauna ed altri fattori ambientali, quali l'inquinamento (Katsanevakis, 2007), la presenza di iceberg (Nonato *et al.*, 2000) e la densità dei ricci (Ortega *et al.*, 2009); in quest'ultimo caso gli autori hanno dimostrato che nell'arcipelago delle isole Canarie, ad alte densità del riccio *D. antillarum* corrispondono basse densità di alcune specie appartenenti alla megafauna bentonica.

Nell'isola di Ustica a seguito dell'istituzione dell'Area Marina Protetta (avvenuta nel 1986, ma resa operativa dal 1991 con l'emanazione del relativo regolamento) si è verificato lungo la fascia infralitorale superiore un decremento della copertura a macroalghe erette ed un relativo incremento della copertura ad alghe incrostanti (Riggio e Milazzo, 2004); la presenza di questi due gruppi di alghe ha determinato quindi un paesaggio costituito da due stati stabili alternativi: quello a "macroalghe erette" e quello a "*barren*". Recenti studi hanno dimostrato che dal 2007 è in atto un graduale processo di ricolonizzazione da parte delle macroalghe erette a svantaggio di quelle incrostanti (Agnetta 2010). Le cause che hanno permesso tale cambiamento sono riconducibili a fenomeni di reclutamento algale ma soprattutto ad una diminuzione delle densità dei ricci, *P. lividus* ed *A. lixula*, riconosciuti come i due principali erbivori dell'infralitorale superiore del Mediterraneo (Sala 1996); se in un primo momento le

densità dei ricci sono aumentate con il relativo sviluppo del paesaggio a *barren* (Riggio e Milazzo, 2004), in un secondo momento, la diminuzione delle loro densità (Fig. 1) ha permesso fenomeni di ricolonizzazione da parte delle macroalghe erette.

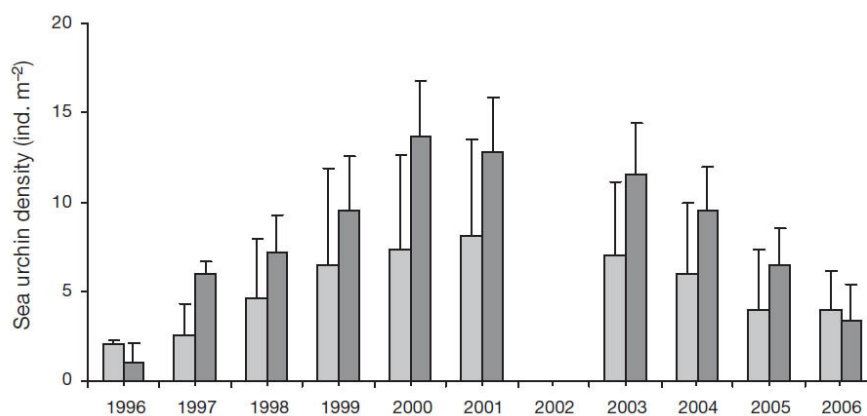


Fig. 1 – Densità di *P. lividus* (grigio chiaro) e *A. lixula* (grigio scuro) nella zona A dell’AMP Isola di Ustica (in Bonaviri *et al.*, 2009)

Uno dei fattori che può aver influito sulla diminuzione delle densità dei ricci è stato l’aumento delle densità di uno dei predatori naturali, *M. glacialis* (Bonaviri *et al.*, 2009). Questa specie fa parte della megafauna bentonica dell’infralitorale superiore dell’isola. Osservazioni condotte negli ultimi due anni in entrambi gli stati del sistema mostrano una realtà nella quale animali di grandi dimensioni, soprattutto echinodermi come appunto *M. glacialis*, popolano il *barren* in quantità elevate rispetto a quelle presenti nelle macroalghe.

Più in generale, nel *barren* si ha l’impressione che la megafauna bentonica sia più abbondante che nelle aree ricoperte da alghe e che gli echinodermi, non solo quindi la componente ad erbivori, siano particolarmente abbondanti: il nuovo stato sembra caratterizzato da una diversa struttura dei popolamenti e dunque da un diverso utilizzo di risorse quali spazio e cibo.

In questa prima fase della ricerca verranno messe in evidenza eventuali differenze in termini di abbondanze della megafauna tra i due stati stabili alternativi presenti ad Ustica. Dopo avere verificato se la megafauna è più abbondante in uno dei due stati, verranno prese in considerazione le singole specie per verificare eventuali pattern di distribuzione tra lo stato *barren* e quello a macroalghe erette.

Nell’ambito della presente ricerca sono stati considerati come appartenenti alla megafauna gli animali bentonici sessili o vagili presenti nell’infralitorale superiore roccioso dell’AMP “Isola di Ustica” ed aventi dimensioni superiori a 10 mm.

2.2 Materiali e metodi

2.2.1 Ipotesi di studio

In seguito alle osservazioni effettuate è stato possibile realizzare un modello in base al quale si evidenzia il passaggio tra due stati diversi dell'infralitorale superiore roccioso di Ustica, stati che sono caratterizzati da comunità animali diverse. Nel *barren* sono presenti essenzialmente grandi echinodermi, ricci, stelle marine ed oloturie; questi ultimi sono invece poco abbondanti nell'habitat ad alghe erette. La composizione della megafauna varia al variare dello stato del sistema oggetto di studio. L'ipotesi di studio che ho voluto verificare è la seguente: esistono differenze significative nella composizione della megafauna bentonica in termini di abbondanze specifiche tra i due stati, *barren* e macroalghe erette?

Per poter accettare o rigettare l'ipotesi è stato effettuato un esperimento misurativo nei due principali versanti dell'isola in cui sono contemporaneamente presenti i due stati oggetto di studio: versante di Nord Ovest (NW), in cui è presente la zona A dell'AMP, e versante Sud (S) in cui è presente la zona C. In entrambi i versanti sono presenti le macroalghe erette (MAE) ed il *barren* (B). All'interno di ciascun versante sono stati individuati due siti rispettivamente denominati 1 e 2 (Tab. 1; Fig. 2) in cui sono presenti entrambi gli stati del sistema (MAE e B).

Le variabili predittive dell'esperimento sono tre: versante (V), sito (Si) e stato (St). Le variabili di risposta sono rappresentate dalle densità delle singole specie appartenenti alla megafauna. Sono state effettuate tre repliche (Fig. 3) per ciascun fattore per un totale di 24 repliche (Tab. 2).

N°	Nome sito	Versante	Label sito
1	Cala S. Paolo	S	C1
2	Punta dell'Arpa	S	C2
3	Sbarramento	NW	A1
4	Punta di Megna	NW	A2

Tab. 1 – Denominazione dei siti di studio.

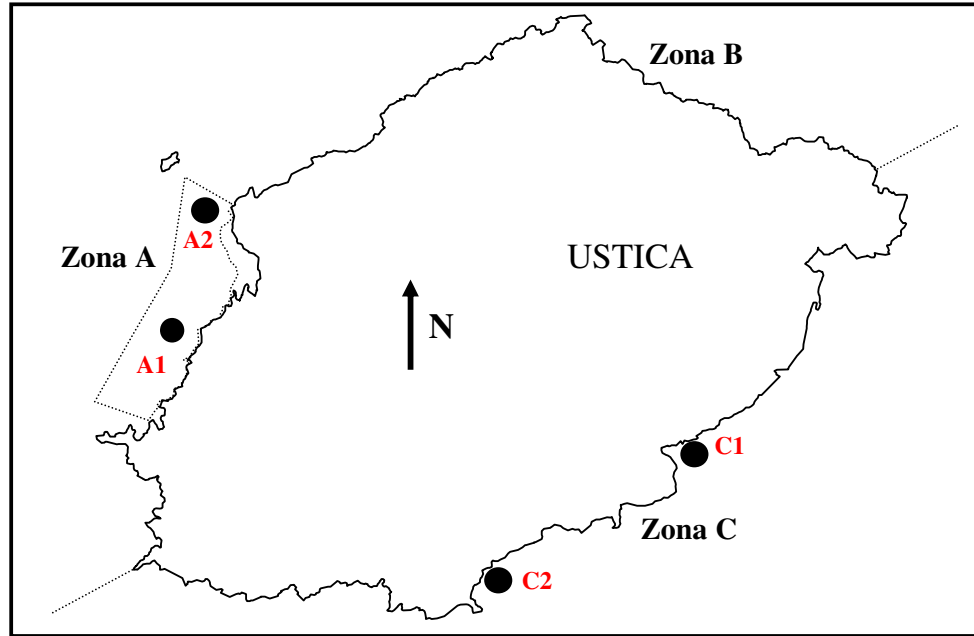


Fig. 2 – Area di studio, AMP Isola di Ustica.

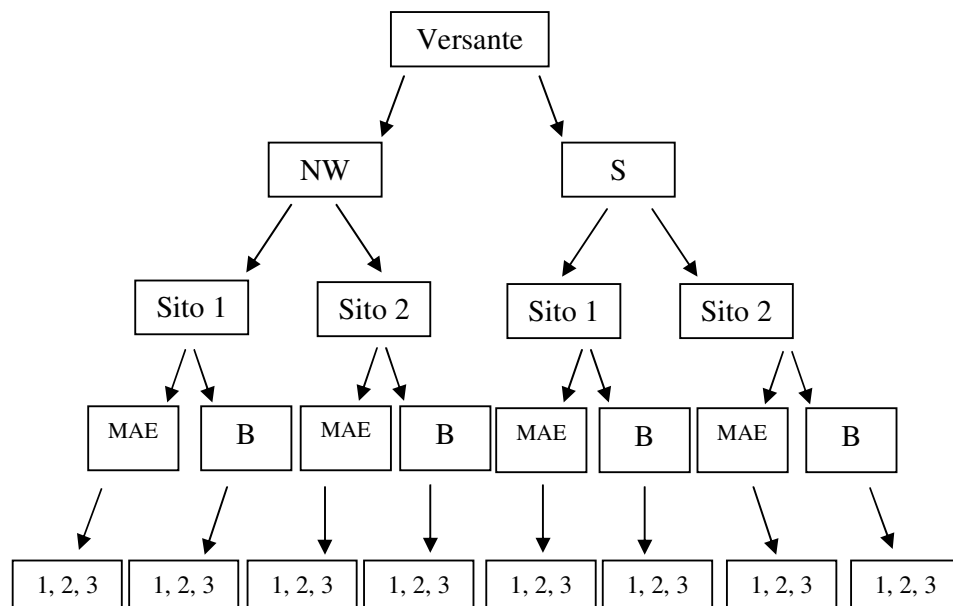


Fig. 3 – Disegno di campionamento.

Fattore	Livelli	Fisso/Random	Nested/Ortoghonale
Versante (V)	2	Fisso	Ortoghonale
Sito (Si)	2	Random	Nested (V)
Stato (St)	2	Fisso	Ortoghonale
REPLICHE (N)	3	/	/

Tab. 2 – Griglia di campionamento

2.2.2 Tecniche di campionamento ed analisi dei dati

Nel corso della stagione estiva 2009 (tra luglio e settembre) sono stati eseguiti campionamenti con operatori subacquei lungo il piano infralitorale superiore di Ustica, al fine di identificare le specie appartenenti alla megafauna bentonica dell'isola e di stimarne le relative abbondanze. A tal scopo sono stati effettuati censimenti visivi lungo transetti disposti parallelamente alla linea di costa; ciascun transetto è geometricamente costituito da un rettangolo avente i lati rispettivamente di lunghezza 50 m (lati paralleli alla linea di costa) e 5 m (lungo la perpendicolare costa-largo).

Le densità sono state misurate all'interno dell'intero transetto utilizzando l'intera area di campionamento, ovvero 250 m²; al fine, invece, di misurare le densità dei ricci *P. lividus* ed *A. lixula* sono state effettuate misurazioni all'interno di quadrati 1 m X 1 m (N=10) disposti in maniera casuale lungo ciascun transetto. In presenza, invece, di specie cospicue e la cui taglia media sia di poco superiore ad 1 cm, es. *Cerithium* spp. (Bruguère, 1789), sono stati considerati quadrati 20 cm X 20 cm replicati 20 volte in ogni transetto. In presenza, infine, di animali ad accrescimento orizzontale (es. Poriferi, Briozoi, ecc) sono state effettuate stime di ricoprimento percentuale lungo l'intero transetto.

I transetti sono stati replicati in entrambi gli stati oggetto di studio, le alghe erette ed il *barren*, ad una profondità compresa tra 3 e 6 m circa, mantenendo omogenee le principali caratteristiche ambientali dei siti di studio, ad esempio la complessità strutturale del substrato. Ciò nonostante, al fine di evidenziare eventuali pattern di distribuzione della megafauna in funzione di fattori ambientali, sono state misurate alcune variabili ambientali all'interno di ogni transetto: copertura percentuale del *barren*, complessità e pendenza del substrato, copertura percentuale delle macroalghe erette.

Al fine di effettuare stime delle coperture percentuali dei transetti le aree totali di ogni transetto sono state idealmente suddivise in 20 sub-aree aventi dimensioni 5 X 2,5 m, all'interno di ognuna delle quali sono state stimate rispettivamente le percentuali del *barren* e delle macroalghe.

La complessità del substrato è stata misurata utilizzando una scala di valori compresi tra 1 e 5, ognuno dei quali corrispondente ad un grado crescente di complessità (Tab. 3).

Valore	Descrizione
1	Piano orizzontale
2	Piano sub-orizzontale
3	Presenza di asperità lungo il piano, piccoli massi, cavità
4	Rocce, grandi massi, cavità
5	Massimo livello di complessità

Tab. 3 – Valori di complessità del substrato.

La pendenza del substrato è stata misurata calcolando l'ampiezza dell'angolo " γ " compreso tra il cateto minore e l'ipotenusa di un ideale triangolo rettangolo avente come cateto minore la perpendicolare ad un punto geografico a profondità nota, come cateto maggiore la distanza di tale punto dalla costa (Fig. 4).

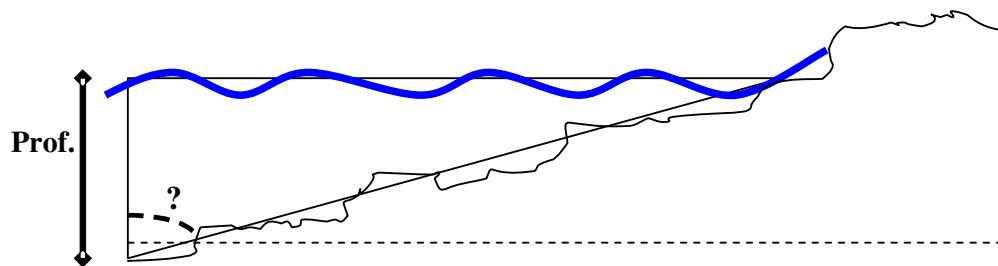


Fig. 4 – Rappresentazione grafica del calcolo della pendenza del substrato.

Al fine di verificare se esistono differenze nella ricchezza specifica tra i due stati del sistema, sono stati calcolati alcuni indici di diversità quali il numero totale di specie (S), l'indice di Shannon-Weaver (H'), l'indice di Simpson ($1-\lambda$) e la Evenness (J'). Gli indici sono stati sottoposti all'analisi della varianza (ANOVA) al fine di evidenziare eventuali differenze tra gli stati.

I dati ottenuti dai censimenti visivi della megafauna sono stati sottoposti ad analisi statistica multivariata; tale approccio statistico, rispetto a quello per mutazio, viene ritenuto il migliore per comparare più componenti di una comunità biologica (Warwick e Clarke, 1991). È stato necessario effettuare analisi statistiche separate in funzione del tipo di variabile di risposta misurata in campo; analizzare, infatti, contemporaneamente conte e coperture percentuali o proporzioni può causare errori nell'interpretazione dei risultati. I due tipi di dati sono stati, quindi, organizzati in matrici separate e sottoposti ad analisi singolarmente.

Raggruppamento sistematico	Metodo di determinazione	Trasformazione dei dati
Echinodermi	Conta (ind/250 m ²)	Radice quadrata
Molluschi	Conta (ind/250 m ²)	Radice quadrata
Antozoi (anemoni)	Conta (ind/250 m ²)	Radice quadrata
Antozoi (madrepore)	Copertura (%)	Arcoseno della radice quadrata
Briozoi	Copertura (%)	Arcoseno della radice quadrata
Poriferi	Copertura (%)	Arcoseno della radice quadrata

Tab. 4 – Raggruppamenti sistematici ed analisi dei dati.

I dati sono stati trasformati (Tab. 4) al fine di omogeneizzare i contributi dovuti alle specie rare; i dati costituiti da conte sono stati trasformati con la funzione radice quadrata, essendo questa trasformazione quella ottimale per questo tipo di dati (McDonald, 2009). Le stime percentuali sono invece state trasformate con la funzione arcoseno (dopo aver estratto la radice quadrata).

Le matrici di similarità, le cui funzioni sono indispensabili per effettuare qualsiasi tipo di analisi multivariata, sono state ottenute utilizzando il coefficiente di Bray-Curtis, essendo questo quello più idoneo per gruppi di dati biologici (Clarke e Gorley, 2006).

Al fine di distribuire i campioni in uno spazio multidimensionale è stata elaborata un'analisi multidimensionale, *n*MDS (Clarke, 1993), per mettere in evidenza eventuali raggruppamenti tra campioni; è stata anche effettuata l'analisi delle coordinate principali, PCO (Anderson *et al.*, 2008), al fine di quantificare in uno spazio bidimensionale la quantità di variabilità dei campioni che può essere spiegata dalla costruzione di assi ortogonali tra loro. Infine è stata effettuata un'analisi multivariata per mutazionale a tre fattori, PERMANOVA (Anderson *et al.*, 2008), per verificare se il fattore stato sia in grado o meno di influenzare la distribuzione della megafauna.

Tutte le elaborazioni statistiche sono state effettuate tramite il software statistico Primer v6 & Permanova + ®.

2.3 Risultati

Nei 24 transetti sono stati censiti in totale 35 taxa, il più delle volte identificate al livello specifico, altre volte al livello di Famiglia. I phylum di megafauna più rappresentativi sono stati Echinodermi, con 10 specie, e Gasteropodi con 7 specie e 4 famiglie (Tab. 5).

Sono state individuate 32 specie o raggruppamenti tassonomici nello stato *barren*; nelle macroalghe erette, invece, ne sono stati individuati 28.

L'analisi della varianza della ricchezza specifica non ha messo in evidenza differenze significative tra i due stati ($P = 0.074$; Figg 5 e 6); nello stato *barren* la ricchezza specifica ha un valore di 18.2 ± 4.7 specie/transetto (media \pm d.s.), mentre nello stato macroalghe erette il valore è 17.1 ± 2.4 specie/transetto (media \pm d.s.). L'indice di Simpson, quello di Shannon-Weaver e la Evenness risultano significativamente diversi per il fattore stato ($1-\lambda$, H' e J' , $P < 0.05$). I test SNK per tutti e tre gli indici denotano che le medie dei valori registrati nello stato a macroalghe erette sono superiori a quelli del *barren*.

La presentazione dei risultati sulle analisi delle densità della megafauna verrà effettuata, per praticità, dividendo la megafauna in due macro gruppi: (1) specie per le quali le stime sono costituite da conte e (2) specie per le quali è stata calcolata la copertura percentuale.

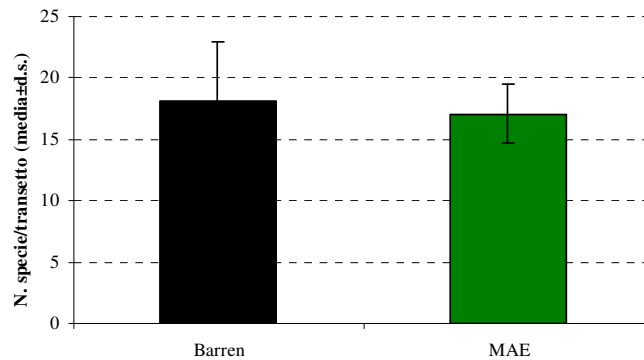


Fig. 5 – Ricchezza specifica nei due stati.

Phylum	Famiglia / altro	Specie / altro
ECHINODERMATA	Asteroidea	<i>M. glacialis</i>
		<i>C. tenuispina</i>
		<i>O. ophidianus</i>
	Ophiuroidea	<i>Ophioderma</i> spp. (Müller-Troschel, 1842)
	Echinoidea	<i>P. lividus</i>
		<i>A. lixula</i>
		<i>S. granularis</i>
	Holoturoidea	<i>Holoturia polii</i> (Delle Chiaje, 1823)
		<i>Holoturia forskali</i> (Delle Chiaje, 1823)
		<i>Holoturia tubulosa</i> (Gmelin, 1788)
MOLLUSCA	Gastropoda Prosobranchia	<i>Hexaplex trunculus</i> (L.)
		<i>Cerithium</i> spp.
		<i>Patella</i> spp. (L.)
		<i>Conus mediterraneus</i> (Hwass in Bruguière, 1792)
		<i>Stramonita haemastoma</i> (L.)
		Columbellidae
		Buccinidae
		Trochidae
	Bivalvia	<i>Cypraeidae</i>
		<i>Arca noae</i> (L.)
CNIDARIA – ANTHOZOA	Actiniaria	<i>Anemonia viridis</i> (Forsskål, 1775)
		<i>Aiptasia</i> spp. (Gosse, 1858)
	Scleractinia	<i>Cladocora caespitosa</i> (L.)
Stolonifera		
ANNELIDA	Polichaeta	<i>Sabella spallanzani</i> (Gmelin, 1791)
		<i>Protula</i> spp. (Risso, 1826)
	Echiura	<i>Bonellia viridis</i> (Rolando, 1821)
BRYOZOA	Cheilostomatida	<i>Myriapora truncata</i> (Pallas, 1766)
		Schizoporellidae
PORIFERA	Demospongiae	<i>Chondrosia reniformis</i> (Nardo, 1847)
		<i>Spirastrella cunctatrix</i> (Schmidt, 1868)
		<i>Crambe crambe</i> (Schmidt, 1862)
		<i>Ircinia</i> spp. (Nardo, 1833)
		<i>Chondrilla nucula</i> (Schmidt, 1862)
	Altre Demosponge	

Tab. 5 – Raggruppamenti sistematici delle specie censite.

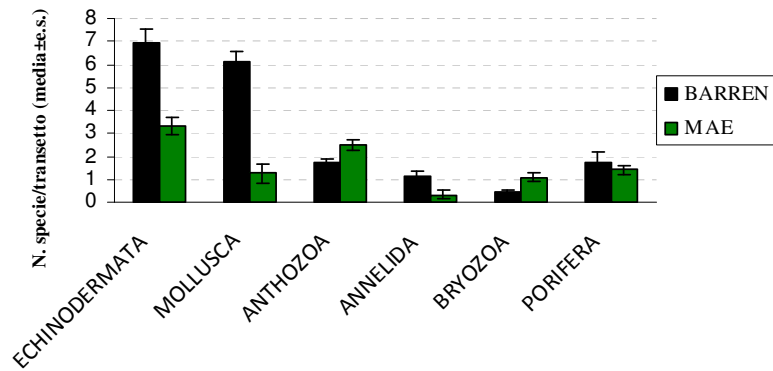


Fig. 6 – Phylum censiti.

2.3.1 Echinodermi, molluschi, anemoni

La rappresentazione multidimensionale (*nMDS*) dei dati, opportunamente trasformati, mette in evidenza una netta separazione dei campioni di *barren* da quelli di macroalghe erette (Fig. 7).

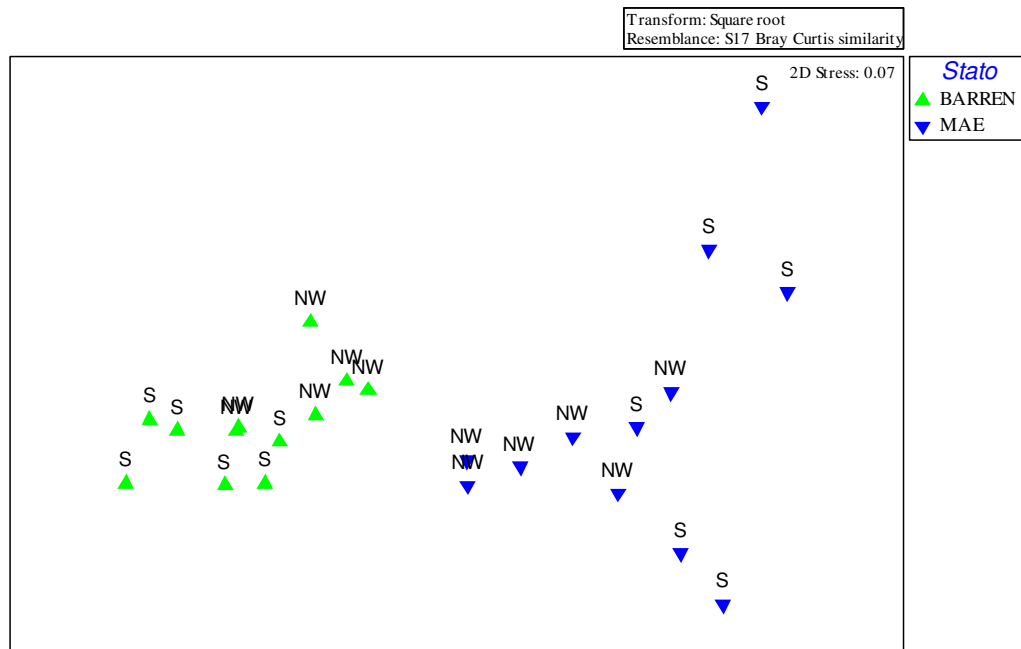


Fig. 7 – *nMDS* (Echinodermi, Molluschi, Anemoni).

Il basso valore di stress (0.07) indica la buona qualità della rappresentazione nello spazio bidimensionale dei dati di densità. I campioni attinenti allo stato *barren* sono aggregati

tra loro, quindi simili; la stessa cosa vale per quelli attinenti alle macroalghe erette, seppur mostrando questi ultimi una meno evidente aggregazione (Fig. 7).

L'analisi delle coordinate principali (PCO) mette in evidenza una separazione dei campioni in funzione dello stato (Fig. 8); la rappresentazione grafica tramite i primi due assi generati dall'analisi spiega il 74.1 % della variabilità totale dei campioni; pertanto la rappresentazione bidimensionale è in grado di visualizzare la maggior parte della variabilità. In particolare i dati sono nettamente separati tra i due stati, *barren* e macroalghe, rispetto all'asse principale, che spiega quasi il 58% della variabilità. Rispetto invece al secondo asse, che spiega soltanto il 18% ca. della variabilità, si ha una separazione dei dati delle macroalghe: un set riguardante il versante meridionale (S) risulta separato da tutti gli altri dati.

Effettuando una sovrapposizione di vettori sul grafico della PCO è possibile visualizzare e quantificare eventuali correlazioni tra set di variabili ambientali e gli assi dell'analisi stessa; la sovrapposizione evidenzia un'alta correlazione positiva della variabile copertura percentuale di *barren* con il primo asse (essendo quindi indicativa di campioni prelevati nel *barren*); similmente la copertura percentuale delle macroalghe è altamente e negativamente correlata con lo stesso asse (indicativa in questo caso di campioni prelevati nello stato a macroalghe erette, Fig. 8; Tab. 6).

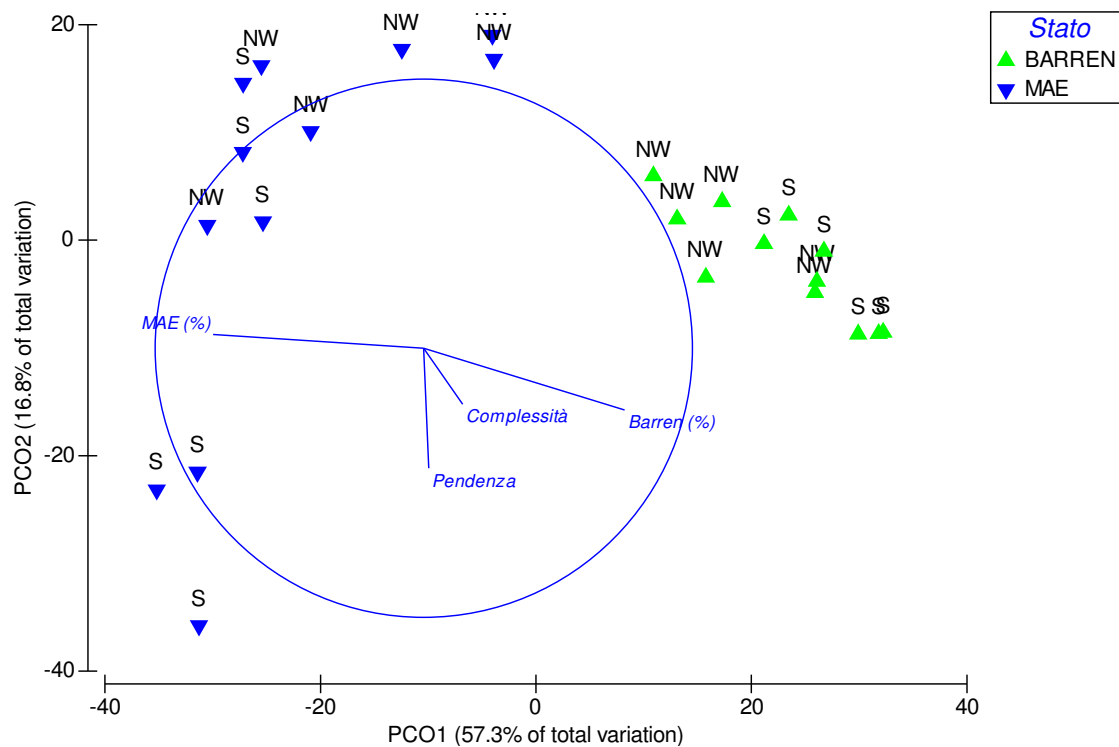


Fig. 8 – PCO (Echinodermi, Molluschi, Anemoni) e sovrapposizione dei vettori di correlazione con le variabili ambientali.

	Complessità	Pendenza	MAE (%)	Barren (%)
PCO1 (57,3% della variazione totale)	0,15	0,02	-0,78	0,75
PCO2 (16,8% della variazione totale)	-0,21	-0,45	0,05	-0,23

Tab. 6 – Correlazione tra le variabili ambientali e gli assi della PCO

(coefficiente di Spearman).

La pendenza del substrato risulta negativamente correlata con l'asse PCO2 (che separa i due set di dati delle macroalghe), indicando che tre set di dati (stato macroalghe erette, versante Sud, Fig. 8) sono caratterizzati da valori di pendenza mediamente diversi dagli altri.

La complessità, infine, non mostra alcuna correlazione significativa con gli assi della PCO.

Con la stessa logica è possibile sovrapporre vettori di correlazione tra le singole specie della megafauna e la distribuzione dei dati tramite la PCO; il risultato di questa operazione (Fig. 9) mette in evidenza correlazioni più o meno significative tra alcune specie ed il primo asse (PCO1) indicando la loro presenza soprattutto nei campioni dello stato *barren*.

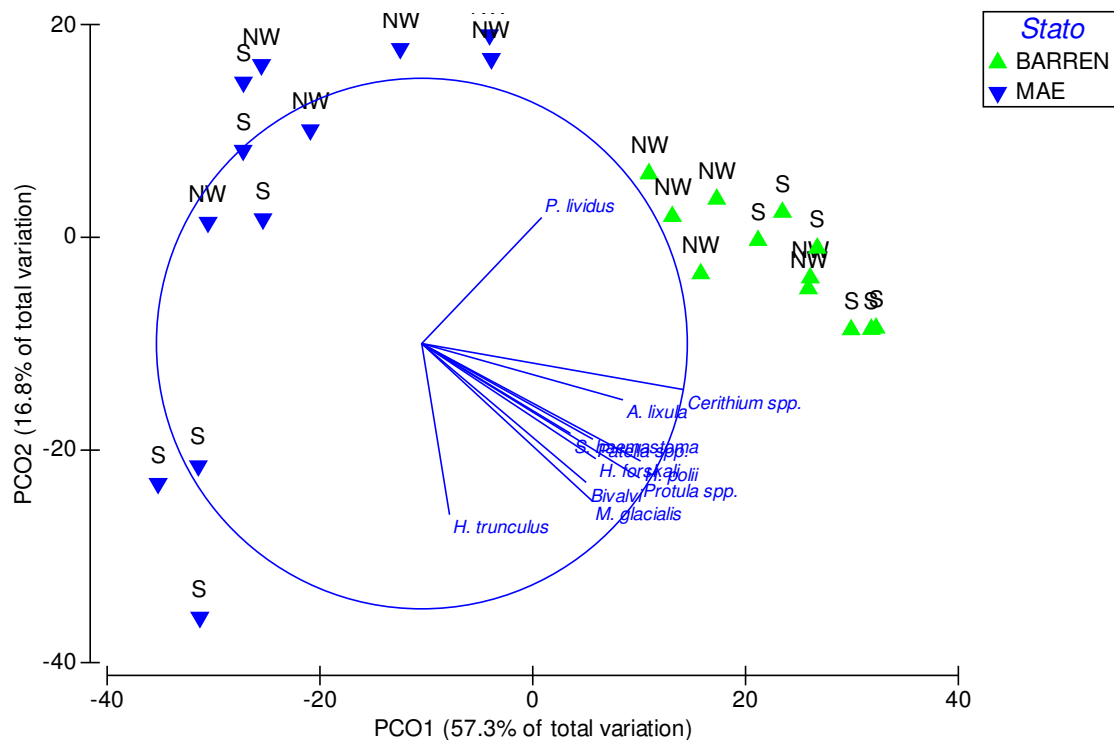


Fig. 9 – PCO (Echinodermi, Molluschi, Anemoni) e sovrapposizione dei vettori di correlazione con le singole specie.

Quasi la metà delle specie (10) mostra un coefficiente di correlazione $R > 0,5$ con l'asse PCO1 (Tab. 7); in particolare alcune specie, tra le quali *A. lixula*, i bivalvi, *M. glacialis*,

H. polii e *Cerithium* spp., mostrano una forte correlazione positiva indicativa della loro presenza sul *barren*.

P. lividus risulta positivamente correlato con entrambi gli assi della PCO, indicando una potenziale presenza di questa specie in entrambi gli stati del sistema, *barren* e MAE.

H. trunculus, infine, risulta negativamente correlato con l'asse PCO2 (Tab. 7), indicando una elevata abbondanza di questa specie nei campioni prelevati lungo il versante meridionale (S) sullo stato a macroalghe erette.

	PCO1 (57.3% della variazione totale)	PCO2 (16.8% della variazione totale)
<i>A. lixula</i>	0,91	-0,05
<i>A. viridis</i>	0,40	0,24
<i>Aiptasia</i> spp.	-0,07	-0,05
<i>B. viridis</i>	-0,23	0,13
Bivalvi	0,67	-0,44
Buccinidae	0,53	-0,06
<i>C. tenuispina</i>	0,41	-0,14
<i>Cerithium</i> spp.	0,91	-0,08
Columbellidae	0,50	-0,29
<i>Conus</i> spp.	0,48	-0,17
Cypraeidae	0,32	0,06
<i>H. forskali</i>	0,64	-0,29
<i>H. polii</i>	0,76	-0,24
<i>H. trunculus</i>	0,21	-0,61
<i>H. tubulosa</i>	0,42	-0,12
<i>M. glacialis</i>	0,57	-0,37
<i>O. ophidianus</i>	0,36	-0,30
Ophiuroidea	0,44	-0,19
<i>P. lividus</i>	0,45	0,43
<i>Patella</i> spp.	0,58	-0,16
<i>Protula</i> spp.	0,81	-0,32
<i>S. granularis</i>	0,26	0,02
<i>S. haemastoma</i>	0,55	-0,18
<i>S. spallanzani</i>	0,36	-0,05
Trochidae	0,42	-0,17

Tab. 7 – Correlazione tra le singole specie della megafauna e gli assi della PCO (coefficiente di Pearson).

L'analisi della varianza multivariata (PERMANOVA) mostra un livello di significatività elevato tra le densità delle specie nei due stati; in particolare è stata riscontrata una differenza significativa all'interazione dei fattori sito (Si) e stato (St), $P(MC) < 0.001$ (Tab. 8).

Sorgente di variazione	df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	Unique perms	P (MC)
Ve	1	2204.9	2204.9	1.8405	0.3351	3	0.2094
St	1	12749	12749	11.245	0.0846	837	0.0123
Si (Ve)	2	2396	1198	5.2487	0.0001	9950	0.0001
VexSt	1	1853.8	1853.8	1.6351	0.3025	829	0.2419
Si(Ve)xSt ***	2	2267.5	1133.7	4.9672	0.0001	9942	0.0005
Res	16	3651.9	228.24				
Total	23	25123					

Tab. 8 – Risultati della PERMANOVA.

Non risulta significativo il fattore versante (Ve); considerando singolarmente gli altri due fattori, risulta significativo il fattore stato (St, P(MC) < 0,05), mentre il fattore sito risulta molto significativo (Si, P(MC) < 0,001).

Le differenze tra le abbondanze della megafauna nei due stati sono evidenti e macroscopiche (Fig. 10).

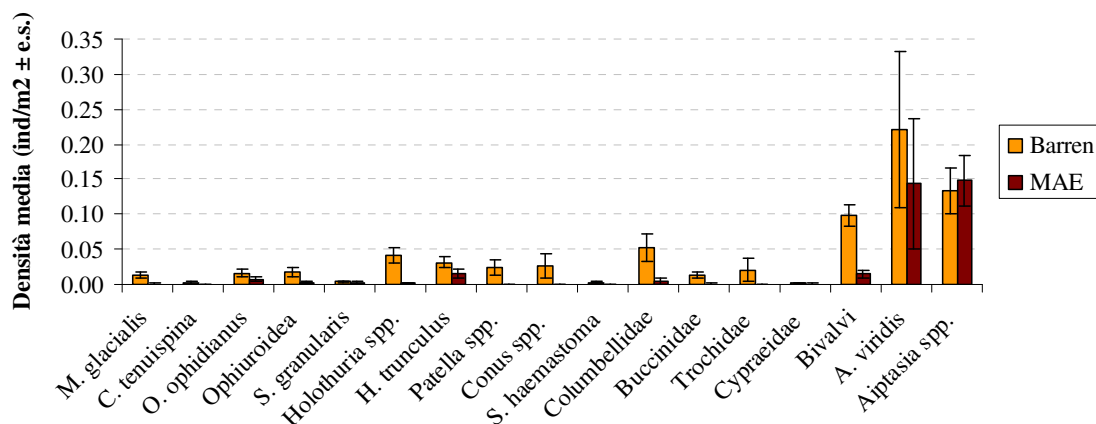


Fig. 10 – Densità medie delle specie censite; non sono riportate le densità di *P. lividus*, *A. lixula* e *Cerithium* spp. a causa delle differenti scale di riferimento (vedi Figg. 12 e 14).

Quasi tutte le specie di Echinodermi, anche se raggruppate per affinità tassonomiche, mostrano differenze nelle densità medie tra i due stati (Fig. 11). *M. glacialis* risulta 16 volte più abbondante nel *barren*, rispetto allo stato a macroalghe (Fig. 11); le ofiure censite risultano anch'esse più abbondanti sul *barren*, così come le tre specie di oloturie, la cui densità media totale risulta più di 20 volte superiore rispetto a quella misurata sullo stato a macroalghe erette.

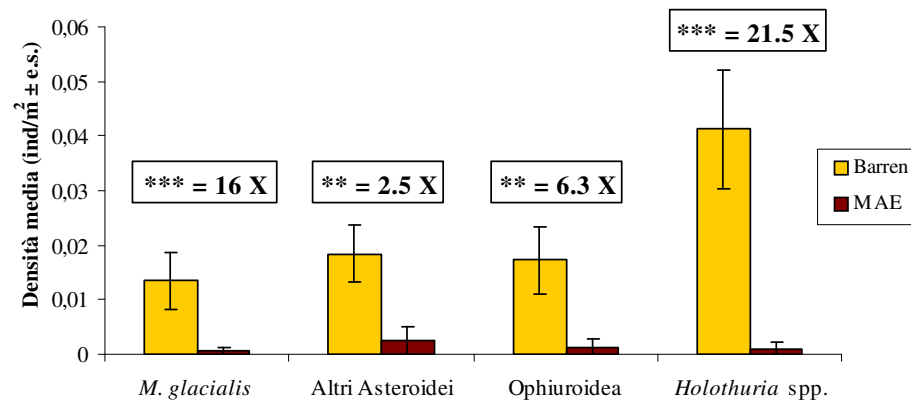


Fig. 11 – Densità medie degli Echinodermi (Altri Asteroidei = *O. ophidianus* / *C. tenuispina*; *Holothuria* spp. = *H. polii* / *H. tubulosa* / *H. forskali*).

Per quanto riguarda i ricci, le densità totali risultano anche esse più elevate nel *barren*, rispetto allo stato a macroalghe (Fig. 12).

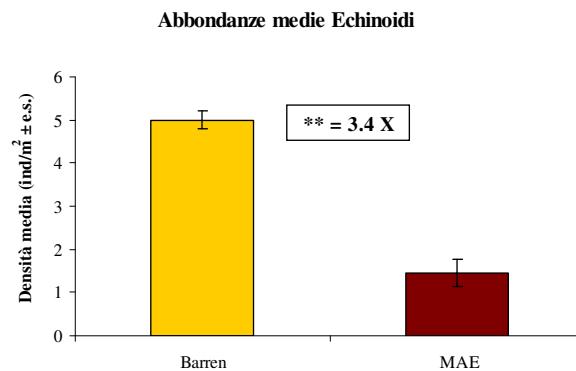


Fig. 12 – Densità medie totali degli Echinoidi (*P. lividus*, *A. lixula*, *S. granularis*)

I contributi delle singole specie a tale variazione risultano diversi; le densità di *S. granularis* sono molto basse e simili in entrambi gli stati del sistema (B = 0.004±0.001; EMA = 0.003±0.002; ind./m² ± e.s.). Le densità di *P. lividus*, 1.2±0.2 e 0.8±0.2 (ind/m² ± e.s.) rispettivamente nel *barren* e nello stato a macroalghe, non mostrano una netta differenza. *A. lixula*, invece, risulta quasi 6.5 volte più abbondante (Fig. 13) nel *barren* (3.8±0.3; ind/m² ± e.s.) rispetto alle macroalghe erette (0.6±0.2; ind/m² ± e.s.).

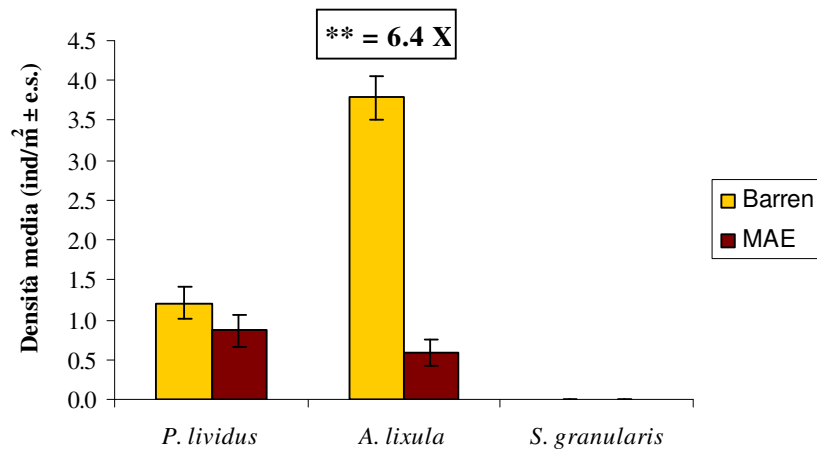


Fig. 13 – Densità medie di *P. lividus*, *A. lixula* e *S. granularis*.

Per quanto riguarda le altre specie censite, le differenze più marcate sono riscontrabili tra i Gasteropodi. Sia i bivalvi, *A. noae* e *B. barbata*, che altre famiglie di Gasteropodi, mostrano valori di densità medie diverse volte superiori nel *barren*, rispetto all'altro stato (Fig. 14).

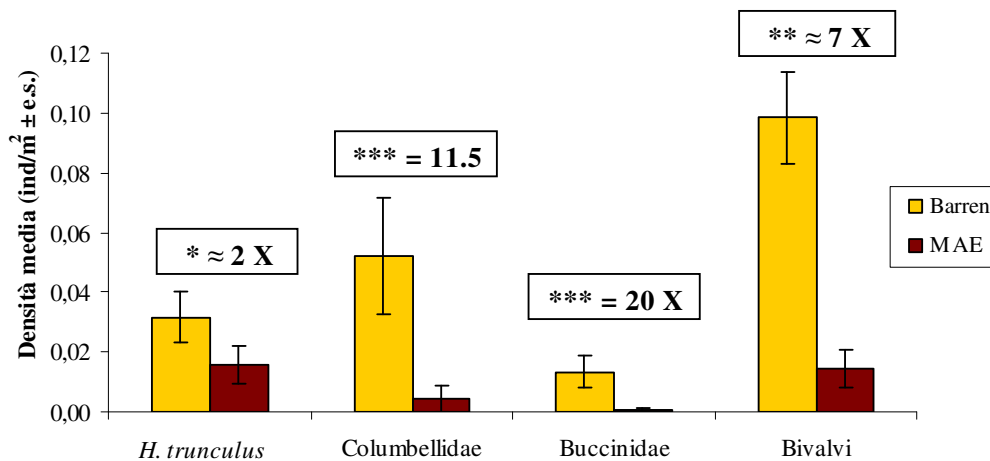


Fig. 14 – Densità medie dei Gasteropodi (Bivalvi = *A. noae* / *B. barbata*).

In particolare *Cerithium* spp., con una densità media di 32.1 ± 6.9 (ind/m² ± e.s.) mostra un valore 16 volte superiore nel *barren* (Fig. 15) rispetto a quello misurato nello stato a macroalche erette (2.0 ± 0.4 ; ind/m² ± e.s.).

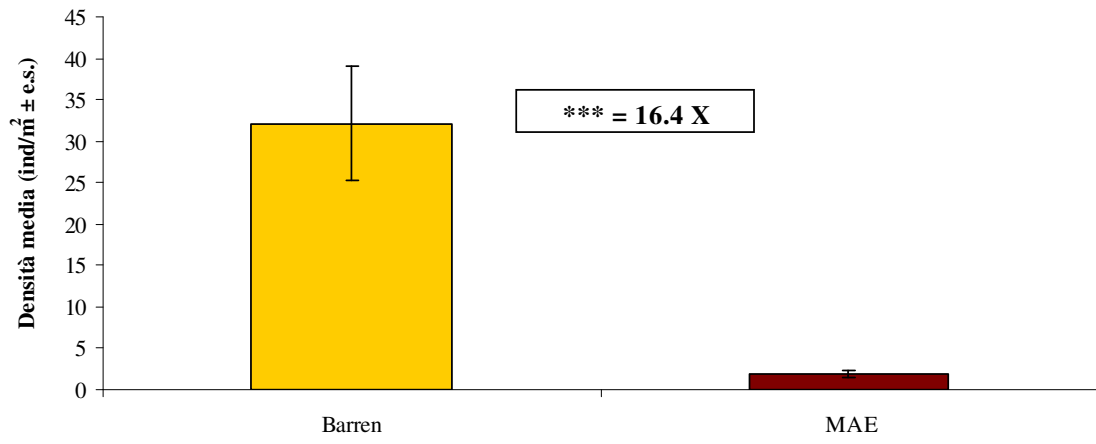


Fig. 15 – Densità medie di *Cerithium* spp.

2.3.2 Poriferi, briozoi, madrepora.

La rappresentazione multidimensionale (*nMDS*) dei dati, opportunamente trasformati con la funzione arcoseno, non mette in evidenza nette separazioni dei campioni inerenti i tre fattori, versante, sito e stato del sistema (Fig. 16).

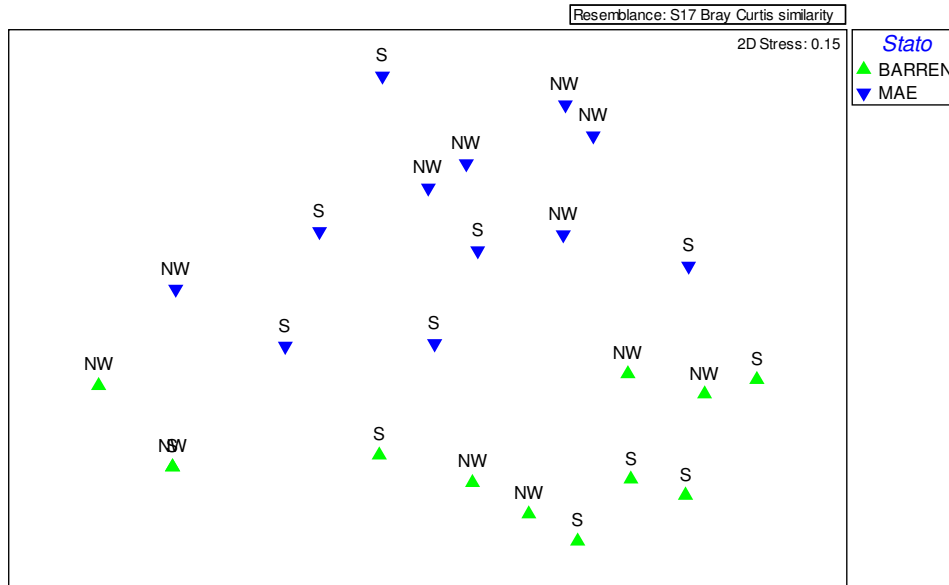


Fig. 16 – *nMDS* (Poriferi, briozoi, madrepora).

L'analisi delle coordinate principali (PCO) anche essa non mette in evidenza una separazione dei campioni in funzione di uno qualunque dei fattori (Fig. 17); la rappresentazione grafica tramite i primi due assi generati dall'analisi permette di spiegare quasi il 67% della variabilità totale dei campioni, nonostante non sia possibile mostrare come sia distribuita tale variabilità. Soltanto il secondo asse, che spiega poco più del 25% della variabilità, mette in evidenza una limitata separazione: un set di dati riguardanti entrambi i versanti (S e NW) prelevati sullo stato a macroalghe risulta separato da un altro set di dati riguardanti lo stato *barren*.

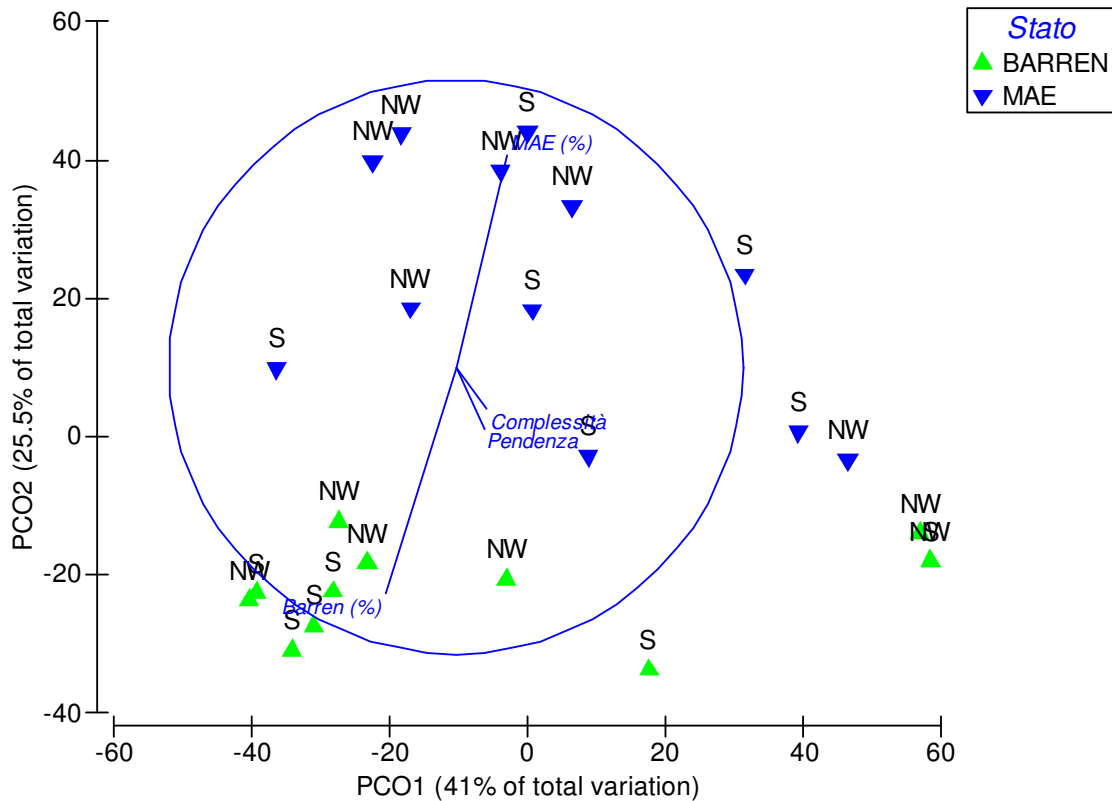


Fig. 17 – PCO (Poriferi, briozoi, madrepora) e sovrapposizione dei vettori di correlazione con le variabili ambientali.

Effettuando una sovrapposizione di vettori sul grafico della PCO è possibile visualizzare e quantificare eventuali correlazioni tra set di variabili ambientali e gli assi dell'analisi stessa; la sovrapposizione evidenzia un'alta correlazione negativa della variabile copertura percentuale di *barren* con il secondo asse (indicativa quindi di campioni prelevati nello stato *barren*); similmente la copertura percentuale delle macroalghe è altamente e positivamente correlata con lo stesso asse (indicativa di campioni prelevati nello stato a macroalghe erette, Fig. 17; Tab. 9).

	Complessità	Pendenza	MAE (%)	Barren (%)
PCO1 (41% della variazione totale)	0.11	0.10	0.18	-0.24
PCO2 (25,5% della variazione totale)	-0.15	-0.21	0.74	-0.79

Tab. 9 – Correlazione tra le variabili ambientali e gli assi della PCO

(coefficiente di Spearman).

La pendenza e la complessità non mostrano alcuna correlazione significativa con gli assi della PCO.

Con la stessa logica è possibile sovrapporre vettori di correlazione tra le singole specie della megafauna e la distribuzione dei dati tramite la PCO; il risultato di questa operazione (Fig. 18) mette in evidenza correlazioni più o meno significative tra alcune specie e gli assi della PCO.

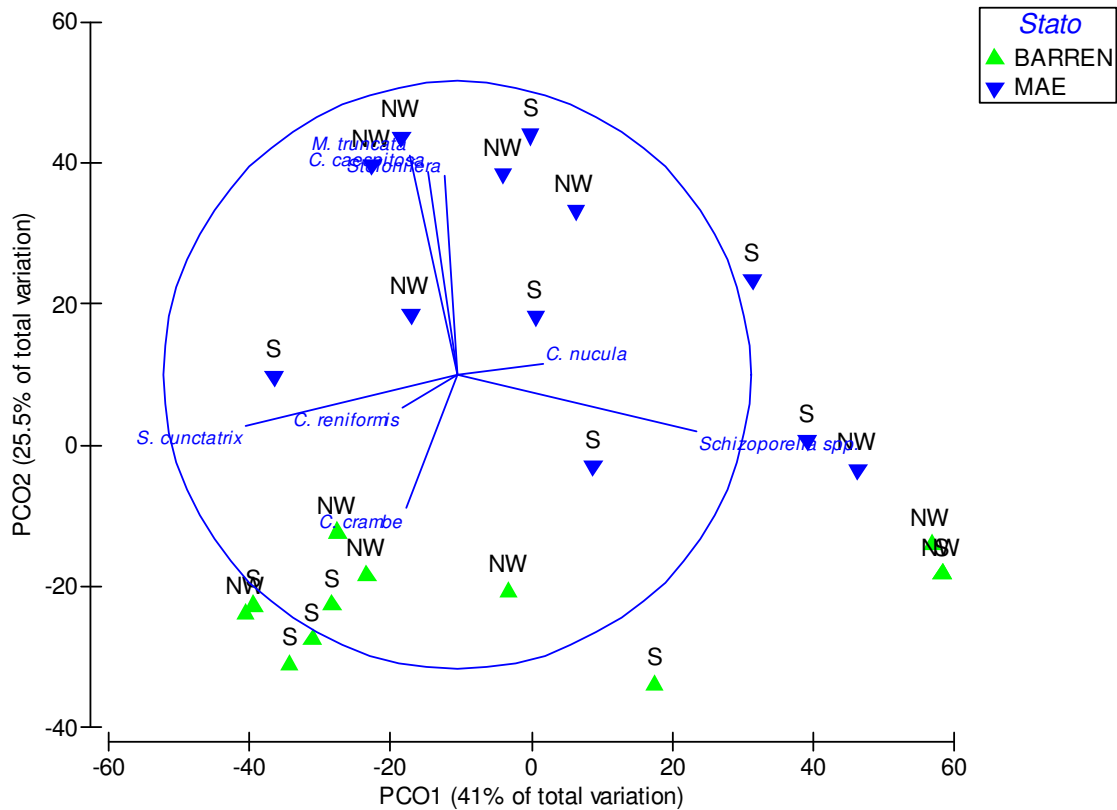


Fig. 18 – PCO (Poriferi, briozoi, madrepora) e sovrapposizione dei vettori di correlazione con le singole specie.

C. caespitosa, *Stolonifera* e *M. truncata* mostrano elevati valori di correlazione positivi ($R > 0.6$) con il secondo asse (Tab. 10), indicando un'elevata abbondanza di queste tre specie nello stato a macroalghe erette. Similmente *C. crambe* mostra una correlazione negativa con l'asse PCO2, essendo quindi indicativa dello stato *barren*. Altre specie mostrano correlazioni con il primo asse, quindi non ascrivibili ad uno dei due stati né agli altri due fattori.

	PCO1 (41% della variazione totale)	PCO2 (25.5% della variazione totale)
<i>C. caespitosa</i>	-0.10	0.69
Stolonifera	-0.05	0.68
<i>M. truncata</i>	-0.16	0.75
<i>Schizoporella</i> spp.	0.81	-0.19
<i>C. reniformis</i>	-0.19	-0.11
<i>S. cunctatrix</i>	-0.72	-0.17
<i>C. crambe</i>	-0.18	-0.46
<i>Ircinia</i> spp.	0.03	0.07
<i>C. nucula</i>	0.29	0.03

Tab. 10 – Correlazione tra le singole specie della megafauna e gli assi della PCO (coefficiente di Pearson).

L'analisi della varianza multivariata (PERMANOVA) non mostra significative differenze tra le densità delle specie nei due stati (Tab. 11); in particolare non sono state riscontrate differenze significative tra gli stati ($P(MC) = 0.0996$), ma soltanto tra siti ($P(MC) < 0.05$).

Sorgente di variazione	df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	Unique perms	P (MC)
Ve	1	3147.8	3147.8	0.69025	1	3	0.5955
St	1	11891	11891	3.0722	0.1365	837	0.0996
Si (Ve)	2	9120.7	4560.4	2.7736	0.0311	9938	0.0289
VexSt	1	2928.3	2928.3	0.75653	0.5545	829	0.5616
Si(Ve)xSt	2	7741.4	3870.7	2.3541	0.0493	9954	0.0558
Res	16	26307	1644.2				
Total	23	61137					

Tab. 11 – Risultati della PERMANOVA.

2.4 Discussione

L'ipotesi iniziale secondo la quale esistono differenze significative nella composizione specifica della megafauna bentonica dei due stati è stata verificata; la composizione della megafauna bentonica nell'infralitorale superiore dell'AMP Isola di Ustica risulta differente nei due stati stabili alternativi che negli ultimi anni si sono sviluppati ciascuno con peculiarità proprie. Tali differenze sono sia quantitative che qualitative; le differenze in termini di ricchezza specifica non sono statisticamente significative seppur con un numero totale di specie presenti nel *barren* (32) superiore a quello delle specie presenti nello stato a macroalghe erette (28). È noto che l'aumento delle densità dei *grazers* causa cambiamenti nelle comunità bentoniche, il cui principale risultato è la riduzione della biodiversità dello strato algale e della produttività vegetale (Régis, 1978; Ayling, 1981; Verlaque e Nédelec, 1983; Verlaque, 1984; Frantzis *et al.*, 1988; Fanelli *et al.*, 1994; Benedetti-Cecchi *et al.*, 1998; Bulleri *et al.*, 2002; Gagnon *et al.*, 2004). Tali cambiamenti si ripercuotono potenzialmente anche nella comunità bentonica animale (Bulleri *et al.*, 1999). I risultati della presente ricerca, dal solo punto di vista della ricchezza specifica sembrano invece smentire simili cambiamenti; è probabile, infatti, che la stabilità dello stato *barren* abbia permesso l'aumento della biodiversità della megafauna, contrariamente a quanto accade in sistemi in cui si passa da un sistema ad alta biodiversità (es. foreste sottomarine a *kelp*), verso uno stato a bassa biodiversità (Graham, 2004). I valori degli indici di diversità misurati, indicano comunque che lo stato a macroalghe erette è caratterizzato da una comunità costituita da un numero di specie equamente distribuito; nel *barren* ciò non accade a causa probabilmente delle elevate densità degli echinodermi rispetto agli altri raggruppamenti tassonomici censiti.

Sono state inoltre riscontrate differenze per quel che riguarda le abbondanze delle singole specie; le densità medie degli Echinodermi, che rappresentano quasi il 30% delle specie censite, sia che si tratti di ricci, di asteroidei o di oloturie risultano superiori nel *barren* rispetto allo stato a macroalghe erette; due delle differenze più evidenti riguardano due specie di stelle marine (*M. glacialis* ed *O. ophidianus*) e le oloturie.

Le basse densità riscontrate per *S. granularis* sono indicative di una specie rara lungo la fascia costiera di Ustica; nonostante la specie venga considerata comune in tutto il Mar Mediterraneo, la bassa densità misurata ad Ustica può essere dovuta all'assenza di habitat sabbiosi o ciottolosi, sui quali è spesso presente *S. granularis* (Riedl, 1991; Santos e Flammang, 2005; 2007).

P. lividus ed *A. lixula*, mostrano invece densità paragonabili a quelle riscontrate in altri studi (Bonaviri 2006; Di Trapani *et al.*, 2007); le densità di *P. lividus* sono simili tra i due

stati, mentre per *A. lixula* vi sono marcate differenze; la densità, misurata nel *barren* è più di 6 volte superiore a quella misurata nelle macroalghe. Il fatto che *A. lixula* sia più abbondante nel *barren* è legato a molti fattori ecologici: in primo luogo questa specie svolge un importante ruolo nel mantenimento del *barren* in quanto previene la ricolonizzazione e lo sviluppo delle macroalghe erette (Bonaviri 2006); in secondo luogo entrano in gioco caratteristiche peculiari dell'organismo: *A. lixula* nel *barren* è dotato di una maggiore tenacità di attacco al substrato, che lo rende più resistente alla predazione da parte dei pesci (Gianguzza *et al.*, 2010). Inoltre è lecito supporre che in uno stato privo di macroalghe erette siano più disponibili le specie algali crostose ed incrostanti in genere, ovvero quelle notoriamente più appetibili per *A. lixula* (Privitera *et al.*, 2008). Similmente *P. lividus*, essendo un consumatore di alghe fotofile erette, non mostra una spiccata preferenza nei confronti di uno dei due stati né trae vantaggi particolari dalla presenza del *barren*, nel quale è anche soggetto ad elevati tassi di predazione da parte dei pesci (Gianguzza *et al.*, 2010).

Si sviluppa in questo modo uno scenario in cui *P. lividus*, grazie alla propria caratteristica di specie 'bulldozer' (Verlaque 1984) crea un habitat ideale allo sviluppo di *A. lixula*; questa, facilitata quindi da *P. lividus*, innesca processi di *feedback* positivi in grado di mantenere lo stato *barren*.

Nonostante sia noto che le due specie di Echinoidi siano in grado di vivere in entrambi gli stati del sistema (Chiantore *et al.*, 2008), recenti studi mostrano correlazioni positive tra l'estensione dei *barrens* e l'aumento delle densità della specie *A. lixula* (Fanelli *et al.*, 1994; Micheli *et al.*, 2005; Guidetti e Dulčić, 2007).

M. glacialis, che risulta quasi assente nello stato a macroalghe e molto abbondante nel *barren*, è un vorace predatore di bivalvi, echinodermi e gasteropodi, la cui presenza è potenzialmente in grado di regolare le comunità di altre specie appartenenti alla megafauna, *P. lividus* ed *A. lixula* (Bonaviri *et al.*, 2009; Gianguzza *et al.*, 2009). Elevate densità di un predatore apicale in uno degli stati alternativi di un sistema sono indicativi di una forte stabilità dello stato stesso; non sono note preferenze di habitat di tale specie (Tortonese, 1965; Dance e Savy, 1987; Riedl, 1991; Villalobos *et al.*, 2006), pertanto è ipotizzabile una distribuzione influenzata da altri fattori, come per esempio la pendenza del substrato e la presenza stessa del *barren* (vedi Capitolo 5).

Altri asteroidei mostrano differenze meno evidenti; *C. tenuispina*, del tutto assente nello stato a macroalghe, non è abbondante tanto quanto la specie simpatica *M. glacialis*. La distribuzione di questa specie sembra manifestare la normale variabilità osservata (Tortonese, 1965; Riedl, 1991; vedi anche Capitolo 4). Un analogo discorso può essere sostenuto anche

per *O. ophidianus*, presente in entrambi gli stati del sistema; le limitate differenze riscontrate possono essere ricondotte, oltre che alla sua comune presenza in tutto l'infralitorale superiore, anche alla elevata disponibilità di risorse alimentari in entrambi gli stati del sistema (vedi Capitolo 4).

Le oloturie mostrano differenze nelle densità molto più evidenti; le tre specie censite nella loro totalità sono più di 20 volte abbondanti nel *barren* rispetto allo stato a macroalghe erette; il contributo più elevato a tale differenza è dovuto alle specie *H. polii* e *H. forskali*; *H. tubulosa* risulta, invece, quella meno abbondante. Le oloturie sono specie detritivore; le loro fonti di cibo provengono dal sedimento sotto forma di detrito organico (di origine animale e vegetale) e feci (Yingst, 1976; Uthicke, 2001); la loro distribuzione può essere influenzata dalla disponibilità di materia organica particolata, POM (Ginger *et al.*, 2001), ed è noto che le feci dei ricci, *fecal pellets*, possono costituire un'importante fonte di POM (Mamelona e Pelletier, 2005). I risultati di uno studio condotto nel 2006 nell'arcipelago delle Isole Canarie, mettono in evidenza una correlazione tra la densità delle oloturie e quella dei ricci; in particolare viene ipotizzato che alte densità dei ricci, indicative di elevate quantità di POM, favoriscano alte densità delle oloturie (Tuya *et al.*, 2006). Un modello del tutto simile è ipotizzabile anche nell'infralitorale roccioso di Ustica; esiste, infatti, una moderata correlazione positiva ($R^2 = 0.24$) tra le densità di *A. lixula* e quelle di *Holoturia* spp. in entrambi gli stati del sistema; è quindi possibile che la densità dei ricci, grazie alla relativa disponibilità di fonti alimentari per le oloturie sotto forma di *fecal pellets*, sia in grado di influenzarne la distribuzione.

I risultati riguardanti i Gasteropodi non sono di immediata interpretazione; in primo luogo non concordano in parte con quanto è noto in letteratura. La malacofauna dell'AMP di Ustica è stata oggetto di numerosi studi che hanno messo in evidenza (1) l'alto livello di biodiversità associata alla macrofauna bentonica (Chemello, 1986; Riggio e Milazzo, 2004) e (2) la presenza di Gasteropodi in habitat caratterizzati da alghe fotofile erette (Milazzo *et al.*, 2000). I risultati della presente ricerca sembrano, invece, indicare una distribuzione di alcune specie di Gasteropodi in funzione della presenza del *barren*: le densità dei Gasteropodi sono, infatti, mediamente più elevate nel *barren*. Tale distribuzione potrebbe essere influenzata dal fatto che sono state censite soltanto specie di grandi dimensioni la cui visibilità in un substrato privo di macroalghe è ben evidente; in effetti, molti Gasteropodi di dimensioni prossime ai 10 mm, non ricadendo strettamente nella definizione di megafauna, non sono stati censiti nel substrato a macroalghe in quanto nascosti dalla *canopy* algale. È ipotizzabile che la loro assenza sia una delle cause che hanno comportato basse densità di Gasteropodi. A conferma

di ciò è emerso che *H. trunculus*, le cui dimensioni possono raggiungere i 7 cm (Riedl, 1991), è caratterizzata da densità elevate in entrambi gli stati del sistema, confermando gli studi pregressi (Chemello, 1986; Milazzo *et al.*, 2000; Riggio e Milazzo, 2004).

Non sono state riscontrate differenze tra le specie la cui abbondanza è stata calcolata tramite la stima di copertura percentuale; pertanto Poriferi e briozoi non risultano particolarmente abbondanti in uno dei due stati alternativi, indicando quindi la loro presenza sia sul *barren* che sulle macroalghe. Questi gruppi tassonomici sono stati oggetto di studio sin dai primi anni in cui è stata istituita l'AMP di Ustica e la loro presenza e distribuzione nell'infralitorale superiore è un dato acquisito (Corriero, 1989; Corriero *et al.*, 1997). È possibile che la strategia nutritiva messa in atto da questo tipo di animali, essendo filtratori, non venga influenzata dalla presenza o meno di alghe erette.

In conclusione di questa prima fase della ricerca è possibile affermare che la megafauna dell'infralitorale superiore roccioso dell'AMP Isola di Ustica è più abbondante nello stato stabile *barren*; in questo stato le densità di grandi animali, soprattutto Echinodermi, risultano più elevate rispetto a quelle misurate in uno stato caratterizzato dalla presenza di macroalghe erette. Organismi ad accrescimento orizzontale non sembrano invece essere caratteristici di uno dei due stati. La formazione del *barren* ha avuto origine con l'aumento delle densità dei ricci ai quali si è associata una megafauna bentonica ben sviluppata; alla diminuzione delle densità dei ricci, preferibilmente dovuta ad un aumento dei tassi di predazione, ha fatto seguito la ricolonizzazione del *barren* da parte delle macroalghe erette.

Capitolo 3 - Megafauna bentonica: indagini isotopiche

3.1 Introduzione

Negli ultimi anni l'analisi degli isotopi stabili è stata spesso impiegata per lo studio del funzionamento degli ecosistemi attraverso la ricostruzione delle origini e dei percorsi che segue la sostanza organica nei sistemi sia terrestri che acquatici (Vizzini, 2009). Studi di ecologia isotopica sono stati realizzati in diversi sistemi acquatici, come per esempio fiumi (Jepsen e Winemiller, 2002), laghi (O'Reilly *et al.*, 2002), ambienti salmastri (Garcia *et al.*, 2007), lagunari (Vizzini *et al.*, 2003; 2008;) e marini costieri (Hobson *et al.*, 2002; Kang *et al.*, 2008; Vizzini e Mazzola, 2009).

Gli isotopi sono forme “alternative” (dal greco “stesso luogo”) di un elemento che hanno le stesse caratteristiche chimiche (e stesso numero atomico) ma pesi diversi e diverse proprietà fisiche (cioè stesso numero di protoni ma diverso numero di neutroni); ad esempio l'idrogeno naturale è costituito da tre isotopi: idrogeno propriamente detto o prozio ^1H , con 1 protone ed 1 neutrone; deuterio ^2H , con 1 protone e 2 neutroni; trizio ^3H , con 1 protone e 3 neutroni. Alcuni isotopi sono stabili (non radioattivi) e richiedono energia per cambiare la configurazione nucleare, altri sono instabili (radioattivi) e si disintegrano spontaneamente in configurazioni stabili (decadimento radioattivo). La teoria che ha permesso lo sviluppo di quest'analisi è incentrata sul fatto che un organismo accumula determinate concentrazioni di elementi chimici presenti nell'ambiente; nel caso delle interazioni tra preda e predatore si osserva un 'arricchimento' nei tessuti del consumatore in isotopi stabili “pesanti”. In una rete trofica il consumatore tende ad arricchirsi in termini di parti per mille di isotopi stabili pesanti, rispetto alle proprie prede.

Gli isotopi stabili più utilizzati per lo studio delle reti trofiche sono quelli del carbonio e dell'azoto. Le composizioni isotopiche vengono riportate in termini di δ -valori, calcolati come differenze in parti per mille rispetto ad alcuni valori standard, tramite l'equazione (1):

$$(1) \quad \delta X = \left[\left(\frac{R_{\text{campione}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 10^3 \quad (\text{Peterson e Fry, 1987})$$

in cui:

$$X = {}^{13}\text{C} \text{ o } {}^{15}\text{N}$$

$$R = \frac{{}^{13}\text{C}}{{}^{12}\text{C}} \text{ o } \frac{{}^{15}\text{N}}{{}^{14}\text{N}}$$

L'isotopo del carbonio è soggetto a variazioni deboli (1‰) tra preda e predatore e fornisce informazioni sull'origine delle risorse alimentari e sui produttori primari alla base delle reti trofiche (Peterson e Fry, 1987). Il $\delta^{13}\text{C}$ varia sostanzialmente tra i produttori primari con differenti strategie fotosintetiche (es. piante C3 vs C4) ed è soggetto a piccoli cambiamenti lungo i livelli trofici (Post, 2002)

Il $\delta^{15}\text{N}$, invece, mostra un notevole aumento tra un livello trofico e l'altro ed è utile per stimare la posizione di un consumatore all'interno delle reti trofiche. Le differenze tra due livelli oscillano tra 3 e 5‰ (Peterson e Fry, 1987) ma il valore usualmente accettato equivale ad un incremento del 3.4‰ (Eggers e Hefin, 2000).

Il valore di riferimento per il carbonio è quello della PDB (Chicago PDB Marine Carbonate Standard), ovvero Pee Dee Belemnite, ottenuto da un fossile marino del Cretaceo, *Belemnitella americana*, ritrovato nella formazione 'PeeDee' in South Carolina. Il valore di riferimento standard per l'azoto è invece quello atmosferico (N_2).

In questa seconda fase della ricerca il metodo dell'analisi degli isotopi stabili verrà applicato allo studio delle comunità marine presenti nell'infralitorale superiore roccioso dell'AMP di Ustica, in particolare verranno analizzate alcune specie frequenti o abbondanti o con particolari strategie alimentari della megafauna bentonica.

La megafauna bentonica marina viene solitamente descritta come un gruppo di organismi le cui dimensioni sono sempre maggiori di 10 mm (Taylor, 1998; Bergman e Santbrink, 2000; Widdicombe, 2004) anche se sono noti casi in cui vengono considerati organismi più grandi di 5 mm (Hermsen *et al.*, 2003) oppure di 20 mm (Ortega *et al.*, 2009). Nell'ambito della presente ricerca sono stati considerati come appartenenti alla megafauna, gli animali bentonici sessili o vagili presenti nell'infralitorale superiore roccioso dell'AMP "Isola di Ustica" ed aventi dimensioni superiori a 10 mm.

L'AMP di Ustica, già prima della sua istituzione aveva richiamato l'attenzione di molti studiosi che vi si erano recati per studi floro-faunistici (Giaccone 1985; Chemello, 1986). Ustica, occupando una posizione privilegiata nel basso Tirreno lungo il flusso della corrente atlantica che garantisce apporti costanti di plancton e necton, rappresenta un *hot-spot* di biodiversità nel Mediterraneo (Riggio e Milazzo, 2004).

Negli ultimi anni sempre più studi hanno focalizzato il ruolo ecologico degli Echinodermi nella strutturazione delle comunità presenti nell'infralitorale roccioso (Bonaviri *et al.*, 2009; Gianguzza *et al.*, 2006, 2009a, b). È stato già detto che ad Ustica in un primo momento si è sviluppato uno stato caratterizzato da alghe incrostanti (*barren*), a causa dell'aumento dei ricci, mentre negli ultimi anni sembra in atto un fenomeno opposto in cui le

macroalghe erette sembrano ricolonizzare il substrato (Agnetta 2010). In seguito alla formazione del *barren* si è sviluppata una comunità caratterizzata anche da animali di grandi dimensioni, soprattutto Echinodermi, le cui densità risultano sensibilmente più elevate rispetto a quelle misurate in uno stato caratterizzato dalla presenza di macroalghe erette (Capitolo 2).

Al fine di comprendere quali siano le interazioni trofiche instauratesi nel *barren* e nello stato a macroalghe, deve essere effettuata un'indagine esplorativa sulla concentrazione degli isotopi stabili del carbonio e dell'azoto, presenti negli organismi della megafauna bentonica.

Gli obiettivi specifici della ricerca sono stati:

(1) valutare le differenze in termini di firma isotopica delle componenti della megafauna negli stati a *barren* ed a macroalghe erette;

(2) individuare i principali livelli trofici della megafauna.

3.2 Materiali e metodi

3.2.1 Ipotesi di studio

In considerazione degli obiettivi preposti le ipotesi di studio risultano le seguenti:

- (1) esistono differenze significative tra le firme isotopiche della megafauna bentonica nei due stati stabili alternativi presenti ad Ustica: *barren* e macroalghe erette;
- (2) i livelli trofici più elevati sono costituiti dai predatori (Asteroidei);
- (3) i livelli trofici inferiori sono costituiti da altri invertebrati (prede principali degli Asteroidei, es. ricci, gasteropodi, ecc.)

Per accettare o rigettare l'ipotesi è stato effettuato un esperimento misurativo, in cui gli organismi appartenenti alla megafauna sono stati prelevati e successivamente sottoposti ad analisi isotopica per poter descrivere le relazioni trofiche esistenti all'interno delle comunità a macroalghe erette ed a *barren*.

Le specie sono state prelevate tramite operatore subacqueo con ARA lungo due versanti dell'isola (Fig. 2 – capitolo 2): Nord Ovest (NW), in cui è presente la zona A dell'AMP, Sud (S) in cui è presente la zona C. In entrambi i versanti sono presenti le macroalghe erette (MAE) ed il *barren* (B). All'interno di ciascun versante sono stati individuati due siti rispettivamente denominati 1 e 2 (Tab. 1) in cui sono presenti entrambi gli stati del sistema (MAE e B).

N°	Nome sito	Versante	Label sito
1	Cala S. Paolo	S	C1
2	Punta dell'Arpa	S	C2
3	Sbarramento	NW	A1
4	Punta di Megna	NW	A2

Tab. 1 - Denominazione dei siti di studio.

Le variabili predittive dell'esperimento sono tre: versante (V), sito (Si) e stato (St), vedi Tab. 2.

Fattore	Livelli	Fisso/Random	Nested/Ortagonale
Versante (V)	2	Fisso	Ortagonale
Sito (Si)	2	Random	Nested (V)
Stato (St)	2	Fisso	Ortagonale
REPLICHE (N)	5	/	/

Tab. 2 - Griglia di campionamento

Le variabili di risposta sono rappresentate dalle coppie di valori di isotopo dell'azoto ($\delta^{15}\text{N}$) e del carbonio ($\delta^{13}\text{C}$) di ciascun campione delle specie appartenenti alla megafauna.

Per ogni specie sono stati prelevati 5 campioni (Fig. 1), nel periodo compreso tra luglio e settembre 2009, ad una profondità compresa tra 3 e 6 m. Al fine di rendere meno impattante possibile il prelievo di animali, tra i quali alcuni appartenenti a specie protette (*sensu* Protocollo SPA/BIO – Relini e Tunesi, 2009), sono state prelevate ove possibile soltanto piccole parti dell’organismo, soprattutto in presenza di capacità rigenerative proprie ad esempio degli Echinodermi. Nel caso, ad esempio, di stelle marine sono state prelevate singole braccia.

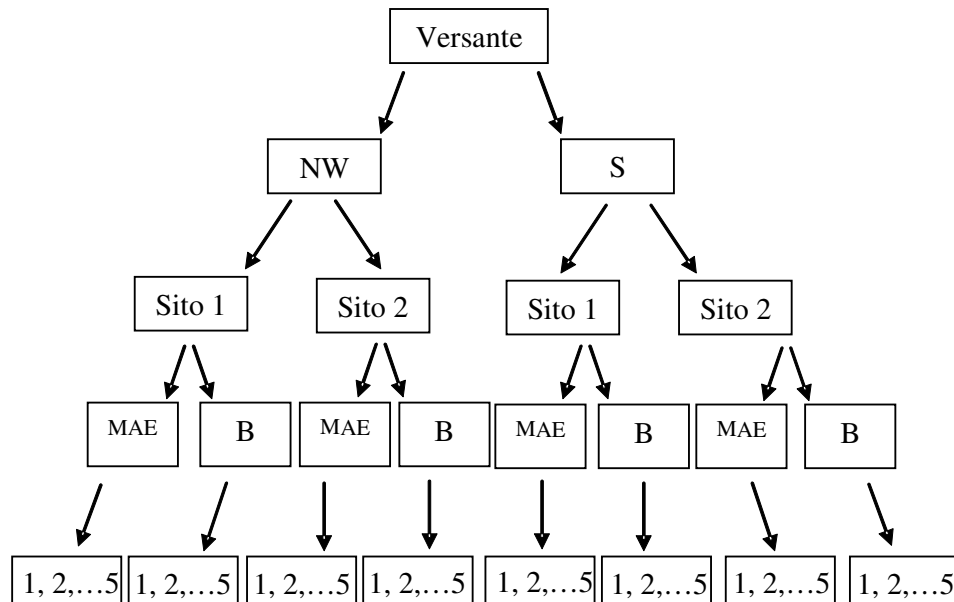


Fig. 1 – Disegno di campionamento.

Il numero totale di campioni (800 ca.) non è risultato uguale alla somma di tutte le specie presenti nei due stati del sistema (1300 ca) a causa della bassa densità di alcune di esse e della relativa difficoltà nel prelievo di specie tipicamente rare o poco abbondanti nel *barren* o nello stato a macroalghe erette.

I dati risultanti dalle analisi di laboratorio sono stati rappresentati graficamente tramite digrammi trofodinamici, in cui è possibile individuare le specie in uno spazio bidimensionale formato da due assi, ortogonali tra loro: per convenzione nell’asse delle ascisse vengono riportati i valori di $\delta^{13}\text{C}$, in quello delle ordinate i valori di $\delta^{15}\text{N}$. Al fine di evidenziare eventuali pattern di distribuzione dei dati è stata effettuata l’analisi multidimensionale (*nMDS*) dei dati mediati nei versanti e raggruppati per gilde trofiche.

Al fine di individuare eventuali differenze nei segnali isotopi delle singole specie sono state effettuate analisi statistiche multivariate (PERMANOVA).

I livelli trofici sono stati individuati tramite la costruzione di modelli di bilanciamento di massa, mixing models (Phillips, 2001). A tale scopo è stato usato il software gratuito IsoSource (Phillips e Gregg 2003; Phillips *et al.* 2005) impostato con un incremento dell'1% e tolleranza tra 0.1 e 0.3 (Phillips *et al.* 2005). I valori di frazionamento considerati sono stati di 0,3 ‰ per $\delta^{13}\text{C}$ e 1,4 ‰ per $\delta^{15}\text{N}$; è stato stabilito di utilizzare tali valori di frazionamento riportati in letteratura (McCutchan *et al.* 2003) per due principali motivi:

(1) il protocollo di laboratorio adottato nell'analisi degli isotopi ha previsto l'utilizzo, nel caso dei predatori (asteroidei), di intere parti di individuo (es. braccio intero), essendo in questo caso difficoltosa la separazione del tessuto muscolare;

(2) la dieta seguita dai principali predatori risulta incentrata quasi esclusivamente su invertebrati, ovvero organismi caratterizzati da un basso arricchimento in azoto; le principali prede sono state raggruppate in gilde trofiche in funzione delle caratteristiche delle singole specie (Tab. 3).

Gilda trofica	Specie / Raggruppamento sistematico
Carnivoro	<i>Coscinasterias tenuispina</i>
Carnivoro	<i>Marthasterias glacialis</i>
Onnivoro	<i>Ophidiaster ophidianus</i>
Necrofago	Muricidi, Buccinidi
Pascolatori	<i>Arbacia lixula</i>
Pascolatori	<i>Paracentrotus lividus</i>
Pascolatori	<i>Sphaerechinus granularis</i>
Meso-erbivori	Gasteropodi
Crostacei meso-erbivori	Paguridae
Filtratori del particolato	Antozoi, Briozoi
Sospensivori	Stoloniferi, Vermetidi, Serpulidi
Filtratori	Anellidi Policheti, Antozoi, Poriferi, Bivalvi
Detritivori	<i>Holothuria</i> spp.
Detritivori del substrato	Sipunculidi
Detritivori-onnivori	<i>Ophioderma</i> spp.

Tab. 3 – Gilde trofiche.

Oltre e tutti gli organismi appartenenti alla megafauna, sono stati anche considerati gruppi di organismi normalmente inclusi nelle diete dei principali predatori; in particolare sono state analizzate anche le seguenti componenti: materia organica sedimentaria (SOM) ed alghe incrostanti.

3.2.2 Trattamento dei campioni

I campioni, raccolti manualmente tramite immersioni con A.R.A., sono stati inseriti sott'acqua in appositi sacchetti in PVC e trasportati presso il laboratorio marino dell'AMP, dove sono stati etichettati indicando il punto di campionamento, la specie prelevata e l'habitat in cui si trovava. Sono stati conservati attraverso il congelamento a -20°C . Una volta messo a punto il protocollo di trattamento dei campioni, questi sono stati trasportati presso il Laboratorio di Ecologia Marina (Dip.to di Ecologia - Università di Palermo) dove è avvenuto il processo di preparazione dei campioni per la successiva analisi isotopica: sorting, dissezione, acidificazione, centrifugazione, essiccamento, polverizzazione e pesatura. L'analisi, oltre ad alcune fasi della preparazione dei campioni, è stata effettuata presso il Laboratorio di Biologia Marina e Risorse dello stesso dipartimento, tramite uno Spettrometro di Massa per analisi di Rapporti Isotopici (IRMS, Delta Plus XP – THERMO).

Dopo aver scongelato i campioni è seguita la fase di sorting che consiste nella separazione e successivo riconoscimento dei diversi organismi al livello di specie o eventualmente a livello tassonomici superiori. L'identificazione degli organismi più piccoli è stata effettuata anche con l'ausilio del microscopio ottico.

Una volta identificato il campione si procede con la dissezione dell'animale e con il prelievo dei tessuti che dovranno essere analizzati; in ogni animale è stato preferibilmente isolato il tessuto muscolare. Questo, per le sue caratteristiche biochimiche, conserva la "memoria" della dieta a lungo termine seguita dall'organismo; l'analisi dei muscoli pertanto fornisce informazioni sulle fonti alimentari di un organismo in termini di concentrazioni di ^{13}C e ^{15}N . Al contrario, analizzando i contenuti stomacali dell'animale, è possibile trovare informazioni soltanto della recente dieta, che potrebbe essere influenzata da fenomeni puntiformi o eccezionali in grado di alterare quella che è la dieta 'media'.

I tessuti isolati sono stati posti in capsule Petri sterili precedentemente siglate con il *label* del campione, sciacquati da 3 a 5 volte con acqua distillata e posti in stufa per intervalli minimi di 48 h per disidratare il campione. Una volta disidratato, il campione viene polverizzato (manualmente tramite mortaio e pestello, oppure meccanicamente tramite 'micromulino') per poi essere eventualmente sottoposto al processo di acidificazione.

L'acidificazione viene effettuata al fine di rimuovere i carbonati (siano essi di calcio, CaCO_3 , o di magnesio, MgCO_3) che influenzerebbero i risultati delle analisi del carbonio. In questo modo vengono, infatti, rimosse le parti anatomiche contenenti carbonio in grandi quantità (es. conchiglia dei molluschi, carapace dei crostacei). Non sono stati acidificati tutti i campioni; in particolare si è stabilito, dopo aver effettuato saggi di laboratorio, di non

acidificare quando è possibile separare bene i muscoli dal resto del corpo (es. gasteropodi) oppure di acidificare campioni in cui non è stato possibile isolare i muscoli (es. asteroidei, ofiuroidei). Nel caso degli Echinoidi sono stati prelevati i muscoli della lanterna di Aristotele. Per altri organismi il processo di acidificazione è stato eseguito in funzione del risultato dei saggi di laboratorio; nel caso delle stelle marine il campione è stato suddiviso in due parti al fine di calcolare il valore dell'isotopo dell'azoto senza effettuare l'acidificazione (Tab. 4).

Phylum	Gruppo sistematico	Specie - altro	Acidificazione	
Echinodermata	Asteroidea	<i>Marthasterias glacialis</i>	δN = NO	δC = SI
		<i>Ophidiaster ophidianus</i>	δN = NO	δC = SI
		<i>Coscinasterias tenuispina</i>	δN = NO	δC = SI
	Echinoidea	<i>Paracentrotus lividus</i>	δN = NO	δC = NO
		<i>Arbacia lixula</i>	δN = NO	δC = NO
		<i>Sphaerechinus granularis</i>	δN = NO	δC = NO
	Ophiuroidea	Ophiuræ	δN = NO	δC = SI
	Holothuroidea	<i>Holoturia polii</i>	δN = NO	δC = NO
		<i>Holoturia forskalii</i>	δN = NO	δC = NO
<i>Holoturia tubulosa</i>		δN = NO	δC = NO	
Mollusca	Bivalvia	<i>Arca noe</i>	δN = NO	δC = NO
		<i>Barbatia barbata</i>	δN = NO	δC = NO
	Gastropoda	<i>Hexaplex trunculus</i>	δN = NO	δC = NO
		<i>Cerithium</i> spp.	δN = NO	δC = NO
		<i>Patella</i> spp.	δN = NO	δC = NO
		Buccinidae	δN = NO	δC = NO
		Columbellidae	δN = NO	δC = NO
		Trochidae	δN = NO	δC = NO
		Altri Gasteropodi	δN = NO	δC = NO
Cnidaria	Anthozoa	<i>Aiptasia diaphana</i>	δN = NO	δC = NO
		<i>Anemonia viridis</i>	δN = NO	δC = NO
		Stolonifera	δN = SI	δC = SI
		<i>Astroides calycularis</i>	δN = SI	δC = SI
Annelida	Polychaeta	<i>Protula</i> spp.	δN = NO	δC = NO
Crustacea	Anomura	Paguridae	δN = SI	δC = SI
Porifera	Demospongiae	<i>Crambe crambe</i>	δN = SI	δC = SI
		<i>Spirastrella cunctatrix</i>	δN = SI	δC = SI
		<i>Chondrosia reniformis</i>	δN = SI	δC = SI
		<i>Ircinia</i> spp.	δN = SI	δC = SI
		Altre Demosponge	δN = SI	δC = SI
Tentaculata	Bryozoa	Schizoporellidae	δN = SI	δC = SI
	Myriaporidae	<i>Myriapora truncata</i>	δN = SI	δC = SI

Tab. 4 – Schema seguito per l'acidificazione dei campioni.

Il processo che prevede il trattamento dei campioni con una soluzione di HCl 2N, viene ripetuto almeno 3 volte; la cessata produzione di anidride carbonica viene utilizzata come indicatore che la reazione di acidificazione è terminata.

Segue la fase di centrifugazione che permette di separare il precipitato (campione) dal surnatante (acqua distillata, residui acidi, ecc). La centrifugazione viene effettuata 3 volte per 12 minuti a 800 rpm. Il campione ottenuto viene nuovamente disidratato in stufa per poi essere pesato. La pesatura del campione consiste nel preparare piccole capsule in stagno contenenti precise quantità di campione (precedentemente stabilite in seguito a saggi di laboratorio). Le capsule, pesate tramite bilancia microelettronica, vengono poi poste dentro lo spettrometro di massa per l'analisi degli isotopi.

Lo spettrometro di massa, infine, restituisce il dato sotto forma di $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$. Le concentrazioni di questi isotopi vengono calcolati elettronicamente tramite l'equazione (1) (vedi pag. 44).

3.3 Risultati

I valori di $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ di ciascuna specie mediati nei siti di campionamento sono riportati in Tabella 5.

Specie / Raggruppamento sistematico / altro	Stato	Versante	Sito	$\delta^{15}\text{N}$	d.s.	$\delta^{13}\text{C}$	d.s.
<i>Coscinasterias tenuispina</i>	MAE	S	1	7.28	0.63	-15.95	0.77
<i>Coscinasterias tenuispina</i>	Barren	S	2	6.58	0.64	-13.95	1.09
<i>Marthasterias glacialis</i>	Barren	NW	1	7.42	0.31	-11.74	0.31
<i>Marthasterias glacialis</i>	Barren	S	2	6.54	1.23	-12.70	1.60
<i>Marthasterias glacialis</i>	MAE	S	2	7.57	0.71	-11.94	1.50
<i>Ophidiaster ophidianus</i>	Barren	NW	2	3.15	0.62	-13.93	1.18
<i>Ophidiaster ophidianus</i>	Barren	S	2	4.12	0.55	-13.35	0.79
<i>Ophidiaster ophidianus</i>	MAE	NW	2	3.71	0.27	-13.83	0.70
<i>Ophidiaster ophidianus</i>	MAE	S	2	4.08	0.62	-14.12	1.01
<i>Protula</i> spp.	Barren	NW	2	3.46	0.13	-21.14	0.44
<i>Protula</i> spp.	Barren	S	2	2.80	0.41	-20.79	0.64
<i>Protula</i> spp.	MAE	S	2	3.30	0.23	-20.81	1.05
Altri Gasteropodi	Barren	NW	1	3.17	0.18	-19.60	0.13
Altri Gasteropodi	Barren	S	1	3.43	0.33	-13.37	0.03
ANTOZOI - <i>Aiptasia</i> spp.	Barren	NW	2	3.87	0.39	-17.40	0.83
ANTOZOI - <i>Aiptasia</i> spp.	Barren	S	2	3.87	0.55	-16.38	0.76
ANTOZOI - <i>Aiptasia</i> spp.	MAE	NW	2	4.39	0.35	-17.05	1.02
ANTOZOI - <i>Aiptasia</i> spp.	MAE	S	2	4.02	0.13	-17.35	0.08
ANTOZOI - <i>Anemonia viridis</i>	Barren	NW	1	5.54	0.27	-17.29	0.05
ANTOZOI - <i>Anemonia viridis</i>	Barren	S	2	3.63	0.08	-16.86	0.03
ANTOZOI - <i>Anemonia viridis</i>	MAE	NW	2	3.96	0.51	-17.21	0.43
<i>Arbacia lixula</i>	Barren	NW	2	6.07	1.41	-13.15	0.74
<i>Arbacia lixula</i>	Barren	S	2	6.23	0.69	-12.40	0.91
<i>Arbacia lixula</i>	MAE	NW	2	6.05	1.20	-12.76	0.57
<i>Arbacia lixula</i>	MAE	S	2	6.16	0.72	-14.65	2.57
<i>Arca noae</i>	Barren	NW	2	2.70	0.40	-19.12	0.23
<i>Arca noae</i>	Barren	S	2	2.73	0.37	-19.41	0.36
<i>Arca noae</i>	MAE	NW	2	2.35	0.59	-19.28	0.18
<i>Arca noae</i>	Barren	NW	1	2.97	0.11	-19.35	0.16
<i>Arca noae</i>	Barren	S	1	2.41	0.49	-19.64	0.30
Briozoi - Briozoo nero non identif.	Barren	S	2	0.85	0.37	-20.86	0.74
Briozoi - Briozoo nero non identif.	MAE	S	2	2.24	1.40	-20.97	0.02
Briozoi - <i>Schizoporella</i> spp.	Barren	S	1	0.97	0.09	-21.18	0.06
Buccinidae	Barren	S	2	3.78	0.58	-16.65	1.33
<i>Cerithium</i> spp.	Barren	S	2	2.98	0.23	-14.43	0.77
<i>Cerithium</i> spp.	MAE	S	2	3.01	0.58	-14.59	0.05
Columbellidae	Barren	NW	1	4.58	0.17	-17.03	0.35
Columbellidae	Barren	S	1	3.21	0.19	-12.38	0.40

Columbellidae	MAE	S	2	3.42	0.23	-14.14	0.40
Crostacei - Paguri	Barren	NW	1	4.47	0.72	-17.92	0.15
Crostacei - Paguri	Barren	S	2	2.43	0.32	-14.59	0.88
Crostacei - Paguri	MAE	NW	2	3.07	0.73	-15.38	1.10
Crostacei - Paguri	MAE	S	2	2.87	0.63	-17.66	2.42
<i>Hexaplex trunculus</i>	Barren	NW	2	6.98	1.05	-15.74	0.88
<i>Hexaplex trunculus</i>	Barren	S	2	6.47	0.68	-15.45	1.01
<i>Hexaplex trunculus</i>	MAE	NW	2	6.79	0.39	-16.43	0.57
<i>Hexaplex trunculus</i>	MAE	S	2	7.18	0.57	-14.96	0.90
<i>Holothuria</i> spp.	Barren	NW	2	6.26	0.49	-17.07	1.08
<i>Holothuria</i> spp.	Barren	S	2	6.53	1.26	-15.42	0.88
<i>Holothuria</i> spp.	MAE	NW	2	6.71	0.51	-16.68	1.52
<i>Holothuria</i> spp.	MAE	S	2	4.27	0.16	-14.76	0.03
Ophiuroidei - <i>Ophioderma</i> spp.	Barren	S	1	7.58	0.48	-14.79	0.89
Ophiuroidei - <i>Ophioderma</i> spp.	MAE	S	2	8.46	0.08	-15.92	0.43
<i>Paracentrotus lividus</i>	Barren	NW	2	4.12	0.63	-16.50	1.06
<i>Paracentrotus lividus</i>	Barren	S	2	4.78	0.66	-13.70	0.92
<i>Paracentrotus lividus</i>	MAE	NW	2	4.19	0.78	-15.74	1.06
<i>Paracentrotus lividus</i>	MAE	S	2	4.81	0.56	-13.10	1.65
<i>Patella</i> spp.	Barren	S	2	4.51	0.32	-13.21	0.61
<i>Patella</i> spp.	MAE	NW	2	3.78	0.49	-14.65	1.03
<i>Patella</i> spp.	MAE	S	2	4.44	0.34	-12.84	1.71
PORIFERI - <i>Ircinia variabilis</i>	Barren	NW	2	5.29	0.65	-23.09	0.06
PORIFERI - <i>Ircinia variabilis</i>	Barren	S	1	0.52	0.21	-18.95	0.02
PORIFERI - <i>Ircinia variabilis</i>	MAE	NW	2	1.72	0.70	-19.10	0.06
PORIFERI - <i>Spirastrella</i> spp.	MAE	NW	2	6.66	1.22	-21.00	0.04
<i>Sphaerechinus granularis</i>	Barren	NW	1	4.59	0.44	-16.45	1.31

Tab. 5 – Valori medi di $\delta^{15}\text{N}$ $\delta^{13}\text{C}$ (\pm d.s.)

La distribuzione dei dati tramite *n*MDS (Fig. 2) non evidenzia una netta distinzione in gruppi sia raggruppando i dati per gilde trofiche sia considerando i due stati del sistema. Emerge soltanto una distribuzione dei campioni dalla destra alla sinistra del grafico (Fig. 2) che a partire dai campioni relativi alla specie *M. glacialis*, procede verso quelli relativi ai ricci ed ai Gasteropodi (oltre a ofiure e oloturie), fino ad arrivare ai filtratori.

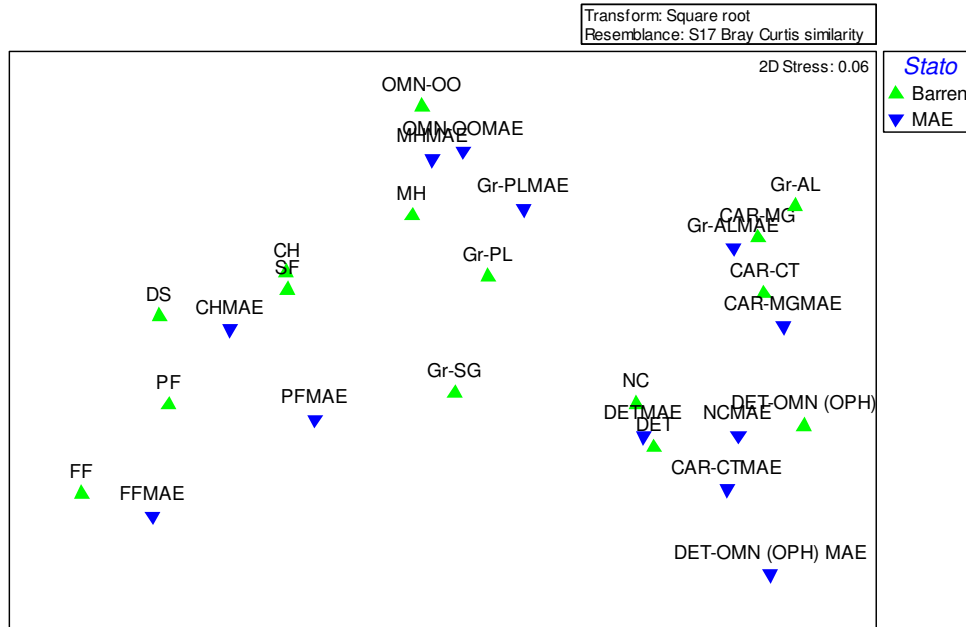


Fig. 2 – nMDS dei campioni mediati per gilde trofiche. Segue legenda delle sigle:

- CAR-MG = *M. glacialis*
- CAR-CT = *C. tenuispina*
- OMN-OO = *O. ophidianus*
- Gr-AL = *A. lixula*
- Gr-PL = *P. lividus*
- NC = *H. trunculus*
- DET-OMN = *Ophioderma* spp.
- DET = *Holothuria* spp.
- CH = Crostacei meso-erbivori
- MH = Altri Gasteropodi
- FF = Bivalvi (*A. noae*, *B. barbata*)
- SF = Sospensivori (Stoloniferi, Vermetidi, Serpulidi)
- DS = Detritivori del substrato (Sipunculidi).
- PF = Filtratori del particolato (Antozoi, Briozoi).

Nel diagramma trofodinamico (Fig. 3) gli asteroidei rivelano i valori più elevati di $\delta^{15}\text{N}$, anche se *O. ophidianus* mostra valori nettamente inferiori (3.15 ± 0.62 ‰; 3.71 ± 0.27 ‰) rispetto a quelli di *M. glacialis* (7.4 ± 0.31 ‰; 7.57 ± 0.71 ‰) e *C. tenuispina* (7.2 ± 0.63 ‰; 6.58 ± 0.64 ‰) sia nello stato *barren* che in quello a macroalghe erette.

I valori di azoto immediatamente inferiori a quelli degli asteroidei, sono quelli di *H. trunculus*; le differenze sono meno evidenti nel *barren*, dove il valore medio lungo il versante NW dell'isola (6.98 ± 1.05 ‰) supera il valore di *M. glacialis* nel versante S (6.54 ± 1.23 ‰).

I ricci sono caratterizzati da differenti valori soprattutto per quel che riguarda il $\delta^{13}\text{C}$ nei due stati del sistema; *P. lividus*, infatti, mostra valori di carbonio che oscillano da -13.10

± 1.65 (‰ \pm d.s.) nello stato a macroalghe erette, fino ad un minimo di -16.50 ± 1.06 ‰. *A. lixula* invece, è soggetto ad oscillazioni meno marcate con valori di $\delta^{13}\text{C}$ che vanno da -12.40 ± 0.91 (*barren*, versante S; media \pm d.s.) a -14.65 ± 2.57 (*barren*, versante S; media \pm d.s.). I valori di $\delta^{15}\text{N}$ sono, invece, diversi tra le due specie ma simili per quanto riguarda gli stati del sistema; *P. lividus* oscilla tra 4.12 ± 0.63 nel *barren* a 4.81 ± 0.56 nelle macroalghe, mentre *A. lixula* varia rispettivamente tra 6.07 ± 1.41 e 6.16 ± 0.72 .

Quasi tutte le altre specie sono caratterizzate da valori di $\delta^{15}\text{N}$ simili o inferiori a quelli dei ricci. Le eccezioni sono rappresentate soltanto dalle oloturie, i cui valori risultano più elevati (es. 6.26 ± 0.49 – *barren*, versante NW, media \pm d.s.) di quelli dei ricci.

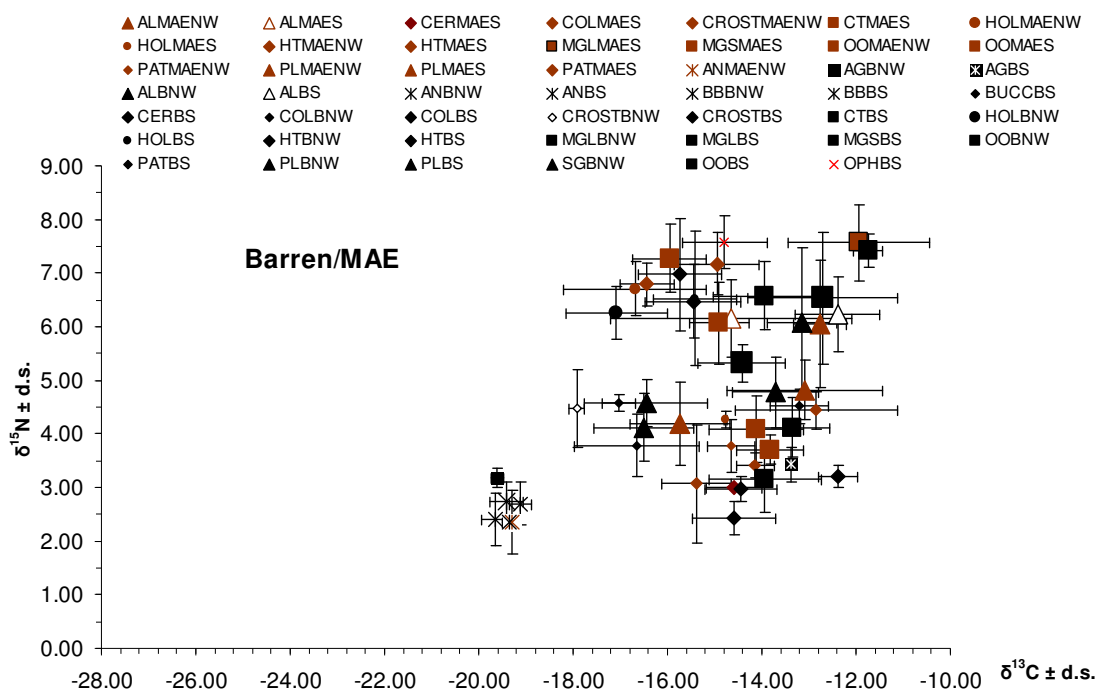


Fig. 3 – Diagramma trofodinamico della megafauna presente nei due stati del sistema.

Simboli in nero = campioni prelevati nello stato *barren* (B).

Simboli in marrone = campioni prelevati nello stato a macroalghe erette (MAE).

Segue legenda delle sigle:

- ALMAENW - ALMAES = *A. lixula*, MAE, versanti NW e S
- CERMAES = *Cerithium* spp., MAE, versante S
- COLMAES = Columbellidae, MAE, versante S
- CROSTMAENW = Crostacei, MAE, versante NW
- CTMAES = *C. tenuispina*, MAE, versante S
- HOLMAENW – HOLMAES = *Holothuria* spp., MAE, versanti NW e S
- HTMAENW – HTMAES = *H. trunculus*, MAE, versanti NW e S
- MGLMAES = *M. glacialis*, individui di taglia grande (vedi Cap. 5), MAE, versante S
- MGSMEAS = *M. glacialis*, individui di taglia piccola (vedi Cap. 5), MAE, versante S

- OOMAENW – OOMAES = *O. ophidianus*, MAE, versanti NW e S
- PATMAENW – PATMAES = *Patella* spp., MAE, versanti NW e S
- PLMAENW – PLMAES = *P. lividus*, MAE, versanti NW e S
- ANMAENW = *A. noae*, MAE, versante NW.
- AGBNW – AGBS = Altri Gasteropodi, B, versanti NW e S
- ALBNW – ALBS = *A. lixula*, B, versanti NW e S
- ANBNW – ANBS = *A. noae*, B, versanti NW e S
- BBBNW – BBBS = *B. barbata*, B, versanti NW e S
- BUCCBS = Buccinidae, B, versante S
- CERBS = *Cerithium* spp., B, versante S
- COLBNW – COLBS = Columbelloidei, B, versanti NW e S
- CROSTBNW – CROSTBS = Crostacei, B, versanti NW e S
- CTBS = *C. tenuispina*, B, versante S
- HOLBNW – HOLBS = *Holothuria* spp., B, versanti NW e S
- HTBNW – HTBS = *H. trunculus*, B, versanti NW e S
- MGLBNW – MGLBS = *M. glacialis*, individui di taglia grande (vedi Cap. 5), B, versanti NW e S
- MGSBS = *M. glacialis*, individui di taglia piccola (vedi Cap. 5), B, versante S
- OOBNW – OOBBS = *O. ophidianus*, B, versanti NW e S
- PATBS = *Patella* spp., B, versante S
- PLBNW – PLBS = *P. lividus*, B, versanti NW e S
- SGBNW = *S. granularis*, B, versante NW
- OPHBS = *Ophioderma* spp., B, versante S

Nel diagramma trofodinamico in cui vengono prese in considerazione le gilde trofiche (Fig. 4, Tab. 5) vengono messe in evidenza le differenze nei valori medi del $\delta^{15}\text{N}$ tra i gruppi di organismi; i valori più elevati sono quelli dei carnivori, tra i quali gli asteroidei; i valori intermedi sono soprattutto quelli dei pascolatori; valori inferiori sono infine rappresentativi dei consumatori primari, erbivori o meso-erbivori.

Gilda trofica	Gilda trofica (label grafico)	Specie / Raggruppamento sistematico / altro	Stato	δN-medio	d.s.	δC-medio	d.s.
Carnivoro	CAR-CT	<i>Coscinasterias tenuispina</i>	Barren	6,58	0,64	-13,95	1,09
Carnivoro	CAR-MG	<i>Marthasterias glacialis</i>	Barren	6,12	1,13	-13,35	1,57
Crostacei erbivori	CH	Crostacei Paguri	Barren	3,11	1,10	-15,70	1,78
Detritivori	DET	<i>Holothuria</i> spp.	Barren	6,40	0,94	-16,25	1,28
Detritivori del substrato	DS	Sipunculidi	Barren	2,67	0,07	-17,02	0,30
Detritivori-onnivori	DET-OMN (OPH)	<i>Ophioderma</i> spp.	Barren	7,58	0,48	-14,79	0,89
Filtratori	FF	Anellidi Policheti, Antozoi, Poriferi, Bivalvi	Barren	3,02	1,12	-20,36	1,22
Pascolatori	Gr-AL	<i>Arbacia lixula</i>	Barren	6,15	1,08	-12,78	0,89
Pascolatori	Gr-PL	<i>Paracentrotus lividus</i>	Barren	4,45	0,71	-15,10	1,73
Pascolatori	Gr-SG	<i>Sphaerechinus granularis</i>	Barren	4,59	0,44	-16,45	0,29
Meso-erbivori	MH	Gasteropodi	Barren	3,77	0,82	-14,78	2,26
Necrofago	NC	Muricidi, Buccinidi	Barren	5,96	1,55	-15,87	1,13
Onnivoro	OMN-OO	<i>Ophidiaster ophidianus</i>	Barren	3,64	0,76	-13,64	1,02
Filtratori del particolato	PF	Antozoi, Briozoi	Barren	3,07	1,56	-18,19	2,08
Spensivori	SF	Stoloniferi, Vermetidi, Serpulidi	Barren	3,16	0,45	-15,85	0,61
Carnivoro	CAR-CT	<i>Coscinasterias tenuispina</i>	MAE	7,28	0,63	-15,95	0,76
Carnivoro	CAR-MG	<i>Marthasterias glacialis</i>	MAE	6,90	1,05	-14,09	1,08
Crostacei erbivori	CH	Crostacei Paguri	MAE	2,97	0,67	-16,52	2,17
Detritivori	DET	<i>Holothuria</i> spp.	MAE	6,14	1,16	-16,24	1,56
Detritivori-onnivori	DET-OMN (OPH)	<i>Ophioderma</i> spp.	MAE	8,46	0,08	-15,92	0,43
Filtratori	FF	Anellidi Policheti, Antozoi, Poriferi, Bivalvi	MAE	3,32	1,79	-20,00	1,01
Pascolatori	Gr-AL	<i>Arbacia lixula</i>	MAE	6,11	0,96	-13,70	2,05
Pascolatori	Gr-PL	<i>Paracentrotus lividus</i>	MAE	4,50	0,73	-14,42	1,91
Meso-erbivori	MH	Gasteropodi	MAE	3,81	0,63	-14,16	1,47
Necrofago	NC	Muricidi, Buccinidi	MAE	7,03	0,53	-15,51	1,06
Onnivoro	OMN-OO	<i>Ophidiaster ophidianus</i>	MAE	3,95	0,55	-14,02	0,91
Filtratori del particolato	PF	Antozoi, Briozoi	MAE	3,90	0,87	-17,64	1,43

Tab. 5 – Gilde trofiche.

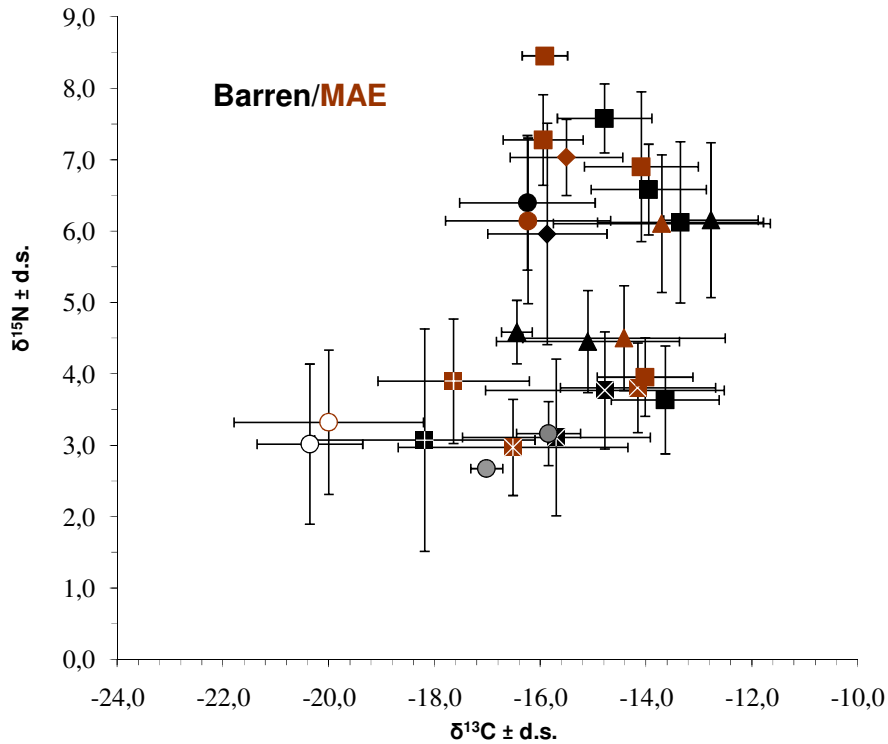
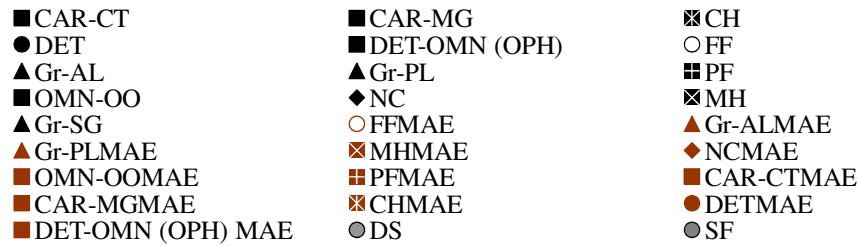


Fig. 4 – Diagramma trofodinamico delle gilde trofiche nei due stati del sistema.

Simboli in nero = campioni prelevati nello stato *barren* (B).

Simboli in marrone = campioni prelevati nello stato a macroalghe erette (MAE).

Segue legenda delle sigle:

- CAR-CT = Carnivoro (*C. tenuispina*)
- CAR-MG = Carnivoro (*M. glacialis*)
- CH = Crostacei erbivori (Paguridae)
- DET = Detritivori (*Holothuria* spp.)
- DET-OMN (OPH) = Detritivori-onnivori (*Ophioderma* spp.)
- FF = Filtratori (*A. noae* e *B. barbata*)
- Gr-AL = Pascolatori (*A. lixula*)
- GR-PL = Pascolatori (*P. lividus*)
- PF = Filtratori del particolato (Antozoi, Briozoi)
- OMN-OO = Onnivoro (*O. ophidiaster*)
- NC = Necrofagi (Muricidi e Buccinidi)
- MH = Meso-erbivori (Altri Gasteropodi)
- Gr-SG = Pascolatori (*S. granularis*)
- DS = Detritivori del substrato (Sipunculidi)
- SF = Sospensivori (Stoloniferi, Vermetidi, Serpulidi)

Gli organismi con i livelli mediamente più elevati di azoto sono asteroidei: *O. ophidianus*, *C. tenuispina* e *M. glacialis*.

Il mixing model per la specie *O. ophidianus*, uno degli organismi con i livelli di azoto mediamente elevati, mette in evidenza che le alghe incrostanti contribuiscono per il 78% ($\pm 2\%$ d.s.) alla dieta. Le altre componenti che risultano mediamente rilevanti nella dieta dell'asteroideo sono costituite dalla materia organica sedimentaria, SOM ($9\pm 2\%$) e dai crostacei eribivori e meso-erbivori, CH ed MH ($5\pm 5\%$; vedi anche Capitolo 4).

Per la specie *C. tenuispina* il mixing model ottenuto considerando anche le prede potenziali e le relative gilde trofiche mette in evidenza che i pascolatori (sia *P. lividus* che *A. lixula*) contribuiscono per il 34% ($\pm 13\%$ d.s.) alla dieta; i detritivori-onnivori (ofiure) ed i meso-erbivori (Altri gasteropodi, Columbellidae, *Cerithium* spp., *Patella* spp.) contribuiscono con percentuali rispettivamente del 24% ($\pm 9\%$) e del 14% ($\pm 0.11\%$). Le altre componenti che risultano rilevanti nella dieta dell'asteroideo sono costituite dai necrofagi (*H. trunculus* e Buccinidae) con percentuali basse ($9\pm 2\%$).

Per quanto riguarda, infine, la specie *M. glacialis*, i mixing models sono stati determinati considerando due classi di taglia (vedi Capitolo 5). Gli individui appartenenti alle taglie piccole (< 27 cm) sono caratterizzati da una dieta il cui contributo più elevato proviene dai crostacei ($26\pm 14\%$) e dai gasteropodi meso-erbivori, ovvero Columbellidae e *Patella* spp. ($21\pm 14\%$); altri organismi contribuiscono con percentuali simili, ad esempio i ricci (*P. lividus* 15% ed *A. lixula* 9%), o inferiori come i necrofagi ovvero *H. trunculus* e Buccinidae ($11\pm 9\%$). Un'altra fonte di cibo è costituita dai bivalvi *A. noae* e *B. barbata* che contribuiscono alla dieta con un valore dell' $11\pm 5\%$.

Gli individui di taglia II (> 27 cm) sono, invece, caratterizzati da una dieta differente in cui i ricci contribuiscono in larghissima parte ($87\% \pm 4\%$). L'unica altra componente significativa è quella dei gasteropodi meso-erbivori ovvero Columbellidae e *Patella* spp. ($8\pm 4\%$); tutte le altre componenti trofiche prese in considerazione sono caratterizzate da valori trascurabili.

3.4 Discussione

I diagrammi trofodinamici mettono in evidenza che in entrambi gli stati del sistema, *barren* e macroalghe erette, il ruolo di predatore apicale sembra essere svolto da *M. glacialis*. Questo asteroideo mostra, infatti, in modo assoluto i valori massimi di $\delta^{15}\text{N}$ (8,4‰; sito 1, versante S, stato a macroalghe erette). Le sue potenziali prede sono rappresentate da molte specie di Gasteropodi, ricci e bivalvi. Analizzando nel dettaglio i grafici, in entrambi gli stati del sistema, si evince che tra le due specie di riccio e *M. glacialis* il frazionamento isotopico dell'azoto rispetta i livelli standard comunemente riconosciuti indicativi di un passaggio da un livello trofico ad un altro (Eggers e Hefin, 2000); similmente, prede potenziali come i bivalvi non rientrano negli intervalli di riferimento, posizionandosi ad un livello trofico inferiore, proprio degli organismi filtratori, rispetto a quello occupato dai ricci.

Un altro interessante risultato è la diversa posizione trofica relativa delle due specie di ricci; i valori di azoto di *A. lixula* sono mediamente superiori a quelli di *P. lividus* con una differenza nel frazionamento del 2‰ ca.; questo risultato, già evidenziato (Agnetta 2010), posiziona *A. lixula* ad un livello trofico superiore rispetto a quello occupato da *P. lividus*.

Non sono invece evidenti differenze al livello trofico tra gli organismi filtratori; sia la specie *A. noae* che *B. barbata* risultano, infatti, raggruppate con valori di azoto e carbonio simili tra le specie e tra gli stati del sistema indicativi del fatto che la fonte alimentare è la stessa anche in entrambi gli stati e probabilmente condizionata dall'oligotrofia tipica delle acque antistanti l'isola di Ustica (Riggio e Milazzo, 2004).

Sia nello stato *barren* che in quello a macroalghe erette i carnivori, ovvero gli asteroidei *M. glacialis* e *C. tenuispina*, si posizionano ai livelli trofici più elevati indicativi delle specie potenzialmente in grado di svolgere il ruolo di *top-predator* della megafauna bentonica. Le principali prede degli asteroidei si trovano a livelli trofici inferiori, sia che si tratti di *grazers* (ricci) che di crostacei e gasteropodi (erbivori e meso-erbivori). Una posizione intermedia viene occupata dall'asteroideo *O. ophidianus* il cui arricchimento in azoto, inferiore a quello degli altri asteroidei, è potenzialmente indicativo di una specie onnivora piuttosto che carnivora.

Non sono state riscontrate differenze significative tra i valori del carbonio e dell'azoto tra i due stati sia al livello di specie, che di gilde trofiche; tale risultato potrebbe essere una diretta conseguenza della fase di transizione in cui si trova l'habitat dell'infralitorale roccioso di Ustica. La ricolonizzazione da parte delle macroalghe erette nei *barrens* creati dai ricci ha generato, infatti, un paesaggio in cui le chiazze di macroalghe erette e di *barren* sono intersperse tra di loro. In tal modo i predatori ed i consumatori della megafauna cercano e

trovano la stessa tipologia di prede (risorsa) nei due stati. Tuttavia quando una risorsa alimentare diventa abbondante le popolazioni di consumatori aumentano. Pertanto in termini di trofodinamica vi è poca variabilità tra i due stati e quella esistente non è valutabile con la potenza del test statistico utilizzato; variano sensibilmente, invece, le abbondanze delle specie e la struttura intera della comunità (Capitolo 2). In un momento successivo alla presente ricerca potrebbe risultare di grande interesse capire quale dei due sistemi sia più efficace nel convertire l'energia disponibile in biomassa ed in produzione secondaria.

L'analisi degli isotopi stabili si sta affermando come uno strumento analitico essenziale nell'ecologia per lo studio delle reti trofiche e delle abitudini alimentari degli organismi (O'Reilly *et al.*, 2002; Vizzini e Mazzola, 2009). L'uso degli isotopi stabili per lo studio delle diete è basato sull'uso di tessuti animali che presentano un arricchimento isotopico fisso rispetto alla dieta; l'analisi del tessuto muscolare restituisce, infatti, informazioni sulla composizione isotopica degli elementi assimilati (e non solo ingeriti) riflettendo una dieta a lungo-termine, grazie soprattutto al lento turnover dei tessuti.

La tecnica utilizzata ha permesso lo studio di un'intera comunità bentonica dell'infralitorale superiore roccioso di Ustica. La megafauna, infatti, se da un lato è facilmente identificabile in termini di classi dimensionali (organismi aventi taglia media > 1 cm), non lo è affatto dal punto di vista sistematico. Utilizzando l'analisi degli isotopi stabili del carbonio e dell'azoto è stato possibile ottenere campioni di tessuto muscolare opportunamente trattato, la cui lettura allo spettrometro di massa ha dato come risultato due coppie di valori confrontabili tra loro ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$). È indiscutibile la validità della tecnica che è stata utilizzata e che sempre più spesso viene impiegata negli studi ecologici. L'ecologia isotopica è un'importante branca dell'ecologia e l'analisi degli isotopi stabili è impiegata sempre più nello studio delle comunità, costituendo una delle aree più attive nella ricerca ecologica degli ultimi trent'anni.

È necessario precisare, tuttavia, la necessità di affiancare all'analisi isotopica ulteriori informazioni fornite da altre tecniche disponibili nel campo della ricerca ecologica (Post 2002) al fine di rendere i dati isotopici più attendibili. Per esempio accanto ai dati ottenuti dagli isotopi stabili sono spesso associati dati derivati dall'analisi dei contenuti stomacali (Pinnager e Polunin, 2000). Questi ultimi forniscono maggiori informazioni riguardo alla dieta recente di un organismo. Viceversa l'analisi isotopica riguarda tutto ciò che l'organismo ha avuto modo di assimilare nel tempo, sottoforma di azoto e carbonio, rappresentando in tal modo una sorta di "memoria" della dieta.

In conclusione è possibile affermare che la presente fase della ricerca conferma quanto fin ora osservato tramite esperimenti *in situ*: i livelli trofici più elevati sono, infatti, attribuibili

ai predatori del dominio bentonico di Ustica ovvero gli asteroidei, il cui ruolo ecologico è stato ampiamente discusso (vedi il successivo Capitolo 4). Le principali prede degli asteroidei sono costituite da componenti animali appartenenti alla megafauna, la cui distribuzione è influenzata dalla presenza del *barren*; le firme isotopiche delle varie specie, invece, non sembrano condizionate dal tipo di habitat, probabilmente a causa della presenza di chiazze diverse tra loro all'interno degli stati stabili a macroalghe erette ed a *barren*.

Capitolo 4 – Ruolo ecologico degli Asteroidei

4.1 Introduzione

4.1.1 Il ruolo ecologico svolto dagli Asteroidei

Gli Asteroidei spesso svolgono il ruolo di predatori chiave nei sistemi rocciosi (es. Gaymer e Himmelman, 2008). Essi, oltre ad avere un effetto diretto sulla distribuzione spaziale e sull'abbondanza delle proprie prede, possono mantenere la struttura dell'intera comunità, attraverso il controllo di specie dominanti o di efficaci pascolatori (Menge, 1995; Bonaviri *et al.*, 2009).

Già negli anni '70 R.T. Paine, conducendo esperimenti di esclusione della stella marina *Pisaster ochraceus* (Brandt, 1835), dimostrò il ruolo chiave svolto da questa specie (Fig. 1) nella fascia intermareale della costa nord occidentale degli Stati Uniti. La rimozione sperimentale della stella marina causava un significativo aumento dell'abbondanza della sua principale preda, il mitile *Mytilus californianus* (Conrad, 1837) a scapito delle altre specie bentoniche, comuni in quel tipo di habitat.



Fig. 1 – *P. ochraceus* in una pozza intertidale.

Lo studio pioniere di Paine, che per la prima volta descrisse il ruolo chiave di un asteroide in un sistema roccioso, è stato poi seguito da molti altri. L'interesse mostrato dalla comunità scientifica per gli asteroidei carnivori è infatti cresciuto nel corso degli ultimi decenni, spinto dalla volontà di accrescere le conoscenze riguardo alla capacità di questi animali di influenzare la struttura delle comunità.

Paine *et al.* (1985) osservarono lo stesso processo descritto per la specie *P. ochraceus*,

per la stella marina *Heliaster helianthus* (Lamarck) nelle comunità intertidali delle coste del Cile; la predazione di questa stella sul bivalve *Perumytilus purpuratus* (Lamarck) causava, infatti, l'innalzamento del limite inferiore del tappeto di mitili che, in assenza della stella, tendeva a monopolizzare la maggior parte del substrato roccioso. In uno studio recente Gaymer e Himmelman (2008) hanno arricchito il modello d'interazione stella-mitilo proposto da Paine aggiungendo un nuovo attore, la stella marina *Meyenaster gelatinosus* (Meyen), un vorace predatore di altri echinodermi fra cui *H. helianthus*. Le osservazioni e le analisi dei due ricercatori suggeriscono una relazione negativa tra l'abbondanza e la distribuzione spaziale di *H. helianthus* e l'abbondanza di *M. gelatinosus*, mostrando come il ruolo di una specie in un habitat possa essere modificato dall'interazione con un predatore superiore in un habitat adiacente. Anche nei sistemi tropicali, gli asteroidei possono rappresentare specie chiave; la specie *Acanthaster planci* (Linneo, 1758) detta "corona di spine", ha raggiunto una grande notorietà a causa del suo ruolo nella distruzione delle barriere coralline dell'indopacifico occidentale; tale specie (Fig. 2) è, infatti, un vorace predatore di polipi di coralli (Brusca e Brusca, 2000).

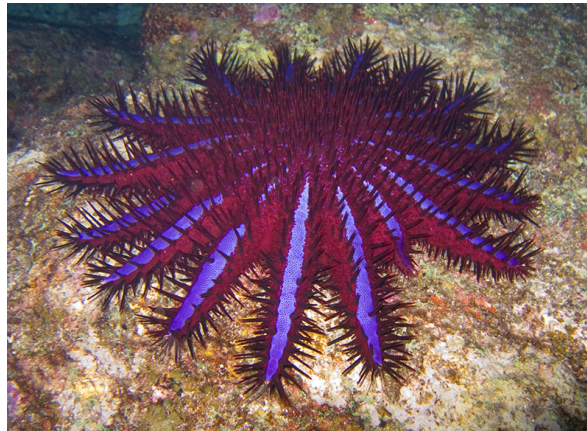


Fig. 2 – *A. planci*.

Le stelle inoltre possono controllare i sistemi infralitorali dominati da alghe attraverso la predazione sui ricci di mare. La stella marina *Pycnopodia helianthoides* (Brandt, 1835) (Fig. 3) rappresenta un vorace predatore nei sistemi rocciosi infralitorali della costa orientale del Pacifico. Questa stella con i suoi numerosi pedicelli ambulacrali può raggiungere una velocità di un metro al minuto e raggiungere con facilità le sue prede. I ricci del genere *Strongylocentrotus* rappresentano un'importante componente della sua dieta. In particolare *P. helianthoides* può determinare i pattern di distribuzione dei ricci ed indirettamente la struttura del popolamento algale (Duggins, 1983). È stato anche dimostrato che la sua presenza può causare una diminuzione del tasso di pascolamento dei ricci, amplificando così il suo effetto

indiretto sull'intera comunità (Freeman, 2005).



Fig. 3 – *P. heliantoides*.

Poiché gli asteroidei possono causare la perdita di specie di interesse commerciale o modificare la struttura dei sistemi marini attraverso la predazione, ne sono stati ampiamente studiati le diete, la selezione delle prede ed i comportamenti alimentari. In particolare, *Marthasterias glacialis* (Linnaeus, 1758) è una specie ampiamente studiata (Ebling *et al.*, 1966; Barker e Nichols, 1983; Minchin, 1987; Frid, 1992; Guillou, 1996; Verling *et al.*, 2003). Penney e Griffiths (1984) dimostrarono che *M. glacialis* (Fig. 4) può esercitare un controllo sul mitile nero *Choromytilus meridionalis* (Krauss, 1848), un bivalve di una certa importanza commerciale lungo le coste occidentali di False Bay, nel Sud Africa.

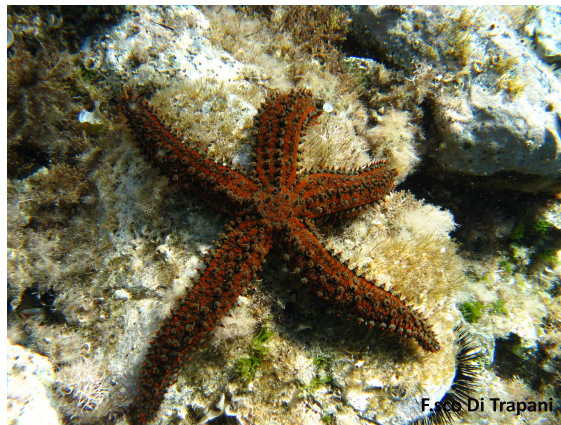


Fig. 4 – *M. glacialis*.

Numerosi processi ecologici possono dunque essere guidati dalle interazioni preda-predatore, fondamentali nel determinare la disponibilità delle risorse nell'ambiente e la struttura dei sistemi biologici. Nell'ambito di questi processi, gli asteroidei possono svolgere un ruolo di primaria importanza.

4.1.2 Asteroidei nel Mar Mediterraneo

Gli Asteroidei sono presenti, con circa 2000 specie, in tutti gli oceani, in particolare nel Mar Mediterraneo sono note 27 specie appartenenti a 11 famiglie (Tortonese 1965). Tra queste ultime risultano particolarmente abbondanti oltre che comuni, le seguenti quattro specie:

- *Ophidiaster ophidianus* (Lamarck, 1816) Fam. Ophidiasteridae
- *Echinaster sepositus* (Retzius, 1783) Fam. Echinasteridae
- *Marthasterias glacialis* (Linnaeus, 1758) Fam. Asteriidae
- *Coscinasterias tenuispina* (Lamarck, 1816) Fam. Asteriidae

Allo stato dell'arte risultano pochi studi effettuati sulle specie *O. ophidianus*, *E. sepositus* e *C. tenuispina*, che riguardano perlopiù aspetti di biologia riproduttiva (es. Alves *et al.*, 2002), tossicologia (es. Fafandel *et al.*, 2008) o biogeografia (es. Waters e Roy, 2003), piuttosto che di ecologia. Una delle poche eccezioni riguarda uno studio sulla specie *E. sepositus*, pubblicato nel 2010. I risultati di questo studio, condotto lungo le coste Mediterranee della Spagna, hanno messo in evidenza che la presenza di alghe incrostanti ha un effetto positivo sulla distribuzione dell'asteroideo (Villamor e Becerro, 2010).

La specie *M. glacialis* è stata, invece, oggetto di numerosi studi in vari campi, dalla biochimica alla biologia ed alla fisiologia (Mackie *et al.*, 1968; Valentincic 1973, 1985; Bavington *et al.*, 2004; Yun *et al.*, 2007). Molti studi suggeriscono un ruolo di *M. glacialis* nel controllo delle popolazioni dei ricci *P. lividus* ed *A. lixula* nel Mar Mediterraneo; tale processo risulta di particolare importanza in quanto queste due specie di riccio svolgono il ruolo di *grazers* influenzando la struttura e la dinamica della comunità dell'infralitorale superiore (Régis, 1978; Verlaque e Nédelec, 1983; Verlaque, 1984; Fanelli *et al.*, 1994; Benedetti-Cecchi *et al.*, 1998; Bulleri *et al.*, 1999, 2002; Gagnon *et al.*, 2004; Gianguzza *et al.*, 2006; Vielmini *et al.*, 2006). *P. lividus* ed *A. lixula* sono, infatti, riconosciuti come due delle principali prede di *M. glacialis* nel Mediterraneo (Dance e Savy, 1987; Fanelli *et al.*, 1998; Guidetti, 2004; Bonaviri *et al.*, 2009; Gianguzza *et al.*, 2009a, b).

Nel corso di un esperimento effettuato lungo le coste meridionali della Francia, presso la baia di Port-Cros, alcuni individui di *M. glacialis* sono stati marcati e monitorati per studiarne i pattern circadiani di attività; secondo i risultati dello studio *M. glacialis* sarebbe una specie in grado di effettuare escursioni batimetriche alla ricerca delle proprie prede, migrando da acque profonde verso quelle più superficiali (Savy, 1987). Studi più recenti hanno dimostrato, inoltre, che la predazione effettuata da *M. glacialis* nei confronti di *P. lividus* è in grado di influenzarne la sex ratio operativa (Gianguzza *et al.*, 2009); in particolare

sembra che *M. glacialis* preferisca gli individui di *P. lividus* di sesso femminile piuttosto che quelli di sesso maschile.

M. glacialis non sembra avere particolari preferenze di habitat essendo stata avvistata su ogni tipo di substrato: roccioso, sabbioso, ciottoloso e fangoso, oltre che nelle praterie di fanerogame marine. Gli studi effettuati sulle abitudini alimentari mostrano una dieta non specialista; tra le prede conosciute, infatti, si trovano molluschi bivalvi come l'ostrica *Anomia ephippium* (Linnaeus) (Ebling *et al.*, 1966) e il mitilo *Choromytilus meridionalis* (Krauss) (Penney e Griffiths, 1984), ascidie, molluschi gasteropodi (*Gibbula* spp. e *Patella* spp.) (Kitching e Thain, 1983) e ricci di mare (*A. lixula* e *P. lividus*) (Savy, 1987; Dance e Savy, 1987; Guidetti 2004).

È stato dimostrato che la taglia di questa specie può influenzare le sue abitudini alimentari. Frid (1992) in uno studio condotto nel sud-ovest dell'Irlanda ha scoperto delle differenze significative fra la dieta degli individui di taglia grande e quella degli esemplari più piccoli: questi ultimi avevano una dieta composta prevalentemente da piccoli molluschi gasteropodi, diverse specie di ascidie e un'alga; mentre gli individui di grandi dimensioni prediligevano molluschi bivalvi e vari organismi morti. Similmente uno studio manipolativo condotto nella stessa regione ha messo in evidenza che individui adulti di *M. glacialis* si nutrono preferibilmente di bivalvi (Kitching e Thain, 1983).

A dispetto dell'ampio areale di distribuzione e del suo noto ruolo di predatore di specie commerciali, la letteratura sull'ecologia e le dinamiche di popolazione di *M. glacialis* risulta piuttosto scarsa. Inoltre sono presenti pochissimi dati riguardanti gli effetti dei fattori abiotici sulla distribuzione spaziale, la densità e la struttura di taglia in Mediterraneo.

Non sono molti i predatori di questa specie, né sono noti molti casi di limitazioni delle loro densità; gli unici potenziali predatori sono costituiti da grossi crostacei (Langhamer e Wilhelmsson, 2009) o altri asteroidei, tra i quali *Luidia* spp. (Guillou, 1996) e *Crossaster papposus* (L.) (Mayo e Mackie, 1976). *M. glacialis* è in grado, quindi, di svolgere il ruolo di predatore nelle catene trofiche del bentos costiero in assenza di controllo da parte di eventuali predatori di ordine superiore.

4.1.3 Il caso di studio AMP Isola di Ustica

Nell' infralitorale superiore dell' AMP "Isola di Ustica" dall'anno di istituzione (1986) ad oggi il pascolamento di *P. lividus* ed *A. lixula* ha causato la formazione di vaste aree di *barren* dominate da alghe incrostanti. Tale processo è stato verosimilmente favorito dalla naturale carenza delle specie del genere *Diplodus* ad Ustica (La Mesa e Vacchi, 1999; Bonaviri *et al.*, 2009), che in Mediterraneo sono considerate i principali predatori dei ricci adulti (Sala 1996; Guidetti *et al.*, 2004). Questa ridotta abbondanza di predatori naturali potrebbe aver contribuito all'aumento delle abbondanze della specie edule *P. lividus*, normalmente soggetta ad un'intensiva raccolta ed indirettamente a quella della specie non edule *A. lixula* favorendo la formazione di vaste aree sovra-pascolate.

Negli ultimi anni invece, si è assistito ad un declino delle popolazioni dei ricci e conseguentemente alla colonizzazione dei substrati rocciosi da parte delle macroalghe erette. Una delle spiegazioni plausibili della diminuzione dei ricci è quella dell'aumento della mortalità causata dalla predazione da parte di *M. glacialis*. Sebbene i ricci di mare non vengano considerati prede preferenziali di *M. glacialis* (Guidetti, 2004), recenti studi effettuati ad Ustica hanno evidenziato il ruolo potenziale della stella nel controllo delle popolazioni dei ricci (Bonaviri *et al.*, 2009; Gianguzza *et al.*, 2009a, b). È stato, infatti, osservato un elevato valore del tasso di predazione su *P. lividus* e *A. lixula*, correlato ad un'elevata abbondanza della stella negli strati superiori di Ustica (Bonaviri *et al.*, 2009) in accordo con quanto ipotizzato da Fanelli *et al.* (1998).

L'abbondanza della stella *Marthasterias* sembra infatti essere legata alla formazione del *barren* ed alla elevata abbondanza dei ricci. In generale, la formazione del *barren* ha indotto un cambiamento nella composizione dell'intera composizione della megafauna e a nuove potenziali interazioni preda-predatore. È stato, infatti, dimostrato che gli asteroidei, soprattutto le specie *C. tenuispina* e *M. glacialis*, sono particolarmente abbondanti nel *barren* dell'infralitorale superiore con densità molto più elevate rispetto a quelle degli habitat caratterizzati dalle macroalghe erette (Capitolo 2).

Nel corso di tutti i campionamenti effettuati nell'ambito del presente studio, quindi in un arco temporale di due anni, non è stato riscontrato alcun individuo di *E. sepositus*. In particolare, sono stati individuati solo alcuni individui oltre i 10 mt di profondità ed in stato inattivo, pertanto tale specie non è stata presa in considerazione nelle presenti indagini.

Alla luce del potenziale ruolo di *M. glacialis* e degli altri asteroidei (*C. tenuispina*, *O. ophidianus*) nel sistema a *barren* ed a macroalghe erette, obiettivi del seguente studio sono stati:

- Individuare i fattori che influenzano la distribuzione delle specie *M. glacialis*, *C. tenuispina*, *O. ophidianus*, le stelle più abbondanti nel sistema studiato;
- Valutarne le diete e le preferenze alimentari;
- Valutare il potenziale effetto della taglia del predatore sulla dieta;
- Individuare le relazioni trofiche tramite l'analisi degli isotopi stabili del carbonio e dell'azoto.

4.2 Materiali e metodi

4.2.1 Ipotesi di studio

Sono state verificate le seguenti ipotesi:

- le diete di *O. ophidianus*, *C. tenuispina*, *M. glacialis* cambiano in relazione allo stato in cui si trovano (*barren* e macroalghe erette).

Inoltre è stato valutato l'effetto di alcuni fattori ambientali sulla distribuzione di *M. glacialis*, se le specie considerate siano caratterizzate da una dieta generalista o specialista, e se esistono differenze significative tra le frequenze delle prede in funzione della taglia.

Le relazioni trofiche preda-predatore tramite l'analisi degli isotopi stabili del carbonio e dell'azoto hanno permesso di valutare il potenziale ruolo delle specie considerate.

4.2.2 Tecniche adottate, analisi dei dati

Al fine di effettuare un'indagine esplorativa sulle densità degli asteroidei sono stati effettuati censimenti visivi nel corso della stagione estiva 2008 (in particolare dal 6 luglio al 15 settembre) lungo il periplo dell'isola. In particolare sono stati effettuati tre transetti lungo due fasce batimetriche, 0-5 m. e 5-10 m.; ciascun transetto si estende per 50 m in lunghezza e 5 m in larghezza. Il censimento è stato effettuato in 10 siti (Fig. 5; Tab. 1), tramite immersioni con A.R.A.

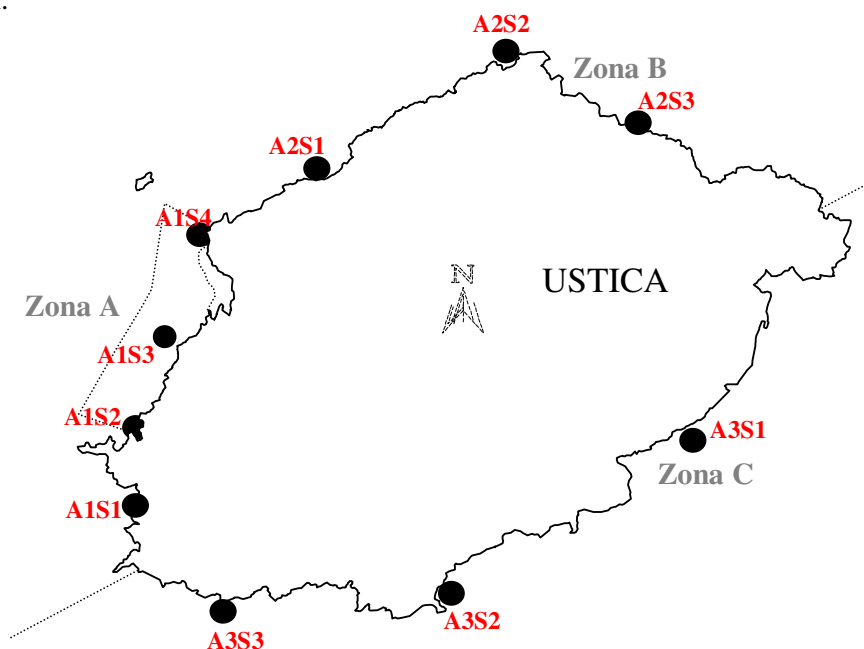


Fig. 5 – Area di studio, AMP Isola di Ustica.

N°	Nome del sito	Codice sito
1	Villaggio P.ta Spalmatore	A1S1
2	Acquario	A1S2
3	Sbarramento	A1S3
4	P.ta Megna	A1S4
5	Cala Madonna	A2S1
6	Gorgo Salato	A2S2
7	Zona Faraglioni	A2S3
8	Cala S. Paolo	A3S1
9	P.ta Arpa	A3S2
10	Grotta Perciata	A3S3

Tab. 1 – Siti di studio.

Fattori ambientali

I fattori ambientali che sono stati misurati per ottenere relazioni con le densità di *M. glacialis*, sono (1) profondità, (2) presenza del *barren*, (3) pendenza, (4) complessità strutturale del substrato e (5) densità di *P. lividus* e *A. lixula*. I fattori, messi in relazione ai dati di densità delle stelle, sono stati misurati all'interno di ogni transetto: l'area totale di ogni transetto è stata idealmente suddivisa in 20 sub-aree dalle dimensioni di 5m X 2,5m, all'interno di ognuna delle quali sono state stimate la copertura percentuale di *barren* e la complessità del substrato. Quest'ultima è stata misurata utilizzando una scala con valori compresi tra 1 e 5, ognuno dei quali corrispondente ad un grado crescente di complessità (Tab. 2).

Valore	Descrizione
1	Piano orizzontale
2	Piano suborizzontale
3	Presenza di asperità lungo il piano, piccoli massi, cavità
4	Rocce, grandi massi, cavità
5	Massimo livello di complessità

Tab. 2 - Valori di complessità del substrato.

La densità dei ricci di mare *P. lividus* e *A. lixula* è stata misurata all'interno di quadrati 1m X 1m; per ogni transetto sono state effettuate 10 misurazioni posizionate in maniera casuale all'interno dell'area considerata.

La pendenza del substrato è stata misurata calcolando l'ampiezza dell'angolo γ compreso tra il cateto minore e l'ipotenusa di un ideale triangolo rettangolo, in cui il cateto minore è la perpendicolare ad un punto di profondità nota ed il cateto maggiore è la distanza di tale punto dalla costa (Fig. 6).

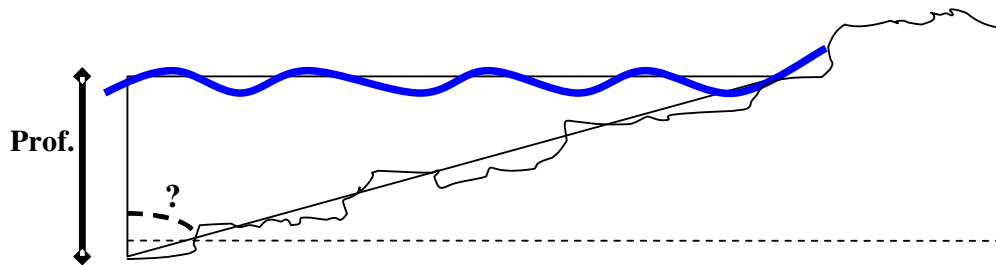


Fig. 6 – Rappresentazione grafica del calcolo della pendenza del substrato.

L'esistenza di una relazione tra l'abbondanza di *M. glacialis* e le variabili ambientali considerate è stata valutata effettuando una regressione multipla, che permette di determinare quanto della variabilità di una variabile di risposta Y può essere spiegata da una relazione lineare con una variabile predittiva X e quanto di tale variabilità rimane non spiegata. Al fine di effettuare la regressione multipla è stata utilizzata DISTILM, un'applicazione del programma Primer6 & PERMANOVA+[®]. DISTILM permette di analizzare la relazione tra i valori di abbondanza di *M. glacialis* registrati in ogni campione e descritti attraverso una matrice di similitudine ed una o più variabili ambientali considerate singolarmente o insieme. Per verificare l'ipotesi nulla secondo la quale non esiste alcuna relazione fra le variabili ambientali considerate e l'abbondanza della stella, viene utilizzato il metodo delle permutazioni (Anderson, 2001). I risultati di DISTILM sono un test "marginale", nel quale l'effetto di ogni variabile predittiva sull'abbondanza della stella marina è considerata singolarmente ed uno "condizionale", nel quale la variabilità associata ad ognuna delle variabili predittive viene calcolata considerando le altre variabili come co-variabili (cioè eliminando la variabilità già spiegata dalle precedenti variabili). L'ordine con il quale vengono considerate le variabili ambientali nel test "condizionale" può essere scelto attraverso procedure di selezione che si basano su criteri di selezione; nel presente studio è stato scelto il criterio "forward" in base al quale viene scelta per prima la variabile che possiede il migliore valore del criterio di selezione (in questo caso il più alto valore di R^2), seguita dalla variabile, che insieme alla prima cambia nel modo migliore il criterio di selezione.

Al fine di garantire una distribuzione simmetrica delle variabili ambientali lungo i loro intervalli di riferimento ed eliminare l'effetto di possibili *outliers*, le variabili predittive sono state pre-analizzate attraverso un "Draftsman Plot" e trasformate in base alla forma della loro distribuzione (Clarke e Gorley, 2006). In particolare è stata effettuata una trasformazione logaritmica per complessità e profondità; è stata invece utilizzata la radice quadrata per la pendenza e la densità dei ricci e la radice quarta per la copertura percentuale di *barren*.

Diete ed abitudini alimentari

Per lo studio delle abitudini alimentari sono stati raccolti dati sulla dieta delle tre specie di asteroidei dall'11 luglio 2008 fino al mese di novembre 2009, effettuando immersioni con A.R.A. nei due principali versanti dell'isola in cui sono contemporaneamente presenti i due stati oggetto di studio: versante di Nord Ovest (NW), in cui è presente la zona A dell'AMP, e versante Sud (S) in cui è presente la zona C (Fig. 5). In entrambi i versanti sono presenti le macroalghe erette (MAE) ed il *barren* (B).

Per quanto riguarda in particolare la specie *M. glacialis*, il versante orientale dell'isola non è stato preso in considerazione a causa della bassissima densità dell'asteroideo in tale zona. La scelta di utilizzare una finestra temporale ampia è stata dettata dallo scopo di ottenere dei dati rappresentativi delle diete degli asteroidei lungo tutto l'arco di un anno, con la possibilità di evidenziare eventuali differenze nelle abitudini alimentari in stagioni diverse.

I censimenti sono stati condotti sempre allo stesso orario, intorno alle 11 del mattino, mediante immersioni con A.R.A; la fascia batimetrica considerata è stata quella compresa tra 1 e 5 m. La metodica consiste nella raccolta di dati da parte di un operatore subacqueo lungo un percorso casuale in un arco di tempo costante. Considerato il comportamento spesso criptico degli asteroidei, al fine di riuscire a censire accuratamente gli esemplari in fase di alimentazione è stato stabilito un tempo di ricerca mai inferiore ai 60 minuti. Per ogni esemplare trovato in fase di alimentazione è stata annotata la taglia della stella, la preda e la relativa taglia, oltre ad informazioni inerenti il microhabitat in cui il predatore consumava la preda, secondo il seguente schema:

N.	Specie	Sito	Taglia (mm)	Preda	Taglia preda (mm)	Habitat
....

La taglia degli asteroidei è stata misurata con un calibro a corsoio (calibro Vernier), misurando l'altezza del braccio più lungo in prossimità del disco centrale. Si è stabilito di utilizzare questa tecnica poiché esistono correlazioni positive tra l'altezza del braccio e altre misure biometriche: peso, lunghezza totale, larghezza del braccio, lunghezza di un braccio, ecc (Figg. 7-14). Nel caso di *C. tenuispina* la taglia misurata come lunghezza totale è stata scartata a priori a causa della nota attività rigenerativa degli arti propria di questa specie (in Waters e Roy, 2003), fonte di frequenti ritrovamenti di individui con lunghezze delle braccia altamente disomogenee.

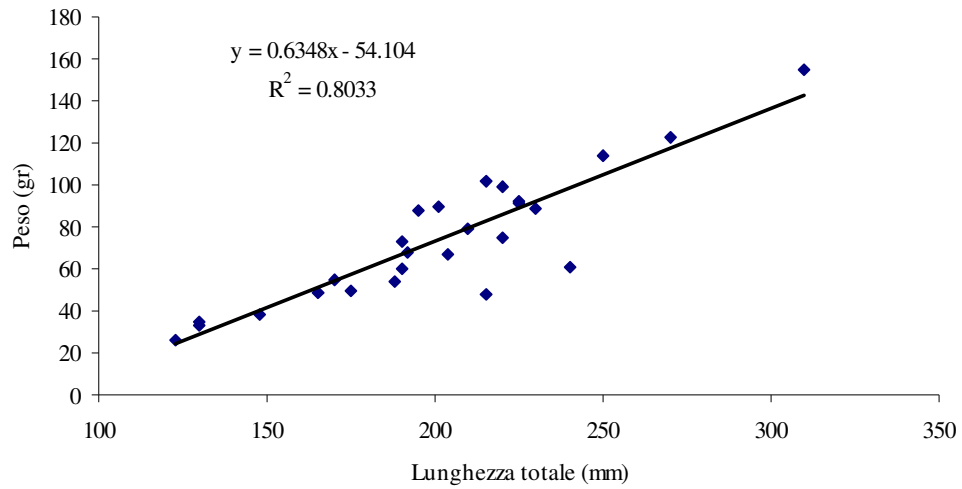


Fig. 7 – Correlazione lunghezza totale / peso in *O. ophidianus* (N = 26).

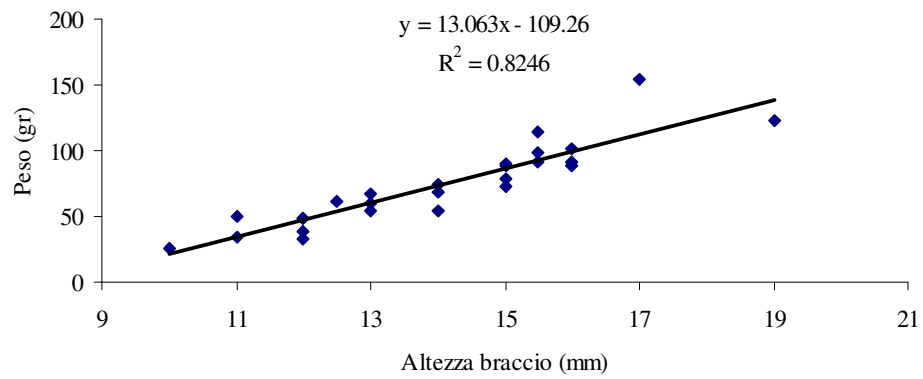


Fig. 8 – Correlazione altezza braccio / peso in *O. ophidianus* (N = 26).

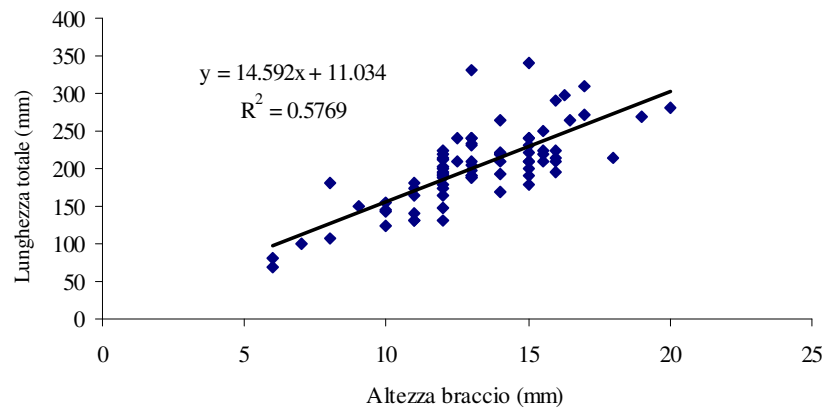


Fig. 9 – Correlazione altezza braccio / lunghezza totale in *O. ophidianus* (N = 79).

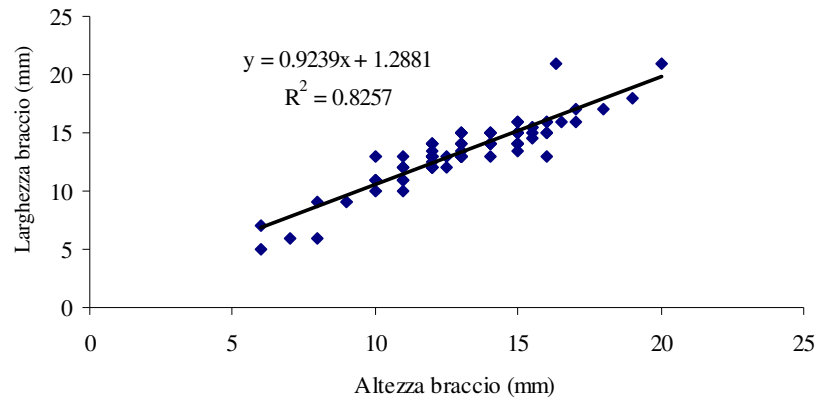


Fig. 10 – Correlazione altezza/larghezza braccio in *O. ophidianus* (N = 79).

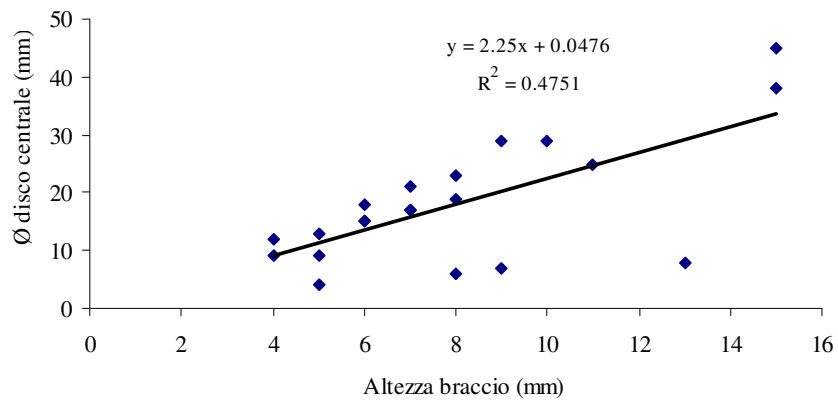


Fig. 11 – Correlazione altezza braccio / diametro disco centrale in *C. tenuispina* (N = 21).

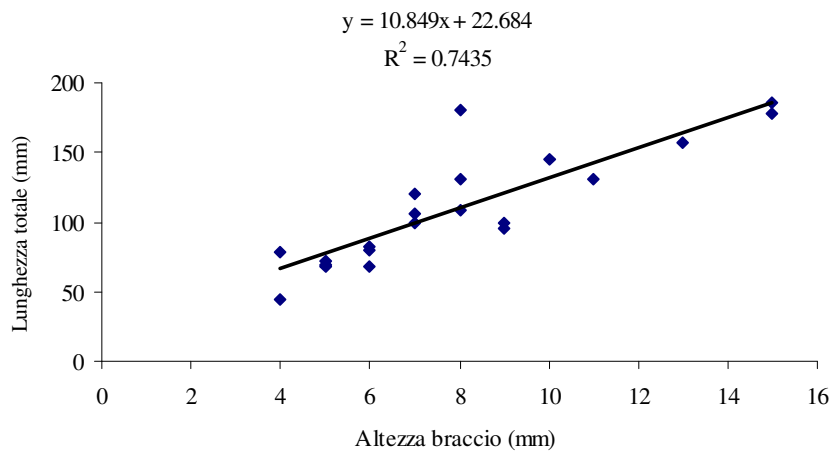


Fig. 12 – Correlazione altezza braccio / lunghezza totale in *C. tenuispina* (N = 21).

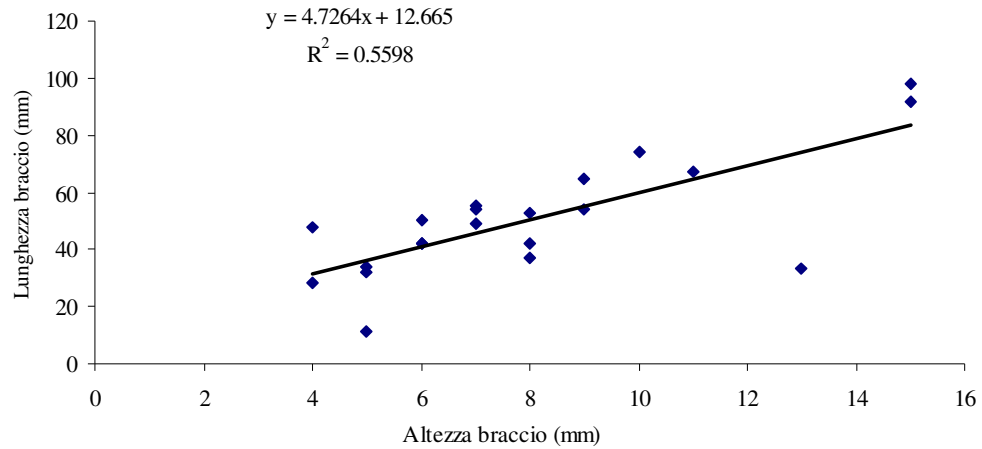


Fig. 13 – Correlazione altezza/lunghezza braccio in *C. tenuispina* (N = 21).

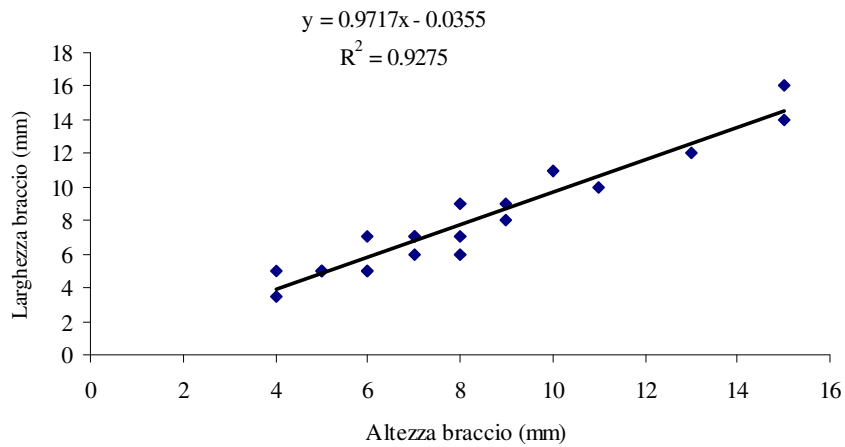


Fig. 14 – Correlazione altezza/larghezza braccio in *C. tenuispina* (N = 21).

Anche nel caso di *M. glacialis* è emersa una correlazione positiva tra l'altezza del braccio ed il peso dell'individuo (Fig. 15) e tra la lunghezza totale dell'individuo ed il peso (Fig. 16). Tutte le altre grandezze rilevate mostrano anche esse correlazioni positive con l'altezza del braccio (Figg. 17-19).

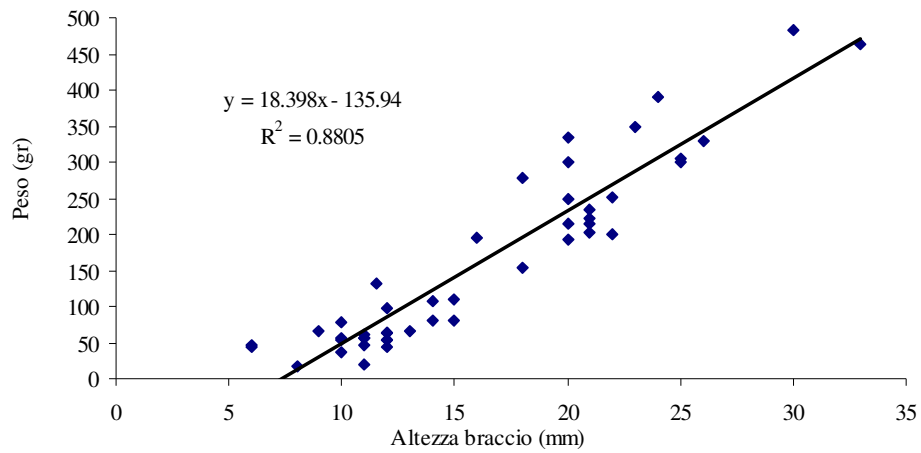


Fig. 15 – Correlazione altezza del braccio / peso in *M. glacialis*.

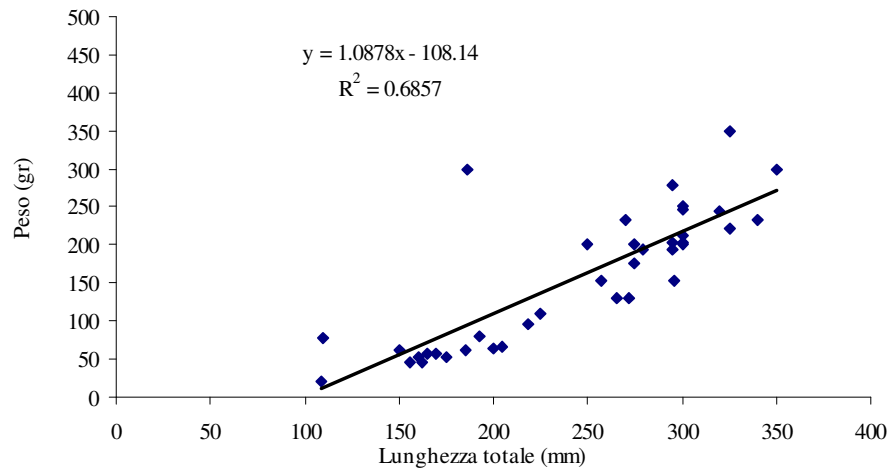


Fig. 16 – Correlazione lunghezza totale / peso in *M. glacialis*.

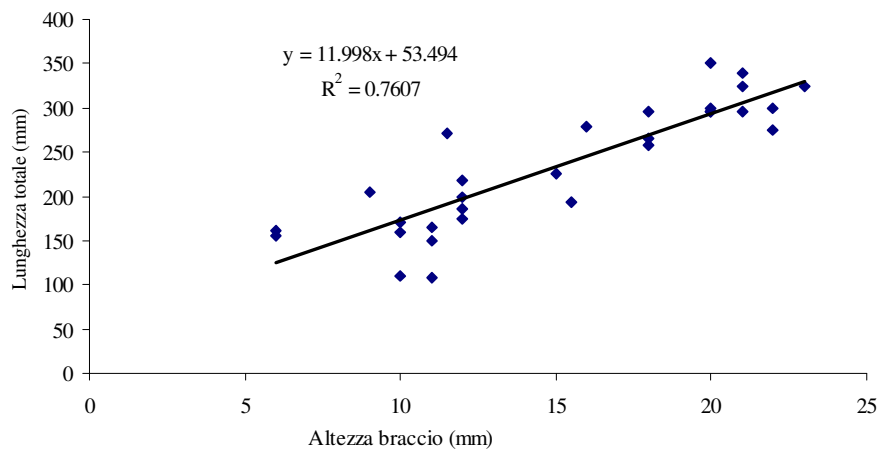


Fig. 17 – Correlazione altezza braccio / lunghezza totale in *M. glacialis*.

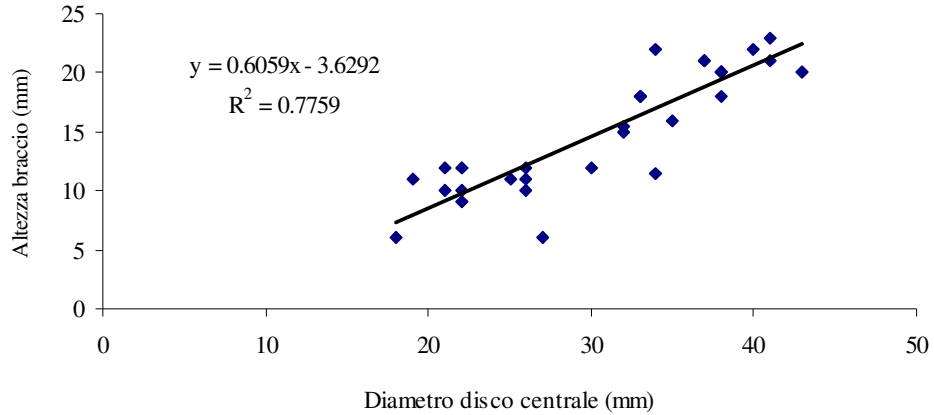


Fig. 18 – Correlazione diametro disco centrale / altezza braccio in *M. glacialis*.

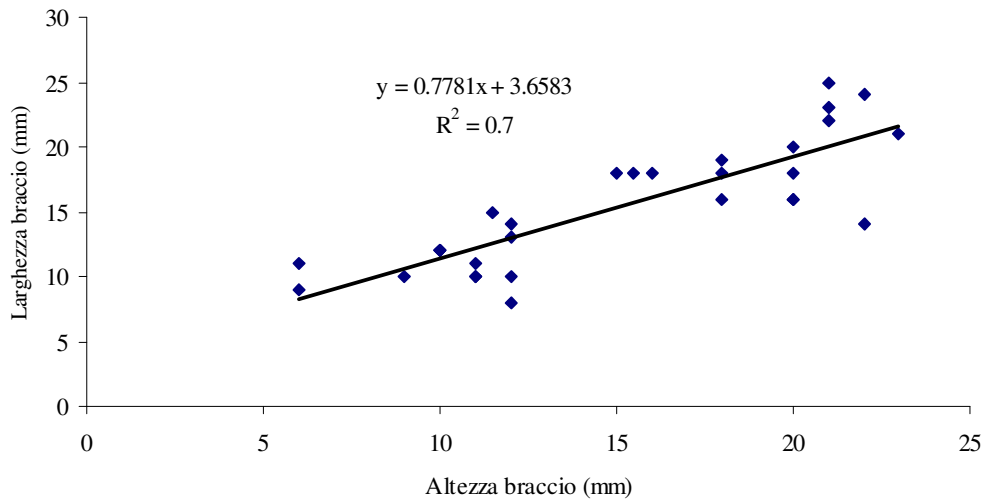


Fig. 19 – Correlazione altezza/larghezza braccio in *M. glacialis*.

Considerando gli alti valori dei coefficienti di determinazione è stato, quindi, stabilito di utilizzare come taglia l'altezza del braccio più lungo misurata in prossimità del disco centrale, considerando soltanto braccia del tutto prive di evidenti recenti rigenerazioni. Tale misura, oltre ad essere correlata con il peso dell'individuo, risulta anche la più pratica da adoperare durante i campionamenti.

La taglia della preda è stata misurata utilizzando differenti misure a seconda della tipologia della specie predata: nel caso dei ricci è stato misurato il diametro totale della teca esclusi gli aculei (Guidetti, 2004), nel caso dei bivalvi, la lunghezza totale di una valva; nel caso dei gasteropodi, la lunghezza totale dell'asse maggiore di sviluppo della conchiglia. Per gli organismi incrostanti è stata soltanto individuata la specie, ove possibile.

Lo studio delle preferenze alimentari di una determinata specie prevede che le prede consumate dagli esemplari di tale specie vengano messe in relazione con tutte le potenziali prede presenti nell'ambiente considerato (Lechowicz, 1982). Al fine, quindi, di ottenere le stime di densità delle prede potenziali presenti nell'ambiente sono stati effettuati censimenti visivi della megafauna bentonica; la tecnica utilizzata in questo caso è la stessa utilizzata in precedenza (Capitolo 2, paragrafo 2.2.2).

Le densità delle prede, comprese quelle potenziali, vengono poi messe in relazione con le frequenze di ritrovamento delle singole specie nella dieta degli organismi, tramite il calcolo degli indici di elettività; uno di questi è l'indice di elettività di Ivlev (1):

$$(1) \quad E_i = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i} \quad (\text{Ivlev 1961})$$

in cui:

- E_i = indice di elettività di Ivlev per la specie preda 'i'
- r_i = frequenza di ritrovamento delle preda 'i' nella dieta
- p_i = disponibilità relativa nell'ambiente della preda 'i'

Gli indici di elettività misurano il grado di utilizzazione (r) delle diverse tipologie di cibo in relazione alla loro disponibilità nell'ambiente (p). Le prede (i) che costituiscono una larga porzione della dieta rispetto alla loro disponibilità nell'ambiente vengono considerate selezionate; al contrario quelle prede che risultano sottorappresentate nella dieta vengono considerate evitate; infine, le tipologie di cibo la cui proporzione nella dieta equivale alla proporzione nell'ambiente, sono considerate non selezionate ovvero predate in maniera casuale (Lechowicz, 1982).

Al fine di calcolare la frequenza di una preda specifica nella dieta di uno degli asteroidei è stato calcolato il rapporto fra il numero di stelle trovate a consumare quella specifica preda e il numero totale di stelle in fase di alimentazione.

La disponibilità di una particolare preda nell'ambiente è stata calcolata dal rapporto fra la densità media al m^2 di quella specifica preda e la somma delle densità medie al m^2 di tutte le potenziali prede nell'ambiente. Le densità medie sono state calcolate mediando i valori di densità ottenuti nei singoli transetti.

Esistono numerosi indici di elettività tutti derivati dall'originale indice di Ivlev (1961) che differiscono solamente nella formula utilizzata per calcolare l'elettività a partire da 'r' e 'p'. I valori di elettività per quanto riguarda l'indice di Ivlev variano da -1 a +1. Quando una preda è ignorata, il valore risultante è prossimo allo zero mentre devia simmetricamente tra +1

e -1 rispettivamente quando una preda è selezionata o evitata. Un difetto di questo indice è che la deviazione dal valore corrispondente alla non selezione (zero), è simmetrica ma non lineare. Ciò significa che per ogni piccolo cambiamento dei valori di 'r' e 'p' quando questi sono bassi (< 0,3) l'indice varia notevolmente. Queste variazioni nell'indice sono ancora più marcate quando i valori di 'r' e 'p' sono prossimi a 0,1. Di conseguenza, quando i livelli di utilizzazione o la disponibilità nell'ambiente di un particolare tipo di cibo sono bassi, piccoli errori di campionamento possono tradursi in notevoli variazioni dell'indice di elettività. Questo problema, comune in molti indici di elettività, può essere minimizzato solamente ottenendo dei dati rappresentativi al meglio della reale abbondanza delle potenziali prede nell'ambiente e della reale abbondanza delle prede consumate (Strauss, 1979; Lechowicz, 1982). Per ottenere dei risultati attendibili è, quindi, necessario effettuare i campionamenti in maniera precisa ed accurata, utilizzando un adeguato numero di repliche.

Le diete degli organismi possono essere caratterizzate da molte specie animali o vegetali ovvero da poche specie; al fine di stabilire se la dieta degli asteroidei in studio sia generalista o specialistica, è stato calcolato l'indice standardizzato di Levin (2) che permette di stabilire quale sia l'ampiezza di nicchia trofica di un organismo:

$$(2) \quad B_i = \frac{1}{n-1} \left(\frac{1}{\sum_j p_{ij}^2} - 1 \right) \quad (\text{Krebs 1989})$$

in cui:

- B_i = indice di ampiezza di nicchia per la specie (predatrice) 'i'
- n = numero di prede 'j' nella dieta della specie 'i'
- p_{ij} = frequenza relativa della preda 'i' nella dieta della specie 'j'

I valori dell'indice di Levin variano tra 0 e 1; più il valore si avvicina ad 1, più la dieta dell'organismo è generalista; conseguentemente per valori che si avvicinano allo zero, la specie è specialista.

Al fine di stimare l'eventuale sovrapposizione di nicchia tra *M. glacialis* e *C. tenuispina*, è stato calcolato l'indice semplificato di sovrapposizione di Morisita (3):

$$(3) \quad C_{ik} = \frac{2 \sum_j p_{ij} \times p_{kj}}{\sum_j p_{ij}^2 + \sum_j p_{kj}^2} \quad (\text{Krebs 1989})$$

in cui:

- C_{ik} = indice semplificato di Morisita per i predatori 'i' e 'k'
- p_{ij} e p_{kj} = proporzioni della preda 'j' nella dieta dei predatori 'i' e 'k'

p_{ij} = frequenza relativa della preda 'i' nella dieta della specie 'j'

Il valore dell'indice varia tra 0 e 1; più il valore si avvicina a 1 più si ha la sovrapposizione tra le nicchie trofiche dei due predatori; la sovrapposizione viene generalmente considerata significativa quando si supera il valore 0.6 (in Labropoulou e Eleftheriou, 1997).

L'utilizzo di questo tipo di indici per lo studio delle abitudini alimentari degli asteroidei trova riscontro in letteratura a dimostrazione della corretta applicabilità del metodo (Ortiz *et al.*, 2003; Gaymer *et al.*, 2004; Gaymer e Himmelman 2002, 2008).

Per verificare l'esistenza di variazioni della dieta in rapporto alla taglia delle stelle marine è stata costruita una matrice di dati nella quale sono stati posti nelle colonne le prede rinvenute e nelle righe i singoli predatori. Per ogni preda e per ogni predatore è stata riportata la rispettiva taglia e la stagione nella quale è stato ottenuto ogni singolo dato.

Successivamente è stata costruita una seconda matrice nella quale le prede delle stelle marine di uguale dimensione sono state accorpate, sommandole, in classi di taglia. Prima della costruzione di matrici di similarità, i dati sono stati trattati come proporzioni e successivamente trasformati tramite la funzione arcoseno.

I dati ottenuti dai censimenti visivi inerenti alle diete degli organismi sono stati sottoposti ad analisi statistica multivariata (Warwick e Clarke, 1991). Le matrici di similarità sono state ottenute utilizzando la funzione Simple Matching, essendo quella più idonea per gruppi di dati biologici (Clarke e Gorley, 2006).

Al fine di mettere in evidenza eventuali raggruppamenti tra campioni sono state elaborate analisi multidimensionali, *nMDS*, ed analisi dei *cluster* (Clarke, 1993). Infine è stata effettuata un'analisi multivariata permutazionale ad un fattore, PERMANOVA (Anderson *et al.*, 2008), nel caso di *O. ophidianus* per verificare se il fattore stato del sistema (*barren* o macroalghe erette) sia in grado o meno di influenzare la dieta; per le altre due specie, una volta verificata l'esistenza di differenze nella dieta, è stata effettuata l'analisi della varianza multivariata permutazionale (PERMANOVA) con due fattori fissi: classe di taglia (con un certo numero di livelli ricavati dall'analisi dei *cluster*) e stagione (con tre livelli: estate, autunno, inverno).

Tutte le elaborazioni sono state effettuate tramite il software statistico Primer v6 & Permanova + ®.

Analisi degli isotopi stabili

Sia gli organismi in studio, predatori, che le singole prede, sono stati prelevati e sottoposti ad analisi tramite spettrometro di massa, prelevando campioni in entrambi gli stati del sistema, *barren* (B) e macroalghe erette (MAE). I risultati delle analisi sono stati graficamente presentati in un diagramma trofodinamico (per una dettagliata esposizione sulla tecnica vedi Capitolo 3).

I livelli trofici sono stati individuati tramite la costruzione di modelli di bilanciamento di massa, *mixing models* (Phillips, 2001). A tale scopo è stato usato il software gratuito IsoSource (Phillips e Gregg 2003; Phillips *et al.* 2005) impostato con un incremento dell'1% e tolleranza tra 0.1 e 0.3 (Phillips *et al.* 2005). I valori di frazionamento considerati sono stati di 0,3 ‰ per $\delta^{13}\text{C}$ e 1,4 ‰ per $\delta^{15}\text{N}$; è stato stabilito di utilizzare tali valori di frazionamento riportati in letteratura (McCutchan *et al.* 2003) per due principali motivi:

(1) il protocollo di laboratorio adottato nell'analisi degli isotopi ha previsto l'utilizzo, nel caso dei predatori (asteroidei), di intere parti di individuo (es. braccio intero), essendo in questo caso difficoltosa la separazione del tessuto muscolare;

(2) la dieta seguita dai principali predatori risulta incentrata quasi esclusivamente su invertebrati, ovvero organismi caratterizzati da un basso arricchimento in azoto; le principali prede sono state raggruppate in gilde trofiche in funzione delle caratteristiche delle singole specie (vedi Tab. 3, Capitolo 3).

Oltre alle potenziali prede sono stati anche considerati gruppi di organismi normalmente inclusi nelle diete degli asteroidei; in particolare sono state anche analizzate alghe incrostanti (CA), alghe coralline erette (ECA), alghe filamentose (TURF) e materia organica sedimentaria (SOM).

4.3 Risultati

4.3.1 *O. ophidianus*

La specie *O. ophidianus* risulta ampiamente distribuita lungo tutti i versanti dell'isola, eccezion fatta per due soli siti di studio (Fig. 20), ovvero Cala Madonna e Grotta Perciata rispettivamente lungo i versanti Nord e Sud-Ovest.

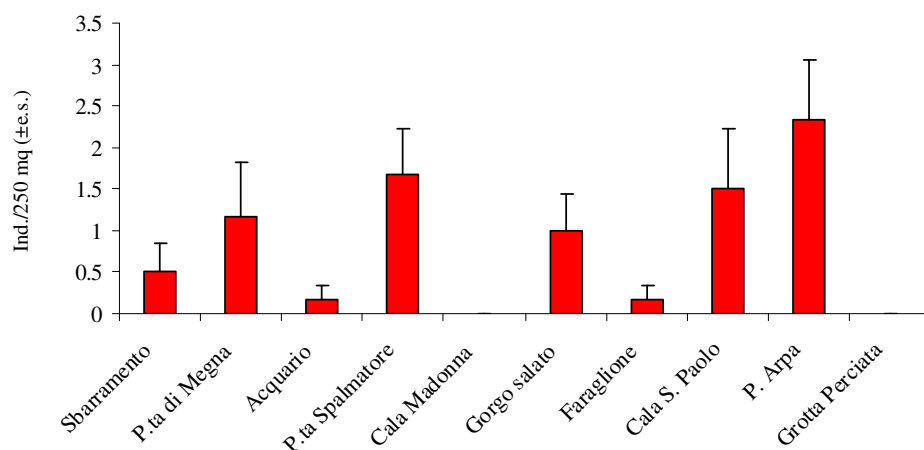


Fig. 20 – Densità di *O. ophidianus* presso l'AMP Isola di Ustica.

Sono stati censiti poco più di 90 individui in una sola stagione; la distribuzione in taglie, mette in evidenza la bassissima densità di individui di piccola taglia (Fig. 21); il 75% degli individui appartiene ad una classe di taglia media compresa tra 12 e 15 mm.

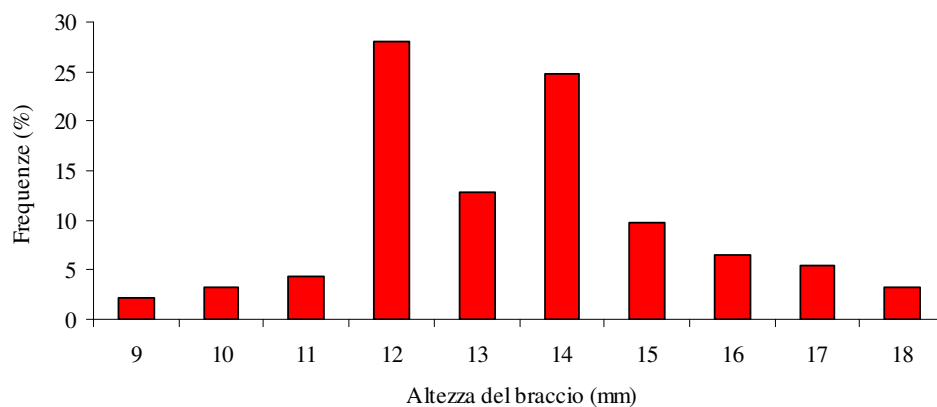


Fig. 21 – Taglie di *O. ophidianus* presso l'AMP Isola di Ustica.

Circa il 40% degli individui esibivano attività predatoria; il restante 60% ca. degli individui risultava inattivo o per convenzione in attività non predatoria (Fig. 22).

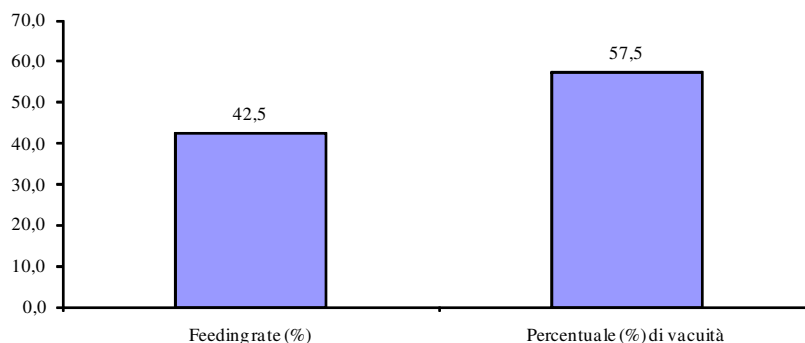


Fig. 22 – Individui di *O. ophidianus* in attivit  predatoria.

Quasi il 50% degli organismi predati da *O. ophidianus*   costituito da alghe incrostanti del genere *Lithophyllum* (Fig. 23). Un'altra grossa percentuale   rappresentata da un porifero, una demospongia appartenente al genere *Ircinia*. Le restanti prede sono costituite da altri organismi incrostanti oltre che da un briozoo incrostante probabilmente appartenente alla famiglia Schizoporellidae.

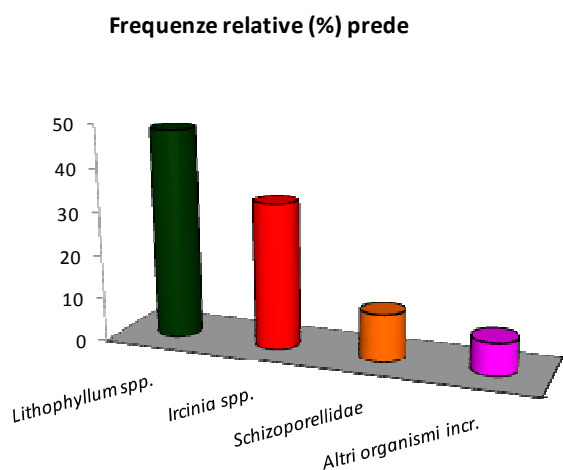


Fig. 23 – Frequenze relative di prede di *O. ophidianus* presso l'AMP Isola di Ustica (N = 93).

Il calcolo dell'indice di Levin per questa specie ha dato come risultato il valore di 0,59; tale valore non essendo n  vicino allo zero n  vicino al massimo valore ammesso dall'indice (1), non   strettamente indicativo se non per una debole tendenza verso valori di dieta generalista.

L'analisi *n*MDS condotta sulla dieta di *O. ophidianus* (Fig. 24), mostra un raggruppamento dei dati in funzione dello stato in cui le stelle sono state prelevate (*barren*, macroalghe erette).

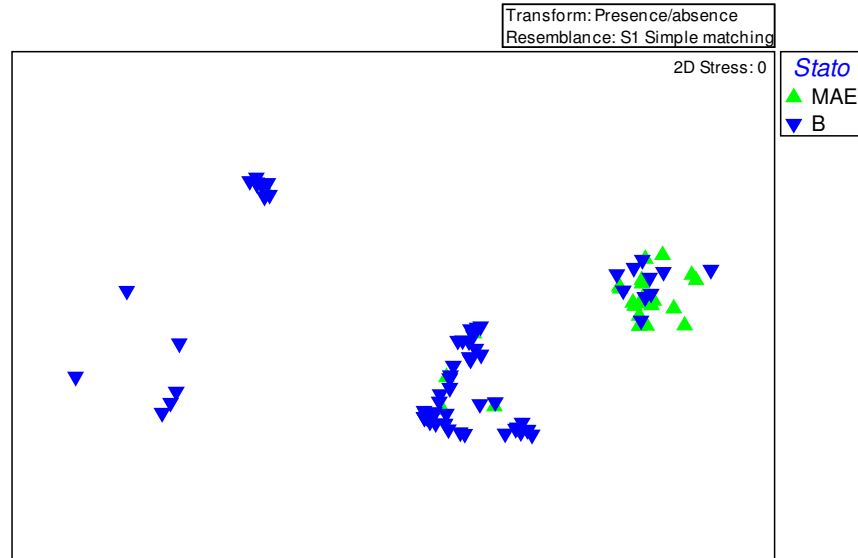


Fig. 24 – *nMDS*, dieta di *O. ophidianus* (N = 93).

Sulla base di quanto osservato nella *nMDS*, è stata effettuata una analisi della varianza multivariata ad un fattore (PERMANOVA), che ha messo in evidenza differenze significative ($P < 0,001$) tra le diete delle stelle nei due stati del sistema, *barren* e macroalghe erette (Tab. 3).

Sorgente di variazione	df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	Unique perms	P (MC)
St (stato)	1	14234	14234	21,955	0.0001	403	0.0001
Res	90	58348	648,31				
Total	91	72582					

Tab. 3 – Risultati della PERMANOVA.

I risultati della PERMANOVA sono graficamente evidenti nell'istogramma della frequenza di ritrovamento delle prede nella dieta di *O. ophidianus* nei due stati del sistema (Fig. 25). *Lithophyllum* spp. risultano, infatti, 10 volte più frequenti nella dieta delle stelle esaminate nello stato *barren* rispetto che nello stato a macroalghe erette; lo stesso andamento si riscontra con il il briozoo incrostante (9 volte più frequente) e con gli altri organismi incrostanti (6 volte più frequenti). I poriferi *Ircinia* spp. risultano, invece, le prede più frequenti riscontrate nella dieta delle stelle esaminate nello stato a macroalghe erette con valori doppi rispetto a quelli riscontrati nel *barren*.

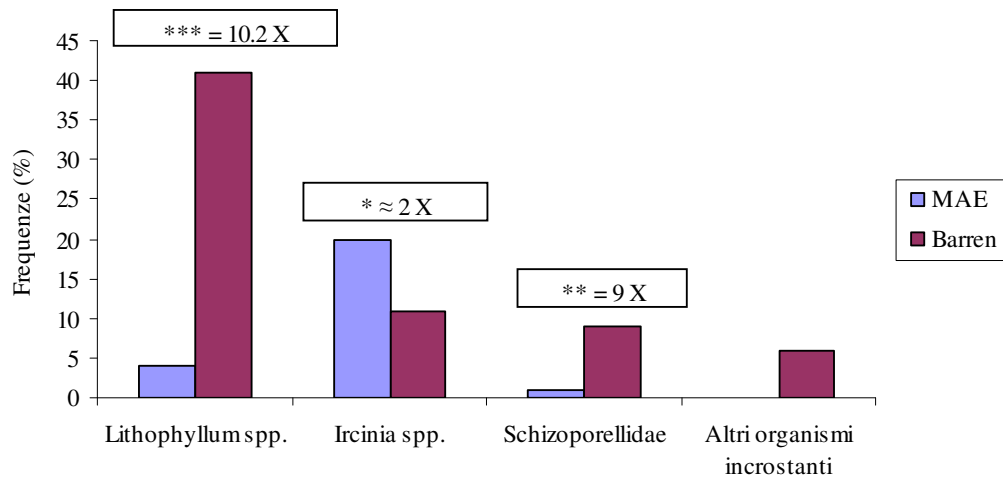


Fig. 25 – Frequenze relative delle prede di *O. ophidianus*.

Prendendo in considerazione anche organismi la cui firma isotopica rientra tra le potenziali prede dell'asteroideo, il diagramma trofodinamico (Fig. 26) mette in evidenza che il livello trofico della specie *O. ophidianus*, mediamente compreso tra livelli di $\delta^{15}\text{N}$ compresi tra $3,15 \pm 0,62$ e $4,12 \pm 0,55$ (media \pm d.s.) non varia molto tra i due stati posizionando la specie allo stesso livello. Per quanto riguarda le prede più frequenti, i valori di alcuni campioni dei briozoi si posizionano ad un livello trofico inferiore ($\delta^{15}\text{N} = 0,85 \pm 0,37$), così come quelli di alghe incrostanti appartenenti al genere *Lithophyllum*. I poriferi *Ircinia* spp. mostrano anch'essi valori inferiori, simili a quelli misurati per le altre prede ($\delta^{15}\text{N} = 1,72 \pm 0,70$).

Il *mixing model* mette in evidenza che le alghe incrostanti contribuiscono per il 78% ($\pm 0,02$ – d.s.) alla dieta; i poriferi ed i briozoi vengono esclusi da questo tipo di analisi a causa dei valori estremamente differenti di carbonio. Le altre componenti per le quali non vi sono riscontri dagli esperimenti *in situ* e che risultano mediamente rilevanti nella dieta dell'asteroideo sono costituite dalla materia organica sedimentaria, SOM ($9 \pm 2\%$) e dai crostacei meso-erbivori, CMH ($5 \pm 5\%$).

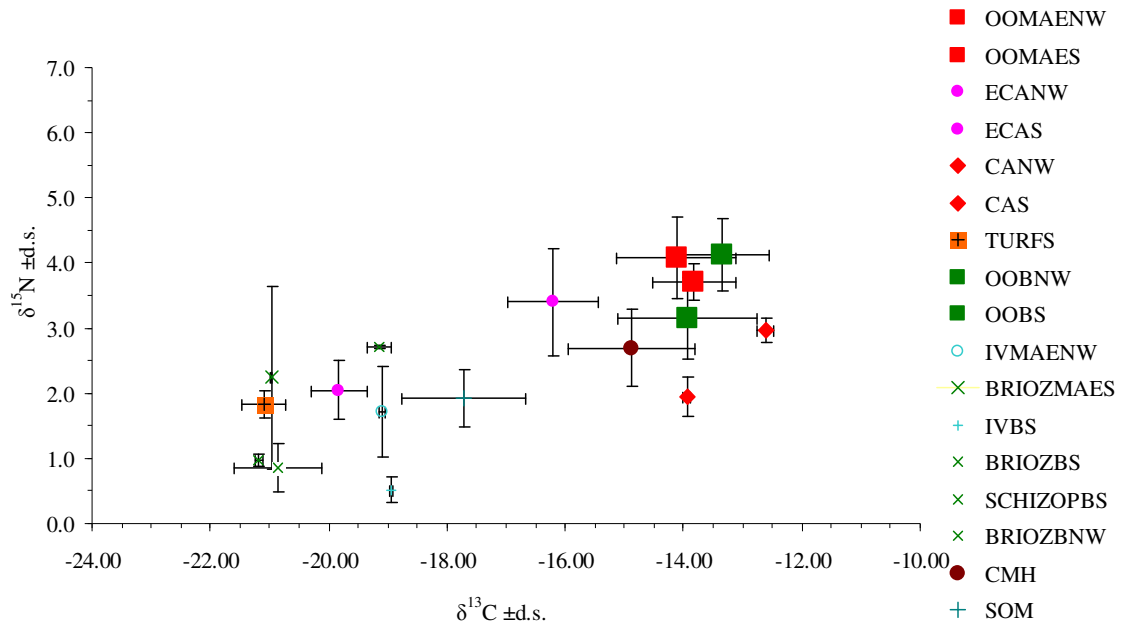


Fig. 26 – Diagramma trofodinamico della dieta di *O. ophidianus*. Segue legenda delle sigle (le ultime lettere indicano lo stato ed il versante):

- OOMAENW – OOMAES = *O. ophidianus*, stato MAE, versanti NW e S
- ECANW – ECAS = Alge coralline erette, versanti NW e S
- CANW – CAS = Alge incrostanti, versanti NW e S
- TURFS = Alge filamentose, versante S
- OOBNW – OOBNS = *O. ophidianus*, stato B, versanti NW e S
- IVMAENW = *Ircinia* spp., stato MAE, versante NW
- BRIOZMAES = Briozoo incrostante, stato MAE, versante S
- IVBS = *Ircinia* spp., stato B, versante S
- BRIOZBNW – BRIOZBS = Briozoo incrostante, stato B, versanti NW e S
- SCHIZOPBS = Briozoo, famiglia Schizoporellidae, stato B, versante S
- CMH = Crostacei meso-erbivori, stato B, versante NW
- SOM = Materia organica sedimentaria, stato MAE, versante NW

4.3.2 *C. tenuispina*

C. tenuispina è una specie caratterizzata da bassissime densità ed è presente soprattutto lungo il versante meridionale dell'isola (Fig. 27).

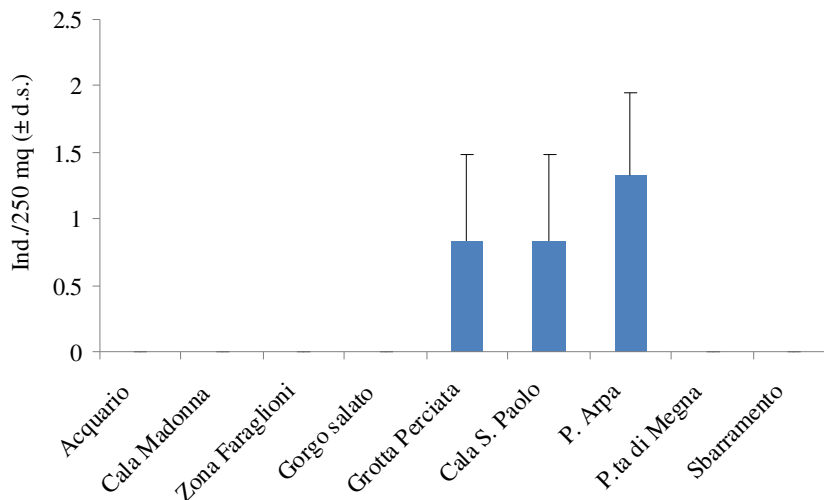


Fig. 27 – Densità medie di *C. tenuispina*.

Dal grafico della distribuzione di frequenza di taglie risulta che le taglie piccole e medie sono quelle più abbondanti (Fig. 28). Quasi il 53% degli individui risulta, infatti, appartenere ad una classe di taglia compresa tra 6 e 9 mm.

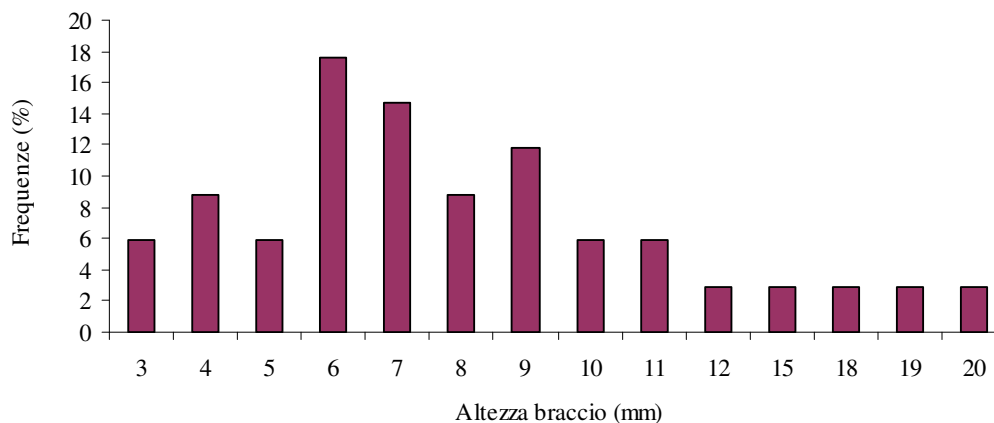


Fig. 28 – Distribuzione per taglie di *C. tenuispina*.

Sul totale di individui censiti poco più del 40% di essi esibivano attività predatoria ed il relativo 60% ca. risultava fermo sul substrato o in movimento (Fig. 29).

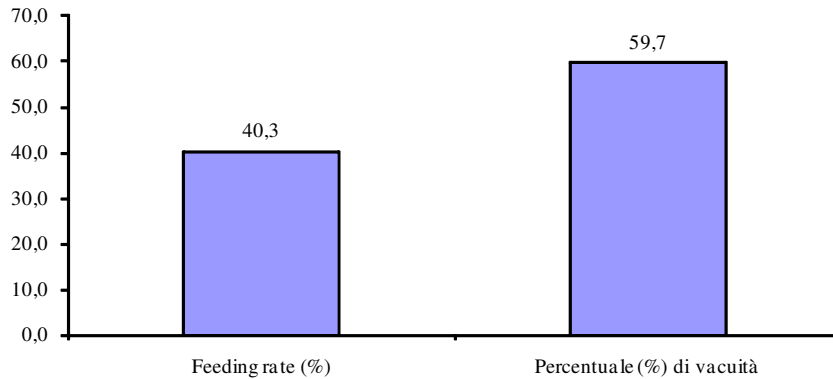


Fig. 29 – individui di *C. tenuispina* in attività predatoria.

La dieta di *C. tenuispina* risulta costituita da diverse specie di molluschi, dai ricci di mare *P. lividus* ed *A. lixula* oltre che da alcune prede non identificate (Fig. 30). In particolare quasi il 60% delle prede è costituito da Gasteropodi, il 21% dagli Echinoidi, e la restante parte da prede non identificate, resti di animali morti ed in un solo caso è stata trovata come preda *M. glacialis* (trattandosi per la precisione di un singolo braccio).

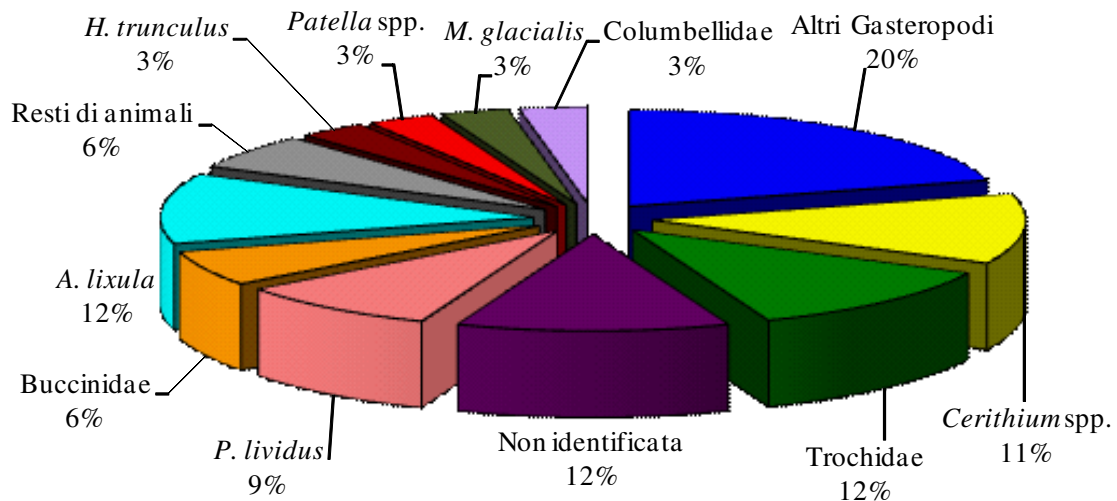


Fig. 30 – Frequenze relative di prede di *C. tenuispina* (N = 34).

Al fine di evidenziare un eventuale relazione tra le taglie degli individui di *C. tenuispina* in attività predatoria e le taglie delle relative prede è stata calcolato il coefficiente di determinazione della regressione lineare tra le due variabili; esiste una correlazione positiva tra la taglia della stella marina e la relativa specie predata (Fig. 31).

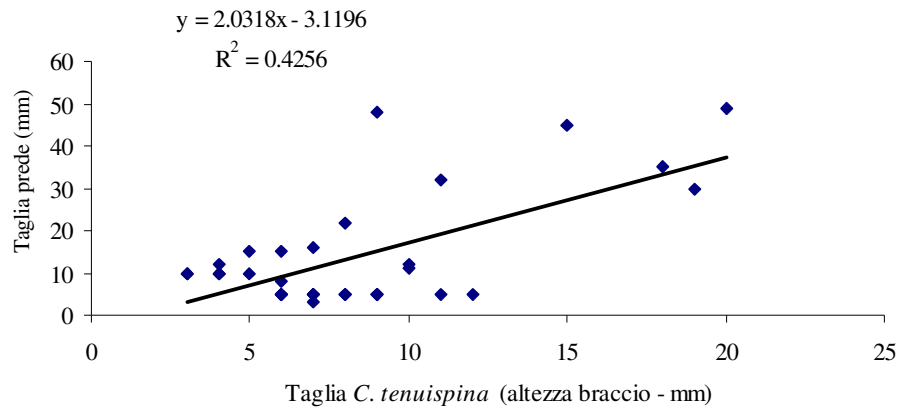


Fig. 31 – Correlazione taglie predatore-preda in *C. tenuispina* (N = 34).

I dati della dieta, sono stati sottoposti ad analisi statistiche multivariate, al fine di individuare eventuali differenze nella dieta dell'asteroideo in funzione della propria taglia. Dopo aver trasformato i dati, ed effettuata la costruzione della matrice di similarità, la *cluster analysis* (Fig. 32) non ha messo in evidenza alcun pattern di distribuzione risultando i campioni tutti dissimili tra loro. Lo scenario è lo stesso di quello ottenuto effettuando l'analisi multidimensionale (Fig. 33).

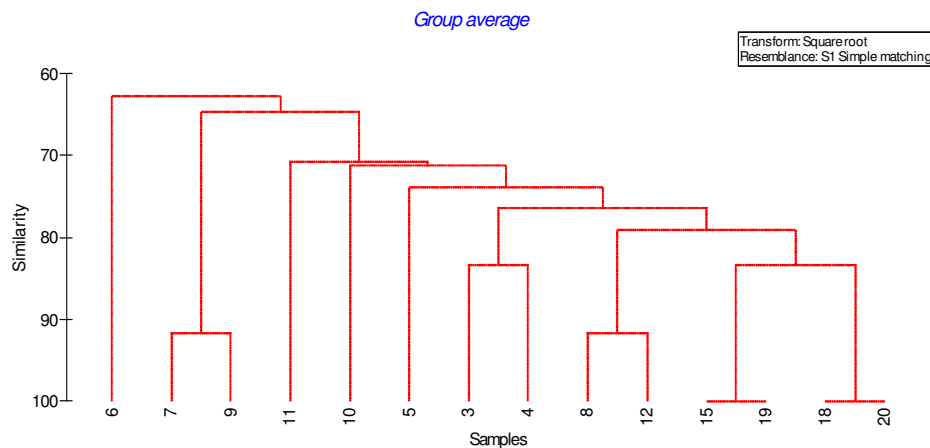


Fig. 33 – Analisi dei cluster di *C. tenuispina* in attività predatoria.

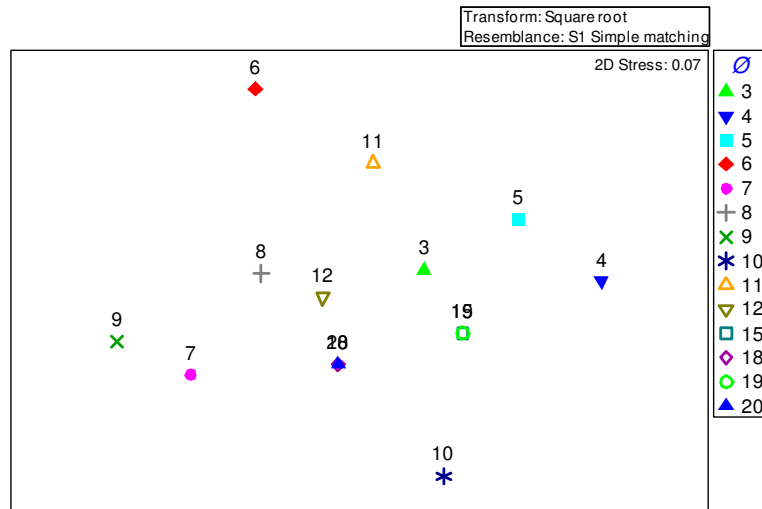


Fig. 33 – nMDS di *C. tenuispina* in attività predatoria (in legenda vengono riportate le taglie).

Il calcolo dell'indice di Levin per questa specie ha dato come risultato il valore 0,69; tale valore essendo vicino al massimo valore ammesso dall'indice, 1, è indicativo di una larga ampiezza di nicchia, propria di una dieta generalista. L'indice di elettività di Ivlev mostra valori diversi per le specie presenti nella dieta (Tab. 4). Tra i ricci, la specie *P. lividus* risulta selezionata, mentre *A. lixula* viene quasi ignorata; *Cerithium* spp. risultano evitate, mostrando l'unico valore negativo, mentre tutte le altre specie di Gasteropodi risultano selezionate.

Preda	Elettività
<i>P. lividus</i>	0,487
<i>A. lixula</i>	0,264
Columbellidae	0,947
Buccinidae	0,990
Trochidae	0,981
<i>H. trunculus</i>	0,856
<i>Cerithium</i> spp.	-0,754
<i>Patella</i> spp.	0,672

Tab. 4 – Indice di elettività di Ivlev per le prede di *C. tenuispina*.

Infine sono state analizzate le concentrazioni degli isotopi stabili del carbonio e dell'azoto delle prede di *C. tenuispina* oltre che dell'asteroideo stesso; i risultati, sotto forma di diagramma trofodinamico (Fig. 34) mostrano che il livello trofico dell'asteroideo è il più alto in assoluto con valori di $\delta^{15}\text{N}$ compresi tra $6,58 \pm 0,64$ e $7,28 \pm 0,63$ (media \pm d.s.).

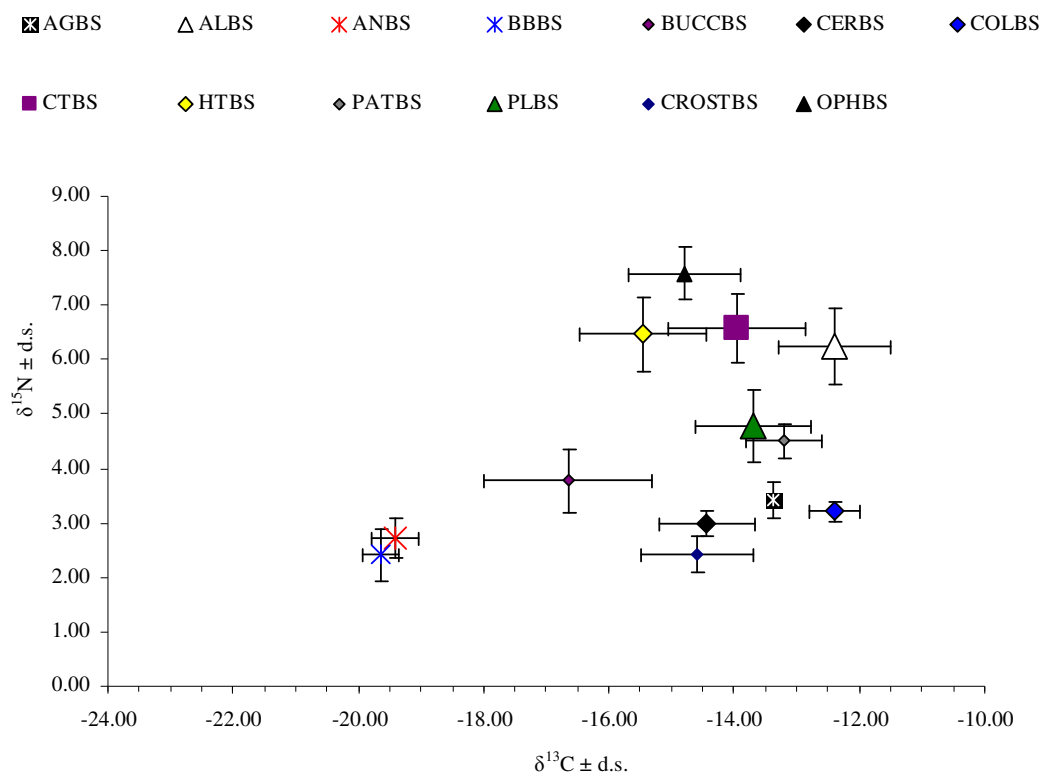


Fig. 34 – Diagramma trofodinamico della dieta di *C. tenuispina*. Segue legenda delle sigle (le ultime due lettere indicano lo stato *barren* (B) ed il versante meridionale (S):

- AG = Altri gasteropodi
- AL = *A. lixula*
- AN = *A. noae*
- BB = *B. barbata*
- BUCC = Buccinidae
- CER = *Cerithium* spp.
- COL = Columbellidae
- CT = *C. tenuispina*
- HT = *H. trunculus*
- PAT = *Patella* spp.
- PL = *P. lividus*
- CROST = Crostacei meso-erbivori
- OPH = *Ophioderma* spp.

Eccezion fatta per *H. trunculus*, tutte le prede prese in considerazione mostrano valori di azoto che posizionano le varie specie a livelli trofici inferiori con livelli di frazionamento compresi tra 2 e 4‰. I valori più bassi sono quelli dei bivalvi.

Il *mixing model* ottenuto considerando anche le prede potenziali e le relative gilde trofiche mette in evidenza che i *grazers* (sia *P. lividus* che *A. lixula*) contribuiscono per il 34% ($\pm 13\%$ d.s.) alla dieta; *Ophioderma* spp. ed i meso-erbivori (Altri gasteropodi, Columbellidae, *Cerithium* spp., *Patella* spp.) contribuiscono con percentuali rispettivamente del 24% ($\pm 9\%$) e

del 14% ($\pm 0.11\%$). Le altre componenti che risultano rilevanti nella dieta dell'asteroideo sono costituite dai necrofagi (*H. trunculus* e Buccinidae) con percentuali basse ($9\pm 2\%$).

4.3.4 *M. glacialis*

Distribuzione

M. glacialis risulta poco abbondante lungo i versanti nord-occidentali ed orientali dell'isola nei siti Sbarramento, P.ta di Megna, Acquario, Cala Madonna, Gorgo Salato, Faraglione (Fig. 35). Le densità più elevate sono state riscontrate lungo il versante meridionale nei siti Cala S. Paolo, P.ta dell'Arpa e Grotta della Pastizza.

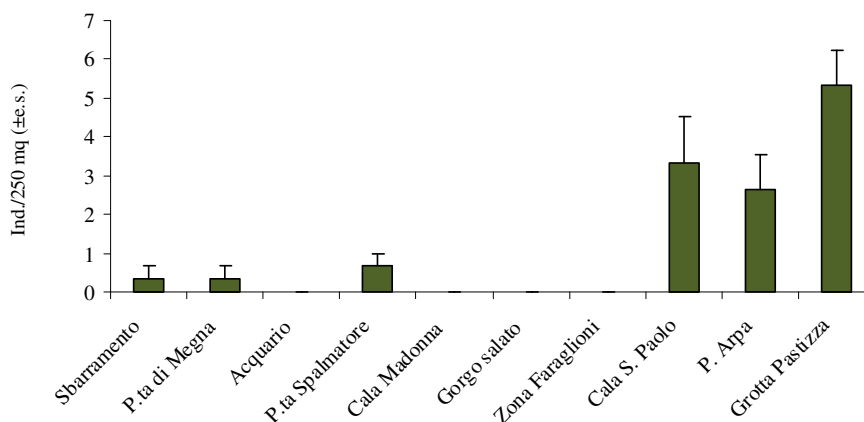


Fig. 35 – Densità di *M. glacialis* presso l'AMP Isola di Ustica.

La distribuzione in classi di taglia mette in evidenza la totale assenza di individui di piccola taglia (Fig. 36).

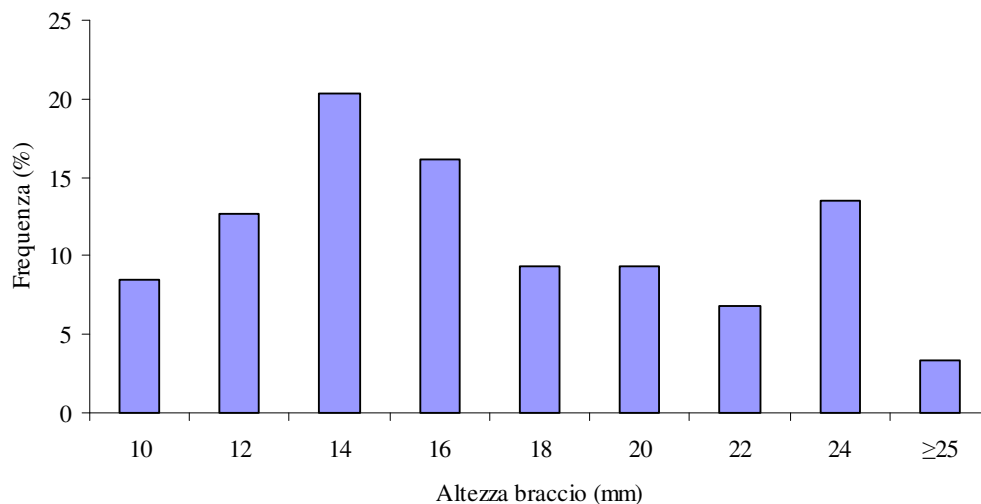


Fig. 36 – Classi di taglia di *M. glacialis*.

Sono stati censiti in totale 241 individui; il 44% di essi esibiva attività predatoria (Fig. 37), mentre il restante 66% si trovava fermo sul substrato o in movimento.

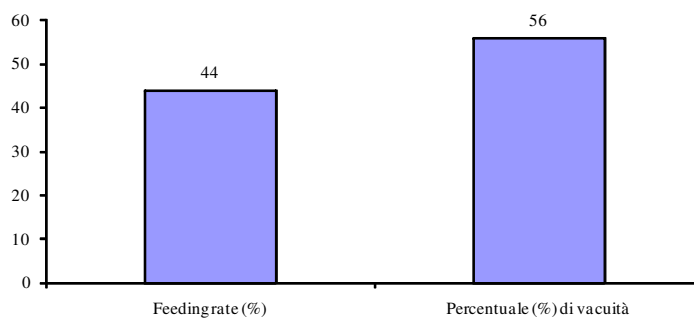


Fig. 37 – Frequenze percentuali di individui in attività predatoria.

Fattori ambientali

I risultati dei test marginali (Tab. 5) mostrano che la copertura percentuale di *barren* e la pendenza spiegano una significativa percentuale della variabilità dell'abbondanza di *M. glacialis*, con rispettivamente il 36,5% ($P = 0.0001$) ed il 26,3% ($P = 0.0005$) della variabilità spiegata. Il test marginale mostra inoltre un effetto della profondità sull'abbondanza della stella (11,5%; $P = 0.014$).

a) Test Marginale			
Variabile	SS (Trace)	Pseudo-F	Prop.
% <i>Barren</i>	53,01	29,86***	0,36
Pendenza del substrato (°)	38,18	18,53***	0,26
Complessità del substrato	3,85	1,41ns	2,65
Profondità	16,66	6,73*	0,11
Densità ricci	98,5	3,66ns	6,59

b) Test Condizionale						
Variabile	R ²	SS (trace)	Pseudo-F	Prop.	Cumul.	res. df
% <i>Barren</i>	0,36	53,01	29,86***	0,36	0,36	52
Pendenza del substrato (°)	0,52	23,82	17,73***	0,16	0,52	51
Complessità del substrato	0,56	5,55	4,4*	3,81	0,56	50
Profondità	0,57	0,46	0,36ns	3,16	0,57	49
Densità ricci	0,57	0,345	0,27ns	2,45	0,57	48

Tab. 5 - Risultati della regressione multipla ottenuti con DISTILM;

a) Test Marginale; b) Test Condizionale; * $p < 0,05$, *** $p < 0,001$, ns= non significativo

Il test condizionale su ognuna delle variabili ambientali indica che la copertura percentuale del *barren* è la variabile più importante per spiegare l'abbondanza di *M. glacialis* ($R^2 = 0.36$; $P = 0.0001$). Il test indica inoltre che la pendenza continua a spiegare una buona percentuale della variabilità considerata anche quando la copertura di *barren* è già inclusa nel modello ($R^2=0.16$; $P = 0.0001$). Insieme le due prime variabili predittive spiegano il 53% ($P = 0.0001$) della variabilità dell'abbondanza della stella. La successiva variabile incrementa il valore di R^2 solo del 3.82 % della variabilità spiegata dal modello e così di seguito per le altre variabili. Considerando tutte le variabili la percentuale totale di variabilità spiegata arriva al 57, 25 %, ma le ultime due variabili apportano solo una piccola percentuale alla variabilità spiegata non significativa per il modello ($P > 0.05$).

Gli *scatter plot* fra le prime tre variabili ambientali e l'abbondanza di *M. glacialis* mostrano che l'abbondanza aumenta con l'incremento sia della copertura percentuale di *barren* (coefficiente di Pearson, $r = 0,60$ - Fig. 38) che della pendenza ($r = 0,51$ - Fig. 39). La relazione fra la complessità e l'abbondanza della stella non risulta invece altrettanto chiara; sembra infatti che *M. glacialis* sia favorita dalla complessità ma solo fino a determinati valori superati i quali tale relazione si perde (Fig. 40).

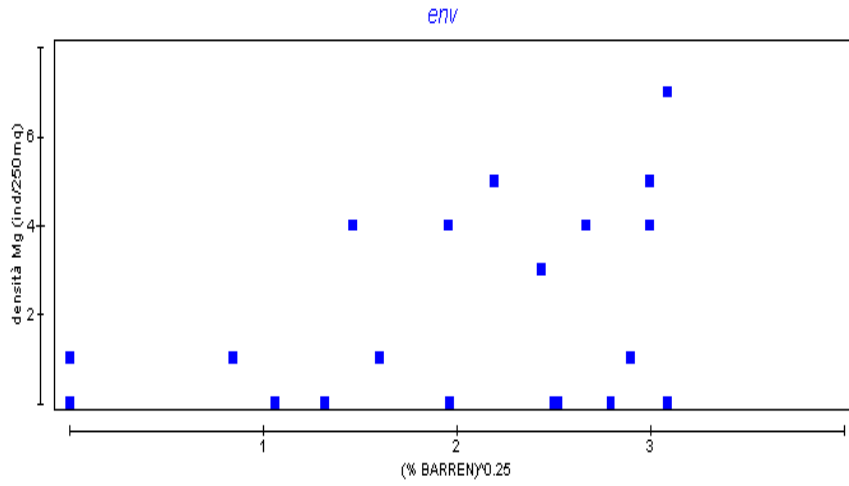


Fig. 38 - Scatter plot: abbondanza di *M. glacialis* / copertura % barren ($r = 0,60$)

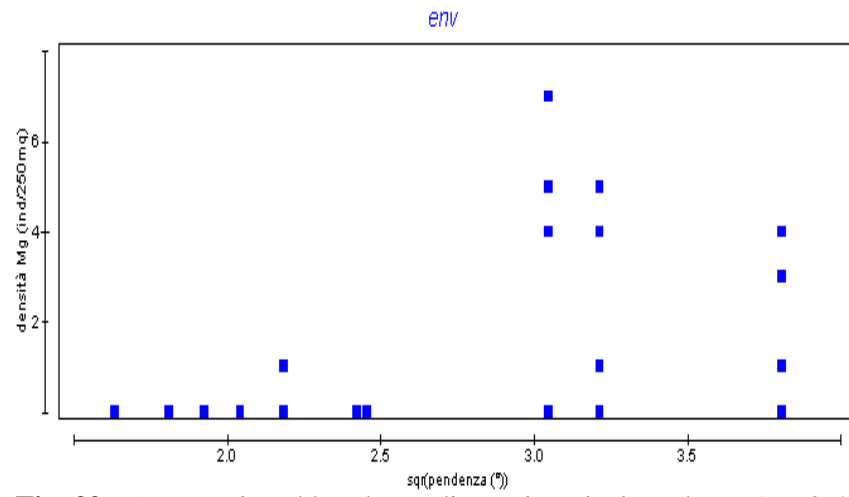


Fig. 39 - Scatter plot: abbondanza di *M. glacialis* / pendenza ($r = 0,51$)

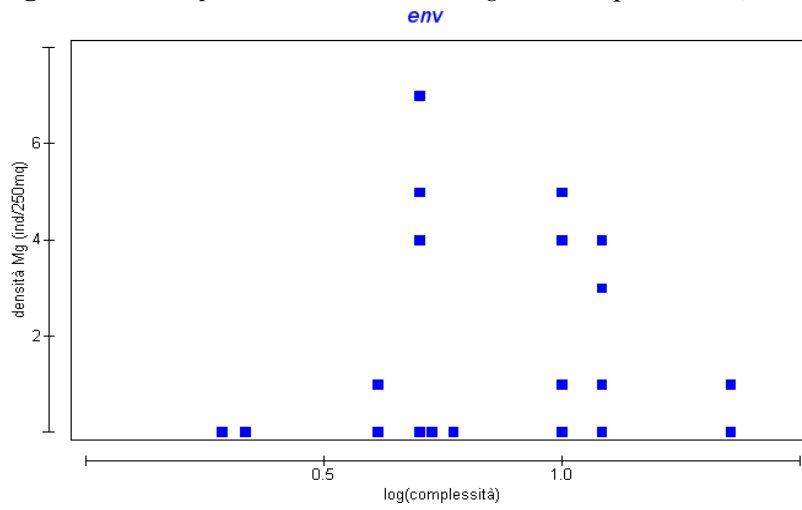


Fig. 40 - Scatter plot: abbondanza di *M. glacialis* / complessità ($r = 0,17$)

Dieta ed abitudini alimentari

In totale sono stati censiti 118 esemplari di *M. glacialis* in fase di alimentazione; la dieta è composta da alcune specie di molluschi gasteropodi (*H. trunculus*, *Patella* spp., *Cerithium* spp.), dai bivalvi *A. noae* e *B. barbata* e dagli echinoidi *P. lividus* e *A. lixula*.

Considerando la totalità dei dati ottenuti mediante i censimenti visivi delle stelle in fase di alimentazione, risulta che le specie maggiormente predate da *M. glacialis* sono i molluschi bivalvi, subito seguiti dai ricci *P. lividus* e *A. lixula* (Fig. 41).

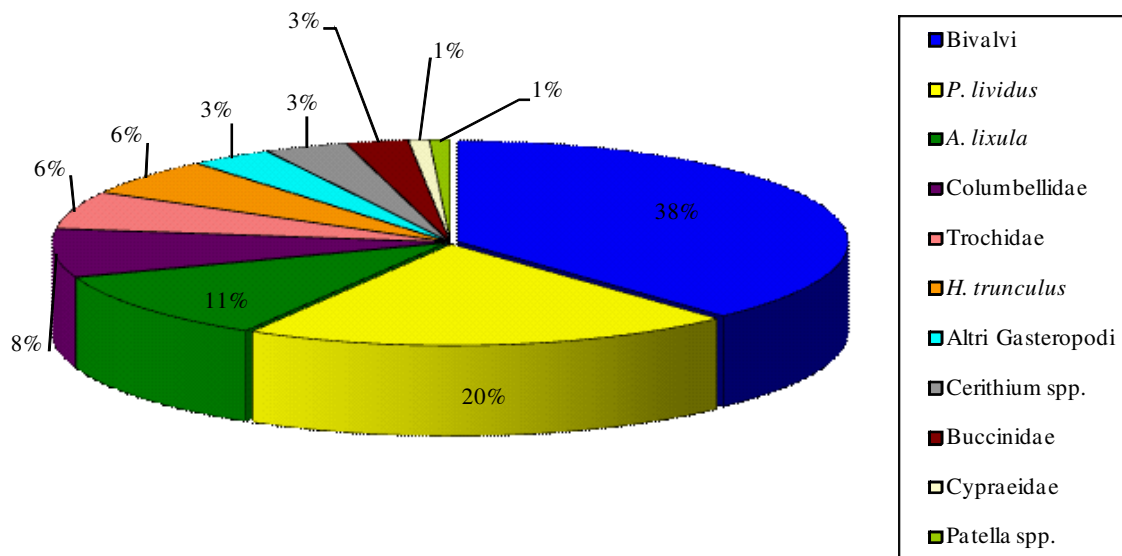


Fig. 41 – Frequenze relative (%) delle prede di *M. glacialis*.

È stata costruita una matrice di dati in cui sono state accorpate, sommandole, tutte le prede delle stelle marine di uguali dimensioni, suddivise in classi di taglia. In questa matrice non sono state considerate le taglie delle prede (Tab. 6).

L'analisi dei *cluster* ha evidenziato l'esistenza di una differenza nella dieta di *M. glacialis* in relazione alla taglia (Fig. 42). Si separano due *cluster* che includono le stelle di taglia inferiore o uguale a 18 mm (classe I, equivalente alla lunghezza totale $L_{tot} \leq 27$ cm) il primo e le stelle di taglia superiore a 18 mm il secondo (classe II, $L_{tot} > 27$ cm).

Analisi dei cluster per classi di taglia

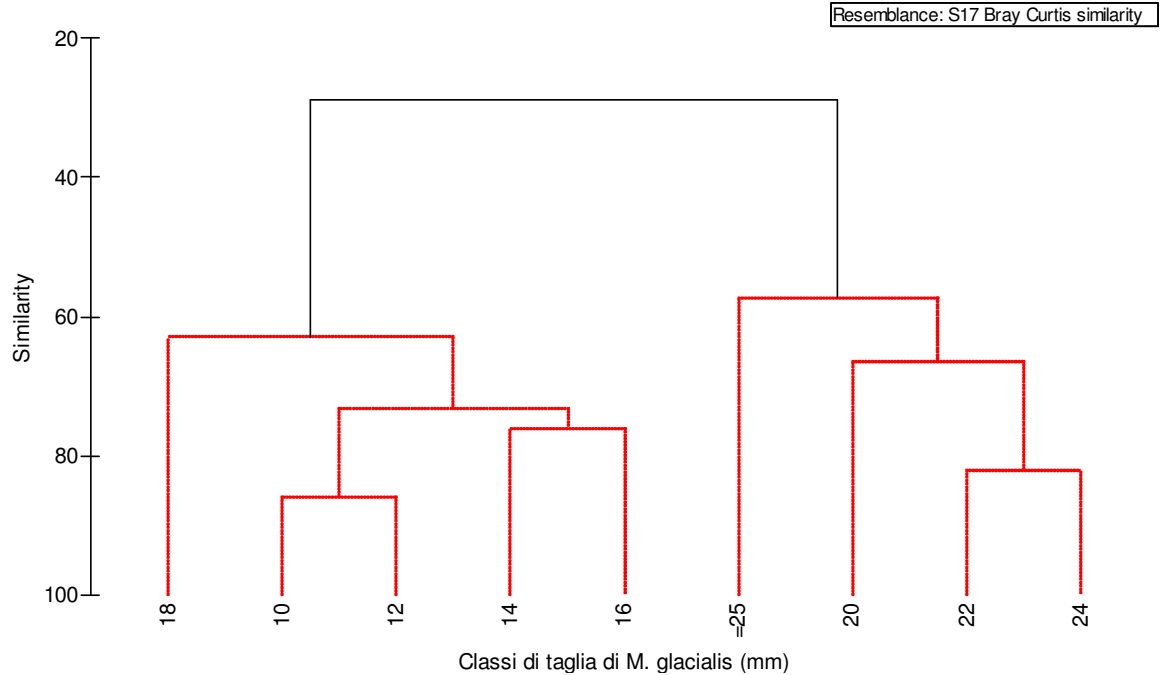


Fig. 42 - *Cluster analysis*. In orizzontale sono rappresentate le classi di taglia di *M. glacialis* raggruppate in funzione del grado di similitudine della dieta (asse verticale).

La separazione dei campioni in funzione della classe di taglia è evidente anche nell'analisi multidimensionale; la sovrapposizione dell'*n*MDS con la *cluster analysis* mostra una separazione delle classi di taglia ed un relativo raggruppamento delle due classi I e II con un indice di similarità del 55% (Fig. 43).

Tramite una rappresentazione vettoriale delle correlazioni tra le proporzioni delle prede e l'*n*MDS della dieta per classi di taglia (Fig. 44) emerge uno scenario in cui le specie *P. lividus* ed *A. lixula* risultano positivamente correlate verso il raggruppamento di campioni alla sinistra del grafico, cioè verso la classe di taglia II ($L_{tot} > 27$ cm); similmente quasi tutte le altre prede risultano positivamente correlate verso il raggruppamento di campioni alla destra del grafico, cioè verso la classe di taglia I ($L_{tot} \leq 27$ cm).

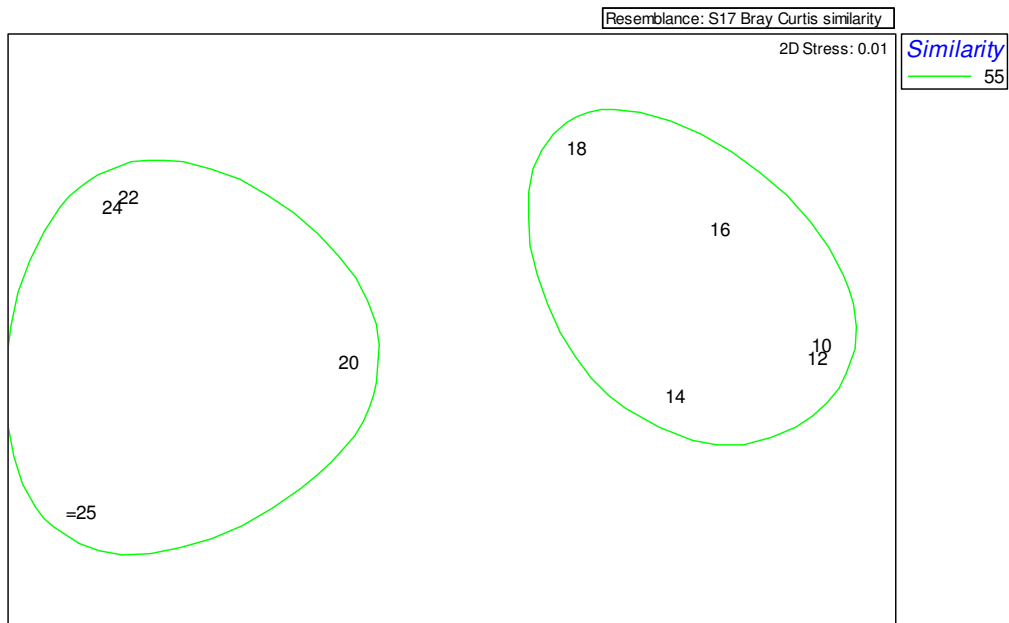


Fig. 43 – nMDS: sovrapposizione con *cluster analysis*.

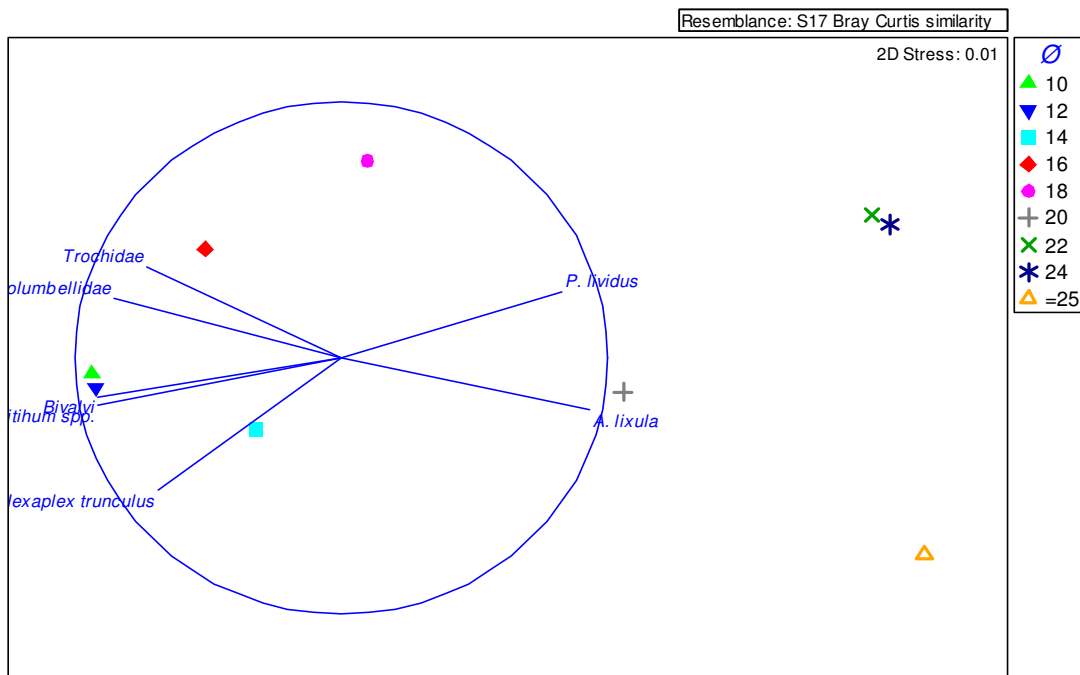


Fig. 44 – nMDS: sovrapposizione con *cluster analysis*.

Classi di taglia (mm)	Prede									
	Bivalvi	<i>A. lixula</i>	<i>P. lividus</i>	<i>Cerithium</i> spp.	<i>H. trunculus</i>	<i>Patella</i> spp.	Buccinidae	Trochidae	Columbellidae	Altri Gasteropodi
10	5	0	0	1	1	0	0	1	2	0
12	9	0	0	1	1	0	1	1	2	0
14	14	1	1	1	3	0	1	1	1	1
16	7	0	2	1	1	1	1	2	2	2
18	4	1	1	0	0	0	0	2	2	1
20	4	3	3	0	1	0	0	0	0	0
22	1	1	6	0	0	0	0	0	0	0
24	1	4	10	0	0	0	0	0	0	0
≥25	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0

Tab. 6 - Matrice di dati della dieta di *M. glacialis*.

In base ai risultati dell'analisi dei *cluster* e dell'*n*MDS è stata effettuata l'analisi multivariata (PERMANOVA). I risultati mostrano che esiste una differenza significativa tra le due classi di taglia ($P < 0.001$) e che invece non esistono differenze tra le stagioni in cui sono stati effettuati i campionamenti (Tab. 7). In virtù di questo risultato le analisi che seguiranno non terranno più conto del fattore stagione ma soltanto della taglia dividendo i dati in due blocchi, uno relativo alla dieta degli esemplari di classe I ($L_{tot} \leq 27$ cm) e uno relativo alla dieta degli esemplari di classe II ($L_{tot} > 27$ cm).

Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	Unique perms	P (MC)
Cl	1	5014.3	5014.3	19.316	0.0001	9962	0.0001
St	2	1158.8	579.4	2.232	0.0585	9966	0.0702
Cl x St	2	623.22	311.61	1.2004	0.351	9974	0.3516
Res	37	9604.9	259.59				
Total	42	17217					

Tab. 7 – Risultati della PERMANOVA.

La significatività delle differenze di dieta fra le classi di taglia indicano l'esistenza di una qualche influenza della taglia di *M. glacialis* sulle sue abitudini alimentari; mettendo, infatti, in relazione la taglia delle prede con quella dei loro predatori emerge una correlazione positiva ($R^2=0,49$; Fig. 45).

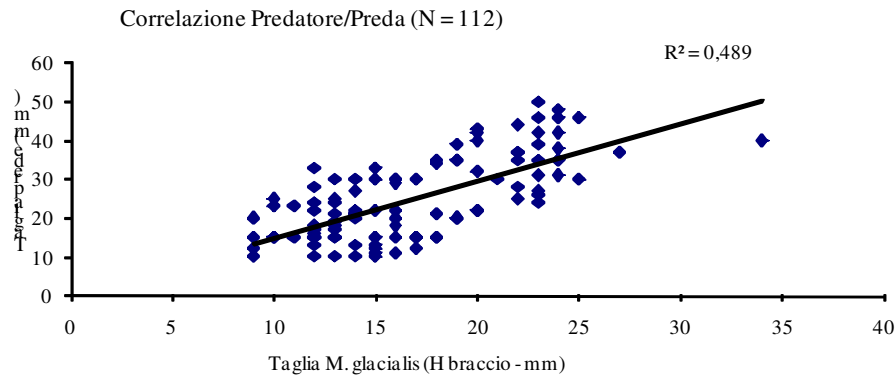


Fig. 45 - Correlazione taglia predatore/preda

La rappresentazione grafica tramite istogrammi di frequenza delle prede di *M. glacialis*, cambia molto suddividendo i dati in due set relativi agli individui di taglia I e II. Gli esemplari di classe di taglia I ($L_{tot} \leq 27$ cm) si nutrono quasi esclusivamente di bivalvi (Fig. 46) mentre gli esemplari appartenenti alla classe di taglia II ($L_{tot} > 27$ cm) hanno una dieta composta in larga misura da ricci, soprattutto *P. lividus* (Fig. 47).

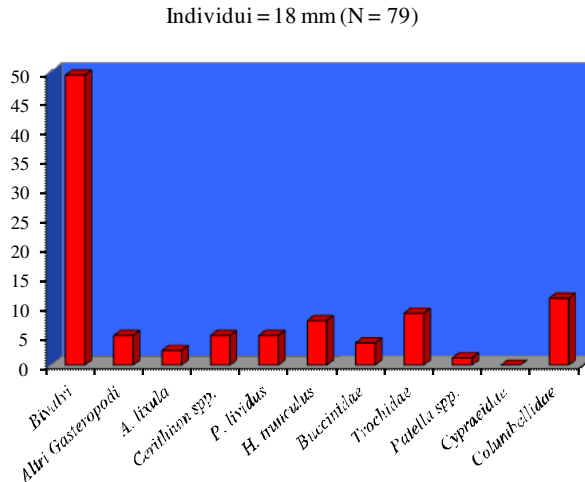


Fig. 46 – Frequenze relative (%) delle prede di *M. glacialis* (taglia I, $L_{tot} \leq 27$ cm).

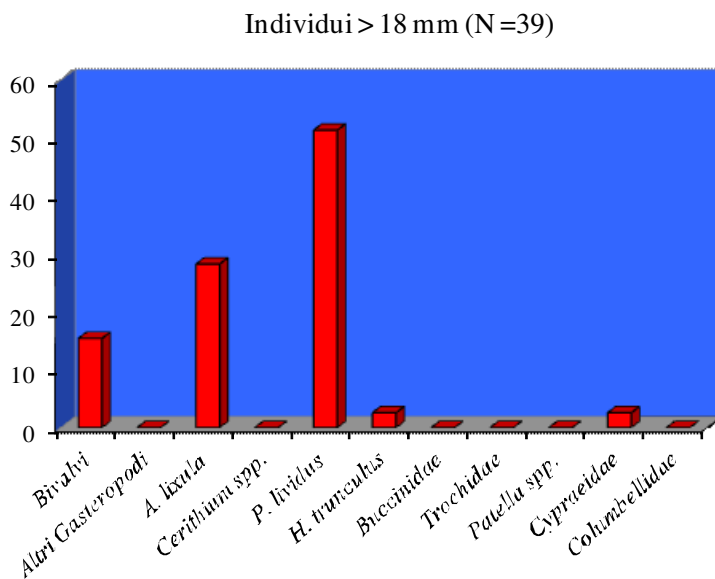


Fig. 47 – Frequenze relative (%) delle prede di *M. glacialis* (taglia II, $L_{tot} > 27$ cm).

L'indice di elettività calcolato sulla base di tutti i dati (Tab. 8) mostra una spiccata preferenza alimentare per i molluschi bivalvi; *P. lividus* e *A. lixula* presentano valori di elettività anch'essi alti, in particolar modo *P. lividus*, mentre i gasteropodi appartenenti al genere *Cerithium*, risultano evitati. Per quanto riguarda *H. trunculus* e *Patella* spp., i valori di elettività sono elevati per il primo e moderati per il secondo.

Preda	Elettività	Significato
<i>P. lividus</i>	0,74 ***	selezionata
<i>A. lixula</i>	0,23	selezionata
Bivalvi	0,98 ***	selezionata
<i>H. trunculus</i>	0,93 ***	selezionata
<i>Cerithium</i> spp.	-0,92	evitate
<i>Patella</i> spp.	0,20	selezionate

Tab. 8 - Indice di elettività di Ivlev.

L'indice di Ivlev calcolato per gli individui di classe di taglia I (Tab. 9) mostra dei valori di elettività più bassi per quanto riguarda gli echinoidi *P. lividus* e *A. lixula* mentre la preferenza per i bivalvi non subisce variazioni; in particolare *P. lividus* risulta poco selezionato e *A. lixula* evitato. *H. trunculus* e *Patella* spp. registrano un ulteriore aumento di elettività; il valore di elettività, infine, dei gasteropodi *Cerithium* spp. rimangono bassi indicando che le specie vengono evitate.

Preda	Elettività	Significato
<i>P. lividus</i>	0,25	selezionata
<i>A. lixula</i>	-0,46	evitata
Bivalvi	0,99	selezionata
<i>H. trunculus</i>	0,94	selezionata
<i>Cerithium</i> spp.	-0,87	evitata
<i>Patella</i> spp.	0,37	selezionata

Tab. 9 - Indice di elettività di Ivlev per gli individui di classe di taglia I, $L_{tot} \leq 27$ cm.

Per quanto riguarda il gruppo di individui di classe II (Tab. 10), gli indici di elettività di *P. lividus* e *A. lixula* mostrano un netto cambiamento di tendenza rispetto a quanto registrato per gli individui di classe I, raggiungendo valori elevatissimi seppur nuovamente più bassi di quelli dei bivalvi; la preferenza di *M. glacialis* per *H. trunculus* non mostra particolari differenze con quelle registrate negli altri casi mentre le specie *Patella* spp. e *Cerithium* spp. non sono state rinvenute tra le prede degli individui di classe di taglia II.

Preda	Elettività	Significato
<i>P. lividus</i>	0,89	selezionata
<i>A. lixula</i>	0,61	selezionata
Bivalvi	0,95	selezionata
<i>Hexaplex trunculus</i>	0,84	selezionata

Tab. 10 - Indice di elettività di Ivlev per gli individui di classe di taglia II, $L_{tot} > 27$ cm.

L'indice di Levin ha dato come risultato il valore 0,37, indicativo di una specie la cui dieta è prettamente specialista; tale risultato cambia in funzione delle classi di taglia: gli

individui, infatti, di taglia I mostrano un valore inferiore (0,29) indicativo di una dieta ancora più specialistica, mentre quelli appartenenti alla taglia II presentano un valore superiore (0,43).

La dieta di *M. glacialis* non risulta sovrapposta con quella di *C. tenuispina*, in quanto il valore dell'indice di Morisita (0.33) non risulta significativo.

Per quanto concerne i risultati ottenuti dall'analisi degli isotopi stabili, la maggior parte dei valori di frazionamento isotopico confermano quanto osservato in natura e dimostrato analiticamente. Le uniche differenze riscontrate riguardano i rapporti trofici esibiti da *M. glacialis* ed i bivalvi. I valori di $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ di *M. glacialis* sono indicativi di una posizione apicale nel *barren* rispetto a tutte le prede considerate. Soltanto *H. trunculus* mostra valori di azoto paragonabili a quelli dell'asteroideo. Per quanto riguarda le taglie di *M. glacialis*, emerge una netta differenza tra le posizioni trofiche occupate; la taglia I (Fig. 48; quadrato nero) è costituita, infatti, da valori medi ($\delta^{15}\text{N} = 5.32 \pm 0.35$) inferiori a quelli della taglia II ($\delta^{15}\text{N} = 6.54 \pm 1.23$; media \pm d.s.).

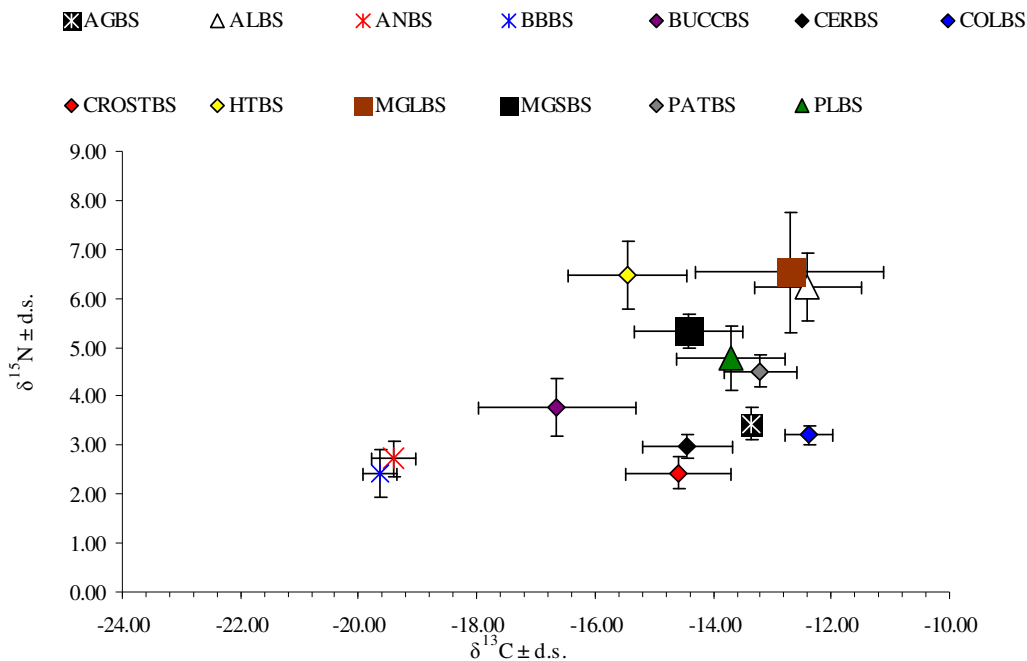


Fig. 48 – Diagramma trofodinamico della dieta di *M. glacialis*. Segue legenda delle sigle (le ultime due lettere indicano lo stato *barren* (B) ed il versante meridionale (S)):

- AG = Altri Gasteropodi
- AL = *A. lixula*
- AN = *A. noae*
- BB = *B. barbata*

- BUCC = Buccinidae
- CER = *Cerithium* spp.
- COL = Columbelloidae
- CROST = Crostacei
- HT = *H. trunculus*
- MGL = *M. glacialis* Large (ind. > 27 cm)
- MGS = *M. glacialis* Small (ind. ≤ 27 cm)
- PAT = *Patella* spp.
- PL = *P. lividus*

I valori di frazionamento isotopico delle prede di *M. glacialis* sono tutte a livelli trofici inferiori, sia per le prede preferenziali degli individui di taglia I (bivalvi e gasteropodi, rispettivamente in Fig. 48, asterischi e rombi), sia per quelle preferite dagli individui di taglia II (*P. lividus* e *A. lixula*, rispettivamente in Fig. 48, triangoli verde e bianco).

I *mixing models* sono stati anch'essi determinati rispettando la suddivisione di *M. glacialis* in due classi di taglia. Gli individui appartenenti alla taglia I ($L_{tot} \leq 27$ cm) sono caratterizzati da una dieta il cui contributo più elevato proviene dai crostacei ($26 \pm 14\%$) e dai gasteropodi meso-erbivori, ovvero Columbelloidae e *Patella* spp. ($21 \pm 14\%$); altri organismi contribuiscono con percentuali simili, ad esempio i ricci (*P. lividus* 15% ed *A. lixula* 9%), o inferiori come i necrofagi ovvero *H. trunculus* e Buccinidae ($11 \pm 9\%$). Un'altra fonte di cibo è costituita dai bivalvi *A. noae* e *B. barbata* che contribuiscono alla dieta con un valore dell' $11 \pm 5\%$.

Gli individui di taglia II ($L_{tot} > 27$ cm) sono, invece, caratterizzati da una dieta differente in cui i ricci contribuiscono in larghissima parte ($87\% \pm 4\%$). L'unica altre fonte alimentare è quella dei gasteropodi meso-erbivori ovvero Columbelloidae e *Patella* spp. ($8 \pm 4\%$); tutte le altre componenti trofiche prese in considerazione sono caratterizzate da valori trascurabili.

4.4 Discussione

Gli asteroidei possono essere considerati un gruppo di animali in grado di modificare la struttura della comunità in cui vivono e, proprio per questo motivo, gli studi volti alla comprensione del loro comportamento alimentare sono molto abbondanti in letteratura (Rochette *et al.* 1994; Sheibling e Lauzon-Guay, 2007). Dai risultati di questi studi emerge che le abitudini alimentari delle stelle marine sono molto varie. All'interno della classe Asteroidea, sono presenti specie sospensivore, detritivore, carnivore e onnivore. Tuttavia, la maggior parte delle specie appartenenti a questa classe sono carnivore e prediligono prede sessili o dotate di lenta motilità; talvolta, predano su altre stelle marine (Himmelman *et al.*, 2005). La maggior parte delle stelle marine sono predatori molto voraci. Molte specie hanno una bocca assai dilatabile che permette loro di inghiottire intere le prede, rappresentate da molluschi, crostacei, echinidi, etc., per poi rigettare le parti dure non digeribili. Alcune specie, come quelle appartenenti al genere *Asterias*, hanno la capacità di digerire esternamente le prede estroflettendo lo stomaco una volta che queste sono state saldamente afferrate e avvolte dalle braccia (Tortonese, 1965). I risultati di questa fase della ricerca mettono in evidenza che il popolamento bentonico dell'infralitorale superiore di Ustica è ricco di asteroidei.

O. ophidianus, *C. tenuispina*

O. ophidianus è una specie piuttosto comune, presente sia nel *barren* che negli habitat in cui crescono le macroalghe erette; *C. tenuispina* risulta meno abbondante e praticamente assente nelle macroalghe; *E. sepositus*, infine, risulta del tutto assente in entrambi gli stati del sistema. Quest'ultima specie in particolare risulta presente a profondità superiori ai 10 mt. Le densità misurate confermano le conoscenze di base sulla distribuzione di questi asteroidei (Tortonese, 1965; Riedl, 1991); l'assenza di *E. sepositus* può essere dovuta alla normale variabilità spaziale che caratterizza questa specie nel Mediterraneo (in Villamor e Becerro, 2010).

Per la specie *O. ophidianus*, non sono stati censiti individui di taglia piccola, ciò potrebbe essere dovuto al comportamento criptico di questa specie, oppure a movimenti verso strati profondi; individui di piccole dimensioni sono infatti, vulnerabili all'attacco di predatori come crostacei e pesci abbondanti nei primi metri di profondità.

Le prede di *O. ophidianus* sono costituite soprattutto da organismi incrostanti o ad accrescimento orizzontale. L'ipotesi secondo la quale la dieta di questa stella dipenda dall'habitat in cui essa si trova è stata soddisfatta; questa specie, infatti, si nutre di alghe incrostanti nel *barren*, mentre nello stato a macroalghe erette consuma perlopiù poriferi del

genere *Ircinia*. L'ampiezza di nicchia misurata per questa specie, tramite l'indice di Levin, ne denota caratteristiche di dieta generalista. Tuttavia il basso numero di prede (4, tra cui *Lithophyllum* spp. e *Ircinia* spp.) riscontrato per questa stella, sembra discordare con una dieta di tipo generalista. Questo potrebbe dipendere dal condizionamento delle frequenze percentuali di prede nel calcolo dell'indice; frequenze omogenee tra le varie prede producono infatti, un indice prossimo ad 1, cioè verso valori di dieta generalista. Similmente frequenze disomogenee conducono verso valori prossimi allo zero tipici di una dieta specialistica. Il caso di *O. ophidianus* è una via di mezzo; il basso numero di specie predate, infatti, viene influenzato dall'elevata percentuale di ognuna di esse nella dieta.

Le analisi isotopiche confermano parzialmente quanto osservato durante i censimenti. I valori di frazionamento isotopico dell'azoto non sono quelli standard accettati in letteratura (Peterson e Fry, 1987); ciononostante il predatore *O. ophidianus* risulta a livelli trofici superiori di quelli delle prede, mettendo in evidenza la propria posizione trofica rispetto alle fonti alimentari disponibili. I risultati dei *mixing models*, inoltre, non confermano del tutto quanto osservato in campo; i valori di $\delta^{13}\text{C}$ di alcune delle prede, poriferi e briozoi sono estremamente bassi e quindi sembrano non costituire una fonte di cibo per l'asteroideo. Altri gruppi di organismi, tra i quali molluschi e crostacei meso-erbivori potrebbero invece costituire una fonte alternativa di cibo. *O. ophidianus*, insieme a molte altre specie di asteroidei, viene anche ritenuta microfaga, nutrendosi di detriti di origine animale che sporadicamente l'asteroideo trova sul substrato (Tortonese, 1965); è, pertanto, plausibile che rientrino nella dieta organismi quali piccoli molluschi e crostacei presenti sotto forma di detrito. Bisogna sottolineare a tal proposito che durante i campionamenti non sempre è stato possibile identificare le prede; si è verificato, infatti, il ritrovamento di individui di *O. ophidianus* con lo stomaco estroflesso a dimostrazione dell'attività predatoria in corso, senza però poter identificare la relativa preda. È quindi plausibile che nei risultati dei censimenti visivi manchi una componente alimentare, evidenziata dall'analisi degli isotopi stabili.

La specie *C. tenuispina* è una specie piuttosto rara nell'infrafauna superiore rocciosa di Ustica; le densità seppur basse, mostrano una omogenea distribuzione in classi di taglia. Bisogna comunque dire che il colore e le dimensioni di questa stella unite al fatto che essa si trovi spesso all'interno di buche ed anfratti, ne può aver causato una sottostima delle reali abbondanze. Per quanto riguarda il comportamento alimentare, *C. tenuispina* si è dimostrata generalista, essendo la sua dieta costituita da molte specie di Gasteropodi, oltre che da ricci e resti di altri animali. Per tale specie inoltre, si è trovata una debole correlazione tra le taglie delle prede e quella dei relativi individui di *C. tenuispina* ($R^2 = 0,43$). Tale risultato è in

accordo con i risultati ottenuti dall'analisi dei *cluster* e dall'analisi multidimensionale, in cui non vengono messi in evidenza *pattern* di distribuzione in funzione della taglia degli individui.

Le analisi isotopiche confermano le osservazioni *in situ*; la posizione trofica di questa specie infatti si trova ai livelli più alti fra quelli analizzati (vedi Capitolo 3). Tale osservazione è in accordo con il fatto che il genere *Coscinasterias* può svolgere il ruolo di predatore apicale, nutrendosi di elevate quantità di mitili (in Temara *et al.*, 1999).

I valori di $\delta^{15}\text{N}$ sia nel *barren* che nelle macroalghe risultano superiori a quelli di quasi tutte le specie osservate; l'unica eccezione riguarda *H. trunculus*, il cui alto valore di $\delta^{15}\text{N}$ la posiziona agli stessi livelli trofici di *C. tenuispina*; la bassa frequenza di ritrovamento del Gasteropode tra le prede dell'asteroideo, è probabilmente conferma di fenomeni del tutto sporadici, costituendo *H. trunculus* una fonte alimentare poco assimilata da *C. tenuispina*. Il *mixing model*, infatti, attribuisce al gruppo trofico dei necrofagi (tra i quali *H. trunculus*) un contributo basso alla dieta dell'asteroideo (9%); i contributi più elevati, nonostante i dati registrati in campo, sembrano essere quelli dei ricci (34%) e dei gasteropodi meso-erbivori (14%). Il risultato del *mixing model* ha permesso anche di considerare prede potenziali le cui frequenze di ritrovamento in campo risultano pari a zero; se, infatti, è vero che non è mai stato osservato un individuo di *C. tenuispina* in attività predatoria nei confronti di un ofiuroido, è anche vero che tali specie contribuiscono alla dieta dell'asteroideo per il 24%.

In seguito ai campionamenti effettuati lungo il periplo dell'Isola di Ustica è possibile constatare che alcune specie di stelle marine sono del tutto assenti in determinati versanti dell'isola. Gli asteroidei sono diffusi in tutti i mari e alcune specie circumtropicali o circumpolari hanno una vastissima area di distribuzione (Tortonese, 1965).

La differente esposizione alle correnti ed ai moti ondosi potrebbe influenzare il processo di insediamento per le specie in esame come già riscontrato per molti altri organismi (Caley *et al.*, 1996). Bisogna comunque tenere in considerazione che lo studio effettuato si è svolto in un arco di tempo di tre mesi e che le popolazioni degli asteroidei oltre che avere un'elevata variabilità spaziale sono caratterizzati da un'elevata variabilità temporale interannuale (es. Guillou, 1996; Verling *et al.*, 2003). È probabile che la specie *C. tenuispina* sia caratterizzata da densità molto ridotte o da comportamenti estremamente criptici tali che i censimenti visivi effettuati diano risultati sottostimati.

I risultati della ricerca, inediti per le specie *C. tenuispina* ed *O. ophidianus* ne evidenziano l'importanza ecologica. nell'infralitorale superiore roccioso del Mediterraneo:

voraci predatori in grado di effettuare un controllo nei confronti delle proprie prede, sia che si tratti di ricci, sia che si tratti di alghe incrostanti.

M. glacialis

La significativa correlazione tra l'abbondanza di *M. glacialis* e la quantità di *barren* è uno dei motivi che può spiegare la diversa distribuzione della stella nell'Isola di Ustica. Le densità maggiori si registrano, infatti, lungo il versante meridionale ed in parte nord-occidentale, mentre risultano bassissime lungo il versante orientale caratterizzato dalla dominanza dello stato a macroalghe erette. È probabile che vi siano anche altri fattori che determinano l'instaurarsi di questa macroscopica differenza tra versanti come già descritto per le precedenti specie, tuttavia rimane il fatto che in corrispondenza di vaste aree di *barren* *M. glacialis* risulta più abbondante.

Le cause che determinano l'associazione della stella con il *barren* possono essere molte; una di queste potrebbe essere costituita dalla maggiore capacità delle stelle marine di aderire a un substrato formato da roccia nuda piuttosto che a un substrato interamente ricoperto da alghe erette. *M. glacialis*, infatti, presenta sulla superficie orale, allineati nei solchi ambulacrali, dei pedicelli mobili forniti di una ventosa all'estremità (Tortonese, 1965, Ruppert e Barnes, 1994). I pedicelli hanno una funzione locomotoria e permettono alla stella marina di aderire al substrato così come avviene per gli echinidi. Recentemente è stato dimostrato che i ricci di mare *P. lividus* e *A. lixula* sono in grado di aderire più tenacemente al *barren* che ad un fondale roccioso ricoperto da alghe erette (Gianguzza *et al.*, 2010). Non è quindi irragionevole supporre che anche *M. glacialis* aderisca meglio a un substrato liscio privo di vegetazione, ricavandone benefici quali una maggiore facilità di movimento e una superiore resistenza all'idrodinamismo, uno dei maggiori stress ambientali per gli organismi bentonici soprattutto a profondità poco elevate (Eckman, 1983; Naranjo *et al.*, 1996; Koehl, 1999; Siddon e Witman, 2006). Il *barren* inoltre è l'habitat dove sono più numerosi i ricci *A. lixula* e *P. lividus*, risultate prede importanti per la stella. È plausibile quindi una preferenza nella scelta dell'habitat da parte dell'asteroide dettata dalla possibilità di trovarvi un maggior numero di prede.

L'altro fattore importante che influenza la distribuzione spaziale di *M. glacialis* è la pendenza del substrato; una spiegazione potrebbe essere trovata nella maggiore facilità per le stelle marine, in corrispondenza di fondali che declinano velocemente, di spostarsi da una fascia batimetrica profonda a una superficiale e viceversa (Savy, 1987). Alcune specie di

asteroidei sono, infatti, in grado di compiere delle migrazioni sia orizzontali che verticali alla ricerca di particolari condizioni ambientali legate alla temperatura dell'acqua (Levin *et al.*, 1987) o alla disponibilità di cibo (Gallagher *et al.*, 2008). *M. glacialis* è una specie con un'ampia distribuzione batimetrica avvistata fino alla profondità di 180 m (Tortonese, 1965), di conseguenza non si può escludere la possibilità che gli esemplari appartenenti a questa specie siano in grado di compiere delle migrazioni batimetriche stagionali o dettate dall'opportunità di trovare habitat vantaggiosi da un punto di vista alimentare. Ad Ustica *M. glacialis* potrebbe essere attratta nell'infralitorale superiore dalla grande disponibilità di cibo rappresentato da molluschi bivalvi e da ricci di mare per poi recarsi nuovamente in profondità per altri motivi legati al ciclo vitale della specie. La stella potrebbe quindi preferire coste ripide a quelle a bassa pendenza per via del vantaggio di dover percorrere una distanza minore per spostarsi da una profondità a un'altra. La preferenza di *M. glacialis* per le coste scoscese potrebbe essere uno dei motivi per cui la stella marina è poco abbondante nell'area corrispondente alla zona A dell'AMP sebbene questa sia caratterizzata da un ampio pianoro costituito quasi esclusivamente da *barren* e quindi da alte densità di ricci. È ipotizzabile che la pendenza quasi nulla del substrato scoraggi la scelta di tale habitat da parte dell'asteroide.

M. glacialis viene considerato un predatore generalista in grado di nutrirsi di ricci di mare (Savy, 1987; Dance e Savy, 1987; Guidetti, 2004) ma con una spiccata preferenza per i molluschi (Ebling *et al.*, 1966; Kitching e Thain, 1983; Penney e Griffiths, 1984).

I risultati dello studio sulle abitudini alimentari hanno confermato che i molluschi sono delle prede importanti ma solo per le stelle di piccole dimensioni (taglia ≤ 27 cm); inoltre le percentuali di frequenza dei bivalvi nella dieta risultano inferiori a quelle misurate in altri sistemi e ciò può essere dovuto alla capacità dei bivalvi di sfuggire alla predazione quando vengono colonizzati da alcune specie di spugne (Corriero *et al.*, 1991).

Inoltre nell'infralitorale superiore di Ustica, le uniche due specie mediamente abbondanti di bivalvi sono costituiti da *A. noae* e *B. Bartata*, le cui taglie non raggiungono dimensioni considerevoli probabilmente a causa della qualità delle acque oligotrofiche circostanti l'isola (Riggio e Milazzo, 2004). È quindi ipotizzabile che i bivalvi non vengano preferiti da *M. glacialis* rispetto a prede più appetibili come per esempio i ricci.

I risultati della presente ricerca non confermano la caratteristica di predatore generalista, attribuendo piuttosto all'asteroide una dieta selettiva; gli adulti di *M. glacialis* preferiscono, infatti, nutrirsi essenzialmente di ricci. In particolare la specie maggiormente predata è *P. lividus*, preferita ad *A. lixula*. I motivi di tale preferenza, che trovano conferma in precedenti esperimenti (Vasserot, 1964), vanno probabilmente ricercati nel possibile maggior

ritorno energetico che la stella potrebbe ottenere dal consumo di *P. lividus* rispetto ad *A. lixula* derivante dalla facilità di cattura e manipolazione della prima specie (Guidetti e Mori, 2005) o dal suo più elevato contenuto energetico (Gianguzza *et al.*, 2010). Risultati paragonabili emergono dallo studio delle interazioni tra due specie di riccio appartenenti al genere *Strongylocentrotus* e l'asteroideo *P. heliantoides* (Moitza e Philips, 1979); la specie *S. franciscanus* utilizzando la lunghezza delle proprie spine come strategia di difesa viene predata con tassi inferiori rispetto a quelli dell'altra specie *S. purpuratus*, che invece utilizza come difesa le proprie pedicellarie velenose. La preferenza espressa da parte di *P. heliantoides* nei confronti di una delle due specie, dovuta alla facilità di cattura, può essere confrontata con la preferenza di *M. glacialis* nei confronti di *P. lividus* ad Ustica.

A supporto della preferenza di *M. glacialis* nei confronti dei ricci l'indice di elettività mostra una chiara selezione delle due specie di riccio nel caso di individui di grandi dimensioni (taglia II, $L_{tot} > 27$ cm). Questo predatore non deve inoltre competere con altre specie per le proprie risorse in quanto non è stata riscontrata una significativa sovrapposizione di nicchia con la specie *C. tenuispina*.

Un'ulteriore conferma sulle abitudini alimentari dell'asteroideo proviene dai risultati dell'analisi degli isotopi stabili del carbonio e dell'azoto; gli individui di grandi dimensioni, la cui lunghezza totale supera i 27 cm, sono costituiti da una dieta in cui i ricci contribuiscono all'87% rispetto alle altre fonti anche potenziali di cibo. La specie *P. lividus*, diversamente da quanto osservato in campo, sembra anche costituire una componente importante della dieta degli individui di *M. glacialis* di piccola taglia ($L_{tot} \leq 27$ cm). È ipotizzabile che l'asteroideo di piccole dimensioni riesca a predare i ricci di piccola taglia; nella presente tesi di dottorato non sono state formulate ipotesi sulla selezione delle taglie delle prede, ma costituiscono interessanti spunti per sviluppi futuri.

Nell'AMP di Ustica *M. glacialis* esibiva attività predatoria nel 44% dei casi in cui è stata censita, con percentuali superiori rispetto a quelle misurate in altri studi; Frid, infatti, in uno studio condotto in Irlanda nel 1992 afferma che meno del 20% degli individui censiti nell'arco di un anno esibiva attività predatoria; nello stesso studio viene inoltre messa in evidenza la dieta di *M. glacialis* in funzione della taglia; individui di piccola taglia (< 5 cm) si nutrono di piccoli gasteropodi, alghe e *turf*, mentre quelli più grandi si nutrono di bivalvi e resti di animali morti. Risultati simili sono stati ottenuti anche tramite esperimenti manipolativi (Kitching e Thain, 1983). Ad Ustica lo scenario cambia completamente poiché oltre all'elevata percentuale di individui in attività predatoria, la dieta risulta costituita

soprattutto dai ricci e il dato trova conferma anche nell'analisi degli isotopi stabili, in base alla quale i ricci contribuiscono con percentuali molto elevate (ca. 80%) alla dieta del predatore.

Grandi individui di *M. glacialis* svolgono, nei *barrens* di Ustica il ruolo di predatori in una catena trofica in cui le prede preferite, i ricci, si posizionano a livelli trofici inferiori. I risultati di questa ricerca indicano che *M. glacialis*, come già in parte dimostrato (Bonaviri *et al.* 2009) potrebbe svolgere un ruolo chiave nella strutturazione della comunità bentonica dell'Isola di Ustica. Negli ultimi anni, dopo un'iniziale esplosione demografica, si è registrata una progressiva diminuzione delle densità delle popolazioni di *P. lividus* e *A. lixula* (Fig. 49). Questa diminuzione è avvenuta simultaneamente alla regressione del *barren* (Agnetta 2010).

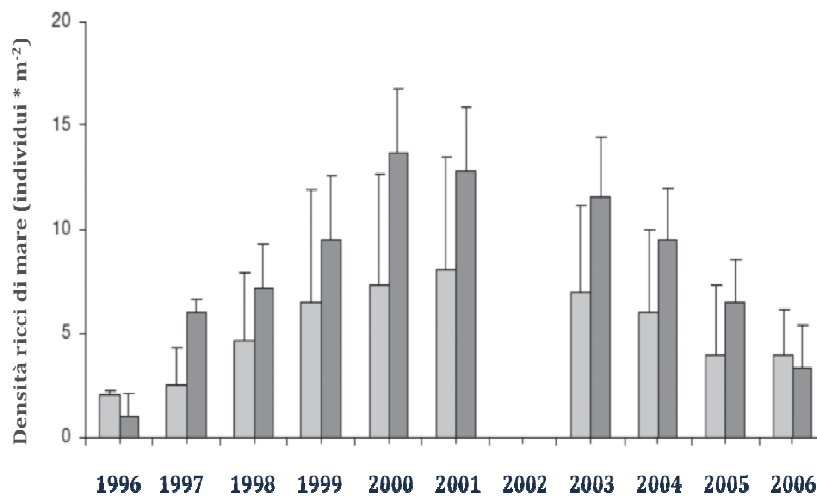


Fig. 49 - Densità dei ricci registrate nella zona A dell'AMP "Isola di Ustica"; le barre chiare si riferiscono a *P. lividus*, le barre scure ad *A. lixula* (in Bonaviri *et al.* 2009).

La diminuzione delle densità di *P. lividus* e *A. lixula* potrebbe essere attribuibile ad un aumento del numero dei loro predatori. In Mediterraneo i principali predatori dei ricci di mare sono considerati gli sparidi *D. sargus* e *D. vulgaris* di grandi dimensioni (Sala e Zabala, 1996; Guidetti, 2004; Guidetti, 2006). L'aumento del loro numero è stato più volte indicato come il principale fattore in grado di determinare la diminuzione della biomassa dei ricci di mare (Sala e Zabala, 1996; Guidetti, 2006; Guidetti e Sala, 2007) con il conseguente passaggio del sistema da uno stato caratterizzato dalla presenza del *barren* ad uno stato dominato da alghe erette (Guidetti, 2006). Tuttavia la bassa densità dei saraghi del genere *Diplodus* a Ustica (La Mesa e Vacchi, 1999; Bonaviri *et al.*, 2009) lascia supporre che le cause scatenanti la diminuzione del numero di ricci siano differenti.

Una delle possibili cause potrebbe essere l'aumento della mortalità causata dalla predazione da parte di *M. glacialis* la cui densità risulta più elevata nel *barren*. Nell'ambito di questa ricerca è stato dimostrato che i ricci di mare sono le prede principali degli esemplari

adulti di *M. glacialis* ed inoltre che la stella predilige il *barren* che è caratterizzato da un'elevata densità di ricci. È lecito supporre che *M. glacialis* possa agire da specie chiave nella comunità bentonica dell'infralitorale di Ustica limitando la crescita delle densità degli echinoidi, permettendo di conseguenza la ricolonizzazione dei substrati rocciosi da parte delle macroalghe erette.

Capitolo 5 – Velocità di fuga di *P. lividus* ed *A. lixula* in due stati stabili alternativi: prove indirette di processi facilitativi.

5.1 Introduzione

5.1.1 Reazioni di fuga ed interazioni ecologiche

Ogni individuo, per espletare le proprie funzioni vitali interagisce con l'ambiente e con gli altri organismi presenti. L'interazione avviene quando gli individui entrano in contatto diretto o indiretto tra di loro (Giangrande e Gravina, 2000). Le interazioni, sia tra individui della stessa specie che appartenenti a specie diverse, possono essere di tipo diretto o indiretto e possono determinare effetti positivi o negativi (in Bruno *et al.*, 2003), a seconda che influenzino la fitness degli individui o che determinino un cambiamento delle densità.

Ad esempio, nelle interazioni preda-predatore svolgono un ruolo importante i fattori in grado di modificare l'effetto dell'interazione; tra questi fattori vi sono le strategie di difesa messe in atto dalle prede (Guidetti e Mori, 2005). La velocità di fuga è uno dei fattori in grado di influenzare le interazioni tra specie. Ad esempio il riccio *S. droebachiensis* è in grado di mettere in atto reazioni di fuga immediate in presenza di segnali chimici provenienti da predatori, quali pesci e crostacei (Hagen *et al.*, 2002). *S. droebachiensis* adotta la stessa reazione se minacciato da un altro predatore, l'asteroideo *M. glacialis*. In particolare grazie all'immediata reazione di fuga riesce a sfuggire all'attacco di *M. glacialis*, mentre altre specie, ad esempio *Psammechinus miliaris* (Gmelin, 1778), utilizzano diverse strategie quali la velenosità delle proprie pedicellarie (Jensen, 1966). La specie affine *S. purpuratus*, secondo Rosenthal e Chess (1972) utilizza un sistema di fuga in cui oltre alla velocità sfrutta anche'esso le proprie pedicellarie velenose.

La specie *A. lixula*, insieme a *P. lividus*, costituisce uno dei principali grazers dell'infralitorale superiore del Mediterraneo, nonché una delle due principali prede di *M. glacialis*; questo echinide, sprovvisto di pedicellarie velenose, invece della reazione di fuga sembra adottare diverse strategie di difesa sfruttando la lunghezza e la robustezza delle proprie spine (Vasserot, 1964).

Ulteriori fattori possono entrare in gioco influenzando le modalità di fuga delle prede; ad esempio la complessità del substrato influenza la reazione di fuga di *Ophiopholis aculeata* (Linnaeus, 1767) dai predatori *Asterias vulgaris* (L.) e *S. droebachiensis* (Drolet *et al.*, 2004).

Ritornando alla problematica delle interazioni tra specie, queste possono essere suddivise in dirette ed indirette. Le interazioni dirette si hanno quando gli organismi entrano fisicamente in contatto tra loro (Giangrande e Gravina, 2002), mentre le interazioni indirette sono generalmente definite come effetti di un'interazione tra due specie nei confronti di una terza specie (Strauss, 1991).

Rientrano nelle interazioni indirette le “*interaction chains*” o catene di interazioni e le “*interaction modification*” o cambiamenti di interazioni (Wootton 1993). Le prime sono costituite da effetti indiretti dovuti all'interazione di due specie: la prima altera direttamente l'abbondanza della seconda, che a sua volta influenza una terza specie. Le *interaction modifications* si hanno, invece, quando il cambiamento della densità di una specie altera la natura di un'interazione tra altre due specie (Wootton 1993); un predatore può, per esempio, causare un comportamento nella propria preda, tale da renderla più disponibile ad un altro predatore (Dayton, 1973) oppure una specie può alterare l'ambiente fisico nel quale un predatore cerca la propria preda, alterando l'efficienza del foraggiamento del predatore (Wootton 1992).

Fanno parte delle interazioni indirette anche le BMII (*behaviorally mediated indirect interactions*), interazioni indirette mediate dal comportamento. Queste, si verificano quando una specie (iniziatrice) causa una variazione nel comportamento di una seconda specie (trasmettitrice) e ciò determina, a sua volta, un effetto su una terza specie (ricevitrice) (Dill *et al.*, 2003). Le BMII possono originare effetti positivi o negativi sulla specie ricevitrice. Un esempio è costituito dalle interazioni che si instaurano nell'infra-litorale roccioso della California in cui i ricci appartenenti alla specie *S. purpuratus* per sfuggire alla stella marina *P. heliantoides*, si arrampicano l'uno sull'altro (Dayton, 1973); nel farlo spesso cadono nelle pozze sopralitorali diventando prede degli anemoni *Anthopleura* spp. (Duchassaing de Fombressin e Michelotti, 1860).

Dill e colleghi (2003) descrivono, invece, un esempio di interazione in cui la specie ricevente subisce effetti negativi: quando l'elevata abbondanza di dugonghi, serpenti e tartarughe marine attrae gli squali nelle acque basse, in risposta i tursiopi si allontanano spostandosi in acque più profonde; qui le proprie prede, ma anche gli squali, sono meno abbondanti, diminuiscono quindi le fonti di cibo dei tursiopi ed aumenta la loro sicurezza. Il dugongo quindi determina un effetto negativo sui tursiopi (Dill *et al.*, 2003).

Le interazioni facilitative sono interazioni positive nelle quali almeno una delle specie coinvolte trae beneficio e nessuna delle specie subisce un danno (Bruno *et al.*, 2003). Il termine facilitazione lo si deve probabilmente al primo autore che, seppur utilizzando termini diversi, descrisse una interazione facilitativa in cui una preda diventa disponibile nei confronti di un predatore in seguito alla interazione con un altro predatore (Charnov *et al.*, 1976).

Un esempio di facilitazione tra organismi animali è quello descritto da De Goeij (2000) tra un mollusco bivalve, un pesce piatto ed alcuni uccelli predatori del bivalve. Il bivalve vive infossato nel sedimento rifugiandosi dai predatori quali granchi e uccelli; spesso i pesci piatti o i granchi mangiano i sifoni del bivalve costringendolo a stare più in superficie, rendendolo così disponibile agli uccelli. Similmente altre specie di uccelli acquatici sono in grado di facilitare specie di pesci di acqua dolce nella cattura delle proprie prede comuni (Steinmetz *et al.*, 2008).

Un concetto simile è quello degli effetti multipli da parte di più predatori nei confronti di una stessa specie che viene predata (*'multiple predator effects'*, in Sith *et al.*, 1998). Un esempio è quello tra una specie di ostrica e due dei suoi predatori, un muricide ed un granchio; Fodrie e colleghi (2008) hanno dimostrato che in presenza di entrambi i predatori, si ha un aumento del tasso di predazione sulle ostriche.

Nell'AMP di Ustica è stato osservato un comportamento da parte di un labride che sembra rientrare in questo genere di interazioni; è stato possibile osservare un comportamento da parte della donzella pavonina *Thalassoma pavo* (Linnaeus, 1758) in base al quale si ha un'interazione con organismi appartenenti a tre specie diverse (Badalamenti, 2003): la stella marina *M. glacialis* ed i ricci *P. lividus* e *A. lixula*. *M. glacialis* è un predatore di ricci (risultati della presente ricerca, Capitolo 5) e durante gli attacchi determina una risposta di fuga nei ricci (Scianna *et al.*, 2008). I due echinidi mostrano come strategia di difesa, nei confronti di questo asteroide, una reazione di fuga, già osservata nel gasteropode *Buccinum undatum* (L.) (Mackie *et al.*, 1968) e nel bivalve *Pecten maximum* (L.) (Thomas e Gruffydd, 1971). Nei ricci le appendici coinvolte nel movimento sono i pedicelli ambulacrali e gli aculei (Santos e Flammang, 2005). Il numero, la posizione, le proprietà morfologiche e meccaniche di tali appendici possono influenzare le attività legate al substrato di tali animali bentonici. In particolare, il maggior numero e la minore lunghezza degli aculei (Guidetti e Mori, 2005) e la maggiore estensibilità e rigidità dei pedicelli ambulacrali di *P. lividus* (Santos e Flammang, 2005), renderebbero tale specie più agile rispetto ad *A. lixula* soprattutto su substrati complessi in cui sono presenti le macroalghe erette (Maggiore *et al.*, 1987).

Nell'interazione osservata ad Ustica, in seguito all'estroffessione dei pedicelli ambulacrali, *T. pavo* si avvicina al riccio inseguito e ne becca i pedicelli ambulacrali, nutrendosene (Fig. 1). L'analisi dei contenuti stomacali del labride mette anche in evidenza che i pedicelli ambulacrali dei ricci sono caratterizzati da frequenze non trascurabili, a volte di poco inferiori al 20% (Badalamenti, comunicazione personale).

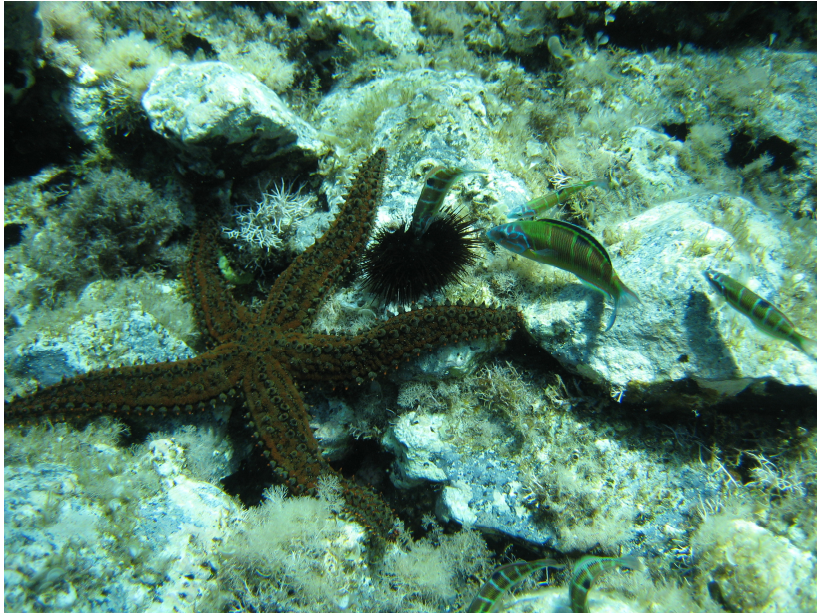


Fig. 1 – Interazione ecologica tra *T. pavo*, *M. glacialis* e *P. lividus*.

T. pavo è stato osservato in attività predatoria anche quando attacca i nidi di *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758). Il maschio di *C. chromis* riesce a difendere il nido solo se il numero di labridi è basso; la presenza dei subacquei determina la formazione di grandi banchi di *Thalassoma* che essendo in numero elevato, attaccano con successo i nidi di *C. cromis* (Milazzo *et al.*, 2006).

5.1.2 Obiettivi

L'interazione osservata ad Ustica potrebbe essere un meccanismo di facilitazione tra il predatore *M. glacialis*, la cui alimentazione nel caso degli adulti è costituita in prevalenza da ricci (50% da *P. lividus* 30% da *A. lixula*), ed il labride *T. pavo*, che occasionalmente consuma i pedicelli ambulacrali delle stesse specie. Entrambi gli echinoidi sono specie la cui attività di *pascolo* è in grado di influenzare la comunità bentonica, causando la formazione del *barren*, stato stabile alternativo alle macroalghe erette (Capitolo 2).

Quest'ultima fase della ricerca ha come obiettivo la descrizione dell'interazione ecologica tra gli echinodermi *M. glacialis*, *P. lividus*, *A. lixula* e il labride *T. pavo* nei due stati

stabili presenti nell'infralitorale superiore roccioso di Ustica. Per verificare l'influenza di *T. pavo* nell'attività predatoria dell'asteroideo verranno misurate le velocità di attacco del predatore e quelle di fuga delle due specie di riccio. La velocità di fuga dei ricci dipende anche dal numero di pedicelli ambulacrali (Santos e Flammang, 2007): è ipotizzabile che l'asportazione dei pedicelli ambulacrali determini una diminuzione della velocità di fuga dei due echinoidi. Pertanto, gli obiettivi della ricerca sono:

- Calcolare la velocità di attacco di *M. glacialis* e di fuga di *P. lividus* e *A. lixula* nei due principali habitat dell'infralitorale superiore dell'Isola di Ustica: *barren* e macroalghe erette.
- Calcolare la velocità di fuga delle due specie di riccio dopo la rimozione del 70% e del 50% dei pedicelli ambulacrali.

5.2 Materiali e metodi

5.2.1 Ipotesi di studio e disegno sperimentale

Le ipotesi di studio che verranno verificate riguardano la velocità di fuga delle due specie di riccio e la velocità di attacco di *M. glacialis*, in particolare si verificherà se:

- esistono differenze significative tra le velocità di fuga nelle due specie di riccio quando viene asportata loro una certa percentuale di pedicelli ambulacrali;
- esistono differenze significative tra le velocità delle due specie di echinodermi nei due stati del sistema (*barren* e macroalghe erette);
- la stella è comunque più veloce delle sue prede

L'esperimento che è stato condotto per verificare le ipotesi ha incluso una fase di laboratorio dove sono stati rimossi i pedicelli ambulacrali ed una *in situ* nella quale sono state misurate le velocità delle specie. Le variabili predittive dell'esperimento sono costituite dall'insieme dei trattamenti effettuati sui ricci, dal tipo di habitat (stato) in cui sono state misurate le velocità e dai siti dove è stato condotto l'esperimento:

- Specie (fattore fisso e ortogonale, Sp) con 8 livelli (*M. glacialis*, *P. lividus*, *A. lixula*, *P. lividus* con il 50% in meno di pedicelli, *A. lixula* con il 50% in meno di pedicelli, *P. lividus* con il 70% in meno di pedicelli; controlli della manipolazione per le due specie);
- Stato (fattore fisso e ortogonale, St) con 2 livelli (macroalghe erette e *barren*);
- Sito (fattore random e nested in stato, Si) con 2 livelli (sito 1 e 2).

La variabile di risposta dell'esperimento è la velocità delle specie misurata in cm/s.

5.2.2 Tecniche adottate e analisi dei dati.

Sono state misurate e confrontate le velocità di attacco di *M. glacialis* e di fuga in *P. lividus* e *A. lixula*. Successivamente sono state misurate le velocità di fuga di *P. lividus* dopo l'asportazione del 50% e del 70% dei pedicelli dalla superficie orale (di seguito indicati dalle sigle PL-50% e PL-70%) e la velocità di fuga di *A. lixula* dopo l'asportazione del 50% dei pedicelli della superficie orale (AL -50%); le velocità sono state confrontate con le velocità precedentemente misurate senza menomazione (PL e AL). Per essere certi che la variazione della velocità di fuga negli organismi manipolati non fosse dovuta allo stress della raccolta,

del trasporto e del confinamento, è stata misurata la velocità di fuga di *P. lividus* e *A. lixula* dopo averli mantenuti 24 ore in stabulazione in acquario (PL + LAB e AL + LAB).

Gli esperimenti sono stati condotti nei due stati dell'infralitorale superiore dell'Isola di Ustica: *barren* (B) e macroalghe erette (MAE). L'esperimento, effettuato in immersione con l'utilizzo di attrezzatura A.R.A. alla profondità di 2-6 m., è stato condotto nel seguente modo: lo studio della velocità di attacco di *M. glacialis* nei due stati è stato effettuato senza mai manipolare la stella e quindi avvicinandovi un individuo di *P. lividus*. La velocità di attacco è stata registrata per 60 secondi a partire dal primo movimento del disco centrale. Al termine veniva misurata la distanza percorsa ponendo lungo il tragitto effettuato dall'asteroideo una rullina metrica facendo attenzione a seguire la rugosità del substrato, in maniera tale da avere una misurazione molto accurata. Per i trattamenti sono stati utilizzati soltanto individui di *M. glacialis* grandi, aventi la taglia (lunghezza totale dell'individuo) maggiore di 27 cm; la taglia è stata scelta sulla base della dieta della stella e della selezione delle sue prede (Capitolo 4).

La velocità di fuga di *P. lividus* e *A. lixula* è stata registrata sia sul *barren* che sulle macroalghe erette per 60 secondi a partire dal primo movimento del riccio. La reazione di fuga è stata indotta avvicinando un individuo di *M. glacialis* al riccio; è stato utilizzato un individuo diverso ogni tre misure di velocità e per ogni misura di velocità un riccio diverso. Al termine dei 60 secondi è stata misurata la distanza percorsa dal riccio. Le taglie dei ricci sono state sempre mantenute costanti.

Negli esperimenti di misura della velocità di fuga di *P. lividus* e *A. lixula* sono stati allontanati tutti gli individui di *T. pavo* che si avvicinavano per evitare che con le beccate determinassero l'asportazione di pedicelli ambulacrali.

Nella seconda parte dell'esperimento è stata effettuata la rimozione dei pedicelli nelle due specie di echinoidi; una volta trasportati in laboratorio né è stata stimata la quantità di pedicelli della superficie orale mediante le seguenti equazioni (Santos e Flammang, 2007):

$$(1) \quad A. lixula \quad TF = 4.9 \times TD + 35.95$$

$$(2) \quad P. lividus \quad TF = 6.06 \times TD + 78.70$$

dove:

TF = numero totale dei pedicelli ambulacrali

TD = diametro totale della teca

Successivamente è stato rimosso il 50% dei pedicelli dalla superficie orale in entrambe le specie di riccio ed il 70% solo in *P. lividus*.

La rimozione per *P. lividus* è stata effettuata ponendo ogni individuo in un contenitore di vetro contenente acqua di mare; quando l'individuo aderiva saldamente alle pareti del

contenitore veniva staccato repentinamente al fine di rimuovere il maggior numero di pedicelli, che sono poi stati contati sulla superficie in cui il riccio era adeso. Quest'ultima azione è stata ripetuta fino alla rimozione del 50% e successivamente del 70% dei pedicelli.

Nel caso di *A. lixula* la rimozione dei pedicelli è stata effettuata ponendo ogni individuo in un contenitore in vetro contenente acqua di mare con la base ricoperta di mattonelle non smaltate (Fig. 2); *A. lixula* aderisce meglio su una superficie porosa (Santos e Flammang, 2007), quindi non appena l'individuo aderiva saldamente alla mattonella veniva staccato in maniera decisa per rimuovere il maggior numero di pedicelli. L'operazione è stata ripetuta fino alla rimozione del 50% dei pedicelli.



Fig. 2 - Rimozione dei pedicelli in *A. lixula*

Successivamente è stata misurata la velocità di fuga dei ricci con i pedicelli rimossi in entrambi gli stati, per 60 secondi a partire dal primo movimento del riccio, per ogni specie e per ogni percentuale di rimozione. La reazione di fuga è stata indotta come in precedenza avvicinando al riccio un individuo di *M. glacialis*.

I ricci utilizzati per il controllo sono stati raccolti, trasportati in laboratorio dove hanno trascorso 24 ore in acquario prima di essere riportati in mare, dove sono state misurate le velocità di fuga con la medesima tecnica.

L'esperimento è stato condotto nel periodo luglio-settembre 2009 e nel corso di tutte le operazioni non è morto alcun individuo di quelli trattati. Sono state effettuate sei repliche per ciascun trattamento in ciascuno stato per un totale di 192 repliche sperimentali.

I dati sono stati sottoposti ad analisi della varianza (ANOVA) tramite il software statistico GMAV5®.

5.3 Risultati

Le velocità di attacco di *M. glacialis* variano tra 0,07 cm/s e 0,23 cm/s nello stato *barren* e tra 0,28 cm/s e 0,50 cm/s nelle macroalghe erette.

Le velocità di fuga di *P. lividus* variano tra 0,08 cm/s e 0,33 cm/s nel *barren*; sono invece di poco superiori nello stato MAE ($V_{\max} = 0,42$ cm/s).

P. lividus -50% ha una velocità massima di poco inferiore a quella del trattamento senza menomazione (0,26 cm/s in *barren* e 0,17 cm/s in MAE); nel trattamento *P. lividus* -70% le velocità diminuiscono e sono comprese tra 0,01 cm/s e 0,15 cm/s in *barren* e 0,02 cm/s e 0,12 cm/s in MAE.

Per quanto riguarda la specie *A. lixula* i valori oscillano tra 0,13 cm/s e 0,25 cm/s in *barren* e tra 0,03 cm/s e 0,2 cm/s in MAE.

Effettuata la menomazione, invece, le velocità di fuga sono mediamente inferiori in *A. lixula* -50% sia nel *barren* ($V_{\max} = 0,18$ cm/s) che in MAE ($V_{\max} = 0,08$ cm/s).

Non è stato necessario effettuare trasformazioni matematiche, per procedere correttamente con l'ANOVA, poiché il test di Cochran è risultato non significativo con un valore di 0,1.

L'analisi della varianza ANOVA (Tab. 1) ha rivelato differenze molto significative ($p < 0,0001$) tra i livelli del fattore Specie e all'interazione dei fattori specie e stato; risultano significative anche le differenze tra i livelli del fattore stato ($P < 0,05$). Non risultano significative, infine, le differenze tra i livelli del fattore sito né all'interazione dei fattori specie e sito.

Sorgente di variazione	SS	DF	MS	F	P	F (versus)
Sp	0,7902	7	0,1129	44,65	0,0000**	SpxSi (Ha)
St	0,0278	1	0,0278	19,63	0,0473*	Si (Ha)
Si (St)	0,0028	2	0,0014	0,38	0,6835 ^{ns}	RES
SpxSt	0,3808	7	0,0544	21,52	0,0000**	SpxSi (Ha)
SpxSi (St)	0,0354	14	0,0025	0,68	0,7897 ^{ns}	RES
RES	0,5932	160	0,0037			
TOT	1,8302	191				
Trasformazione	/					
Test di Cochran	C = 0,1036; $p > 0,05$					

Tab. 1 – Analisi della varianza; * = $p < 0,05$ / ** = $p < 0,001$

Il test SNK (Student-Newman-Keuls) che confronta a posteriori le medie campionarie, ha evidenziato la presenza di differenze significative tra le velocità delle specie nei due stati (Tab. 2).

Test SNK
<u>Barren</u>
AL-50% = PL-70% < MG = PL-50% = AL NO+LAB = PL NO+LAB = AL NO = PL NO
<u>MAE</u>
AL-50% = PL-70% = PL-50% = AL NO = AL NO+LAB < PL NO+LAB = PL NO < MG

Tab. 2 - Test SNK.

In *barren* (Fig. 3) la velocità media di *M. glacialis* (0,14 cm/s ± 0,05 d.s.) è maggiore delle velocità medie di *A. lixula* -50% (0,07 cm/s ± 0,05 DS) e di *P. lividus* -70% (0,08 cm/s ± 0,04) ed uguale alla velocità media di *P. lividus* -50% (0,15 cm/s ± 0,06 DS), *A. lixula* NO + LAB (0,16 cm/s ± 0,08 DS), *P. lividus* NO + LAB (0,17 cm/sec ± 0,08), *A. lixula* (0,18 cm/s ± 0,03), *P. lividus* (0,2 cm/s ± 0,08).

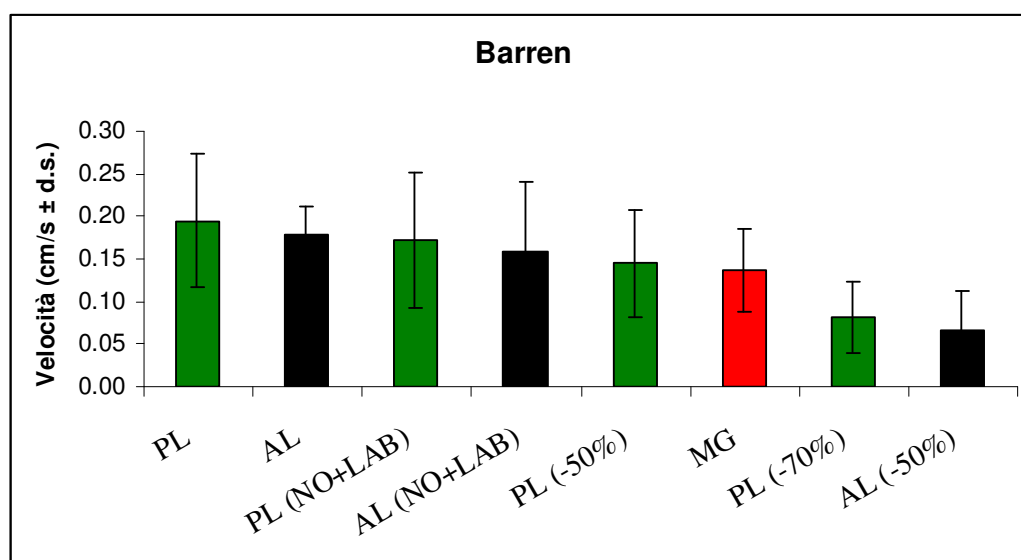


Fig. 3 - Velocità di tutti i trattamenti sperimentali nello stato barren

(verde = *P. lividus*; nero = *A. lixula*; rosso = *M. glacialis*).

Nello stato a macroalghe erette (Fig. 4) la velocità media di *M. glacialis* (0,35 cm/s ± 0,06 DS), è maggiore di *P. lividus* (0,28 cm/s ± 0,1 DS) e di *P. lividus* NO + LAB (0,25 cm/s ± 0,08 DS) che a sua volta è maggiore della velocità media di *A. lixula* NO + LAB (0,11 cm/s

$\pm 0,05$ DS), *A. lixula* ($0,11$ cm/s $\pm 0,04$ DS), *P. lividus* -50% ($0,1$ cm/s $\pm 0,03$ DS), *P. lividus* -70% ($0,08$ cm/s $\pm 0,04$ DS) e *A. lixula* -50% ($0,06$ cm/s $\pm 0,02$ DS).

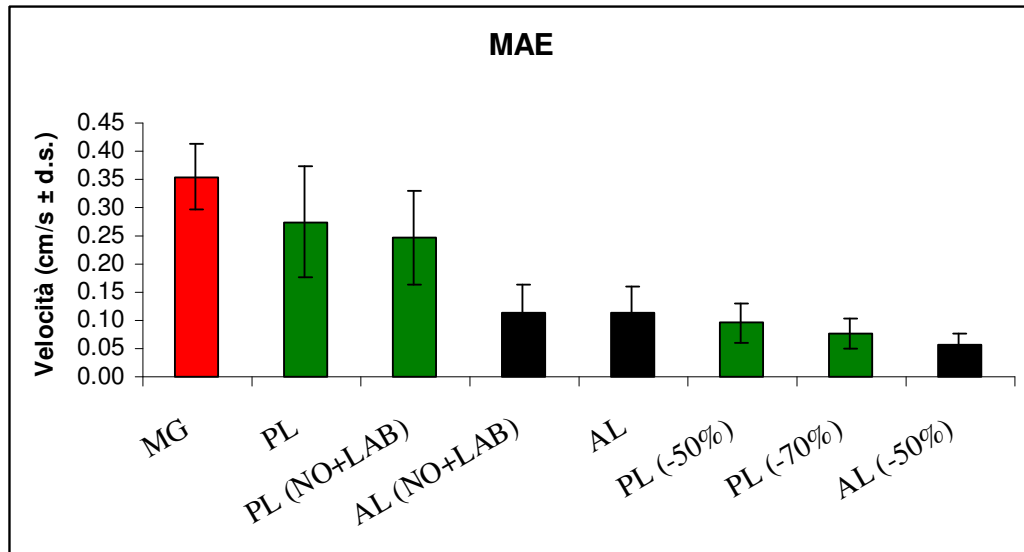


Fig. 4 - Velocità di tutti i trattamenti sperimentali nello stato macroalghe erette (verde = *P. lividus*; nero = *A. lixula*; rosso = *M. glacialis*).

5.4 Discussione

La forza con cui i ricci aderiscono al substrato è determinata dal numero dei pedicelli ambulacrali presenti nella superficie orale (Santos e Flammang, 2006, 2007). Un esperimento condotto nel 2009 lungo il litorale di Ustica ha dimostrato che la tenacità di attacco di *P. lividus* ed *A. lixula* è diversa nei due stati del sistema: più elevata nel *barren* rispetto alle macroalghe erette (Gianguzza *et al.*, 2010).

I risultati della ricerca hanno confermato l'ipotesi secondo la quale le velocità di fuga delle due specie di ricci menomati sono inferiori rispetto a quelle misurate in natura; è lecito ipotizzare che gli attacchi di *T. pavo* sui ricci possano ripetersi nell'arco di pochi giorni causando quindi la rimozione di elevate percentuali di pedicelli; in questo studio è stato dimostrato che la rimozione del 70% dei pedicelli provoca una diminuzione della velocità di *P. lividus* tale che durante la fuga il riccio può essere facilmente raggiunto da *M. glacialis*. Lo stesso meccanismo si applica ad *A. lixula* la cui velocità diminuisce in maniera significativa anche dopo la rimozione del 50% dei pedicelli.

I ricci possono, inoltre, essere raggiunti da *M. glacialis* anche in assenza di menomazioni: considerando, ad esempio, le velocità medie di *M. glacialis* e *P. lividus* nel sistema a macroalghe erette la differenza è piuttosto bassa, soltanto 0,07 cm/s. Cioè in un sistema ideale nel quale preda e predatore, inseguitore ed inseguito, procedono a velocità costanti, *M. glacialis* guadagnerebbe 4,2 cm al minuto sulla preda e 42 cm in 10 minuti. Dunque un inseguimento, in cui una preda è distante 50 cm dal predatore, andrebbe comunque a buon fine nell'arco di 10 minuti anche senza la partecipazione del labride.

Osservazioni condotte durante uno studio sull'interazione ecologica tra gli echinodermi e *T. pavo* indicano che la donzella pavonina è in grado di asportare durante un solo attacco il 25% dei pedicelli dei ricci fino ad un massimo del 55% (Galasso, comunicazione personale). Santos e Flammng (2007) hanno stimato che il numero di pedicelli ambulacrali della zona orale sono circa 400 per la specie *P. lividus* e circa 250 per *A. lixula*. Tenendo presente questi dati e confrontandoli con le osservazioni in campo si può intuire quanto l'effetto del comportamento predatorio di *T. pavo* possa influire sui tassi di cattura di *M. glacialis*. Simili considerazioni rappresentano interessanti spunti per ulteriori ricerche in cui si possa dimostrare il cambiamento del tasso di predazione dell'asteroideo nei confronti dei ricci in presenza ed in assenza del labride.

È stato, inoltre, dimostrato da Milazzo *et al.* (2006) che la presenza umana può condizionare fortemente il comportamento dei pesci, in particolare *T. pavo* si riunisce in

banchi di dimensioni maggiori quando in acqua sono presenti subacquei. Durante la stagione balneare la presenza di subacquei e più in generale dei turisti nell'infralitorale superiore aumenta notevolmente causando potenzialmente elevate concentrazioni di banchi di labridi. La conseguenza è un maggior numero di individui implicati nel comportamento predatorio e quindi presumibilmente un maggior numero di pedicelli ambulacrali strappati al riccio, creando maggiori menomazioni.

In virtù di queste considerazioni è possibile attribuire alla predazione dei pedicelli effettuata da *T. pavo* un importante ruolo nell'influenzare la velocità di fuga dei ricci, quindi l'interazione preda-predatore ricci-*M. glacialis*.

La velocità di *M. glacialis* misurata nello stato *barren* ($0,14 \text{ cm/s} \pm 0,05$) risulta simile a quella ottenuta in altri esperimenti. Jensen (1966) ha misurato in acquario una velocità massima di $0,23 \text{ cm/s}$ ed in uno studio precedente la velocità media risulta essere $0,16 \text{ cm/s}$ (in Jensen, 1966), misure quindi confrontabili con quelle ottenute durante gli esperimenti in campo.

I valori della velocità di fuga di *P. lividus* con il 50% in meno di pedicelli non risultano inferiori a quelli di *M. glacialis*; considerando però che gli attacchi possono prolungarsi nel tempo in superfici suborizzontali prive di ostacoli, è matematicamente possibile che il predatore *M. glacialis* possa raggiungere dopo l'inseguimento la propria preda, in questo caso il riccio. Risulta quindi possibile ipotizzare che anche la rimozione del 50% dei pedicelli può far aumentare il tasso di predazione dell'asteroideo su *P. lividus*.

I risultati mettono in evidenza dei pattern dipendenti dallo stato in cui si trova il sistema; nello stato *barren*, infatti, la velocità di *M. glacialis* è significativamente superiore rispetto a quella misurata in *A. lixula* e *P. lividus* menomati rispettivamente del 50% e del 70% dei pedicelli; non lo è, invece, per tutti gli altri trattamenti.

Nello stato in cui sono presenti le macroalghe erette la velocità di *M. glacialis* è significativamente superiore ad entrambe le velocità delle due specie di riccio, compresi anche tutti i trattamenti del campionamento. *M. glacialis* è, quindi, nelle macroalghe più veloce di tutte le specie ed i trattamenti in studio. La morfologia dell'asteroideo è sicuramente un fattore rilevante nell'influenzarne la velocità, in quanto esso sembra fluttuare o scivolare sul letto algale con molta agilità muovendo nello stesso tempo le cinque braccia in modo simmetrico (osservazione personale).

Nell'infralitorale superiore di Ustica negli ultimi anni è stata osservata la colonizzazione da parte delle macroalghe erette in luogo delle *patch* ad alghe incrostanti (Agnetta 2010). Questo cambiamento del sistema potrebbe indirettamente influenzare il ruolo

di *M. glacialis* permettendo a questa specie una maggiore velocità nell'inseguire le proprie prede.

I risultati di questa ricerca hanno evidenziato che i pedicelli svolgono un ruolo importante anche nella capacità motoria delle due specie di riccio; le velocità delle due specie misurate in natura in assenza di menomazioni risultano, infatti, maggiori di quelle misurate dopo aver effettuato l'asportazione dei pedicelli.

La rimozione dei pedicelli causa dunque una diminuzione della velocità di fuga delle due specie di riccio; tale rimozione può essere effettuata in natura da *T. pavo*, la cui dieta risulta in parte costituita dai pedicelli ambulacrali dei ricci (Badalamenti, comunicazione personale). È quindi ipotizzabile che l'attività predatoria di *T. pavo* faciliti indirettamente *M. glacialis* durante gli attacchi nei confronti dei ricci. Questa interazione avviene potenzialmente in entrambi gli stati stabili dove si trovano le comunità bentoniche marine ad Ustica: il *barren* e le macroalghe. Nello stato *barren*, in cui *M. glacialis* è più abbondante (Capitolo 2) questa interazione può a lungo termine causare una diminuzione delle densità dei ricci, influenzando indirettamente la stabilità del *barren*; tali interazioni possono, infatti, essere considerati fenomeni in grado di modificare la resilienza del sistema, causando a lungo termine il ritorno dallo stato *barren* a quello iniziale a macroalghe erette.

Capitolo 6 – Conclusioni

I risultati della ricerca condotta presso l'AMP di Ustica hanno messo in evidenza che esistono due comunità bentoniche diverse nei due stati stabili alternativi presenti nell'infralitorale superiore roccioso. Nel *barren* si è sviluppata una comunità bentonica caratterizzata da elevate abbondanze di organismi appartenenti alla megafauna, cioè organismi la cui taglia è sempre superiore ad 1 cm. Tra gli organismi della megafauna risultano più abbondanti i grandi echinodermi (stelle marine, oloturie, ricci e ofiure) che invece sono caratterizzati da basse densità nello stato a macroalghe erette.

Nonostante il numero di specie appartenenti alla megafauna sia superiore nel *barren*, non risultano differenze statisticamente significative tra i due stati sia che si tratti della ricchezza specifica sia che si tratti di altri indici di diversità. Si ha, infatti, la presenza di un pool di specie rappresentative sia del *barren* che dello stato a macroalghe erette, le cui densità medie differiscono tra loro. Le uniche eccezioni riguardano due Echinodermi (*C. tenuispina* e *H. tubulosa*) ed alcune specie di Gasteropodi che risultano esclusivamente presenti nello stato *barren*. Per quanto riguarda *C. tenuispina* è ipotizzabile che la specie sia caratterizzata da densità talmente basse e da comportamenti criptici tali che le densità dei censimenti visivi risultino sottostimate. L'assenza di *H. tubulosa* nello stato a macroalghe è probabilmente dovuta alla sua naturale distribuzione, essendo una specie detritivora e preferibilmente presente su substrati mobili (Riedl, 1991; Tuya *et al.*, 2006).

La malacofauna dell'AMP di Ustica è caratterizzata da alti livelli di biodiversità (Chemello, 1986; Riggio e Milazzo, 2004) soprattutto in presenza di alghe fotofile erette (Milazzo *et al.*, 2000); tuttavia alcune specie di Gasteropodi rientrano tra quelle esclusive dello stato *barren*. Questo risultato potrebbe essere influenzato dal fatto che sono state censite soltanto specie di grandi dimensioni; molti Gasteropodi di dimensioni prossime ai 10 mm, non ricadendo strettamente nella definizione di megafauna, non sono stati censiti nel substrato a macroalghe in quanto nascosti dalla *canopy* algale. È emerso, infatti, che *H. trunculus*, le cui dimensioni possono raggiungere i 7 cm di lunghezza totale della conchiglia (Riedl, 1991), è caratterizzata da densità elevate in entrambi gli stati del sistema, confermando gli studi pregressi (Chemello, 1986; Milazzo *et al.*, 2000; Riggio e Milazzo, 2004).

Negli ambienti marini si registrano le più elevate diversità negli habitat in cui crescono le macroalghe (Graham, 2004); viceversa nel *barren* la diversità normalmente diminuisce (es. McClanahan e Sala, 1997). Nell'ambito della presente ricerca non è stato registrato questo

pattern poiché la megafauna risulta una categoria ben rappresentativa del *barren* e numericamente più abbondante. Considerando anche altre componenti della comunità come la macrofauna e le alghe, risulterebbero probabilmente più evidenti le differenze tra gli stati.

Tra gli echinodermi della megafauna un importante ruolo ecologico viene svolto dagli asteroidei *M. glacialis*, *C. tenuispina* e *O. ophidianus*. Quest'ultima sembra essere equamente distribuita in entrambi gli stati, anche se le densità medie risultano doppie nello stato *barren* rispetto a quello a macroalghe erette. *O. ophidianus*, infatti, seleziona le fonti alimentari nei due stati nutrendosi di alghe incrostanti nel *barren* e di poriferi nelle macroalghe. Il *mixing model* conferma parzialmente tali risultati ottenuti *in situ*. La dieta sembra, infatti, costituita per il 79% da alghe incrostanti appartenenti al genere *Lithophyllum* tipicamente rappresentative del *barren*, escludendo quindi gli eventuali contributi di poriferi e briozoi.

C. tenuispina sembra essere una specie esclusiva del *barren*, caratterizzata da basse densità lungo tutto il periplo dell'isola nell'infraitorale superiore roccioso; la dieta di questa specie è generalista e costituita prevalentemente da gasteropodi, ricci e piccoli crostacei. Le singole componenti alimentari contribuiscono nella dieta con valori elevati (33%) per quanto riguarda i ricci e medio bassi (14%) per i gasteropodi.

M. glacialis è una specie presente in entrambi gli stati del sistema; le densità risultano però diverse, essendo quelle del *barren* fino a 16 volte superiori. *M. glacialis* nel *barren* svolge il ruolo incontrastato di predatore nella rete trofica del benthos costiero di Ustica; tale ruolo, in precedenza già comprovato da recenti studi (Bonaviri *et al.*, 2009; Gianguzza *et al.*, 2009a, b) viene ulteriormente confermato dai risultati della presente ricerca che inquadrano gli adulti di *M. glacialis* come predatori dei principali erbivori della comunità marina costiera; *P. lividus* costituisce, infatti, oltre il 50% della dieta dell'asteroideo e la percentuale, considerando la specie simpatica *A. lixula*, arriva quasi all'80%.

Il *mixing model* delle firme isotopiche di *M. glacialis* conferma quanto osservato in campo; gli individui di classe di taglia I, cioè inferiori ai 27 cm di lunghezza totale, hanno una dieta in cui i ricci contribuiscono per il 24%; sono, inoltre, importanti i crostacei erbivori, i gasteropodi ed i bivalvi. Gli individui di classe di taglia II, cioè superiori a 27 cm, hanno invece a una dieta composta quasi esclusivamente da ricci (87%) ed altri gasteropodi (8%).

La maggior parte degli individui di *M. glacialis* censiti appartiene a classi di taglia II (lunghezza totale superiore ai 27 cm) e le percentuali di individui che esibivano attività predatorie risultano piuttosto elevate raggiungendo il 44% del totale di individui osservati. Tali percentuali, se confrontate con precedenti studi (Frid, 1992), risultano molto più elevate ed indicative di un vorace predatore carnivoro.

Nel *barren* le interazioni predatore-preda tra *M. glacialis* ed i ricci sono anche indirettamente influenzate da *T. pavo*; questo labride nutrendosi dei pedicelli ambulacrali dei ricci, è in grado di farne diminuire la velocità di fuga, facilitando *M. glacialis* durante gli attacchi. La presenza del labride è potenzialmente in grado di alterare indirettamente l'alternanza dei due stati (Fig. 1): è ipotizzabile, infatti, un effetto indiretto *M. glacialis*-ricci a partire da quello diretto labride-ricci. La predazione dei pedicelli ambulacrali dei ricci di *T. pavo*, può causare un aumento del tasso di predazione di *M. glacialis* sui ricci (Fig. 1, freccia di colore rosso); tale cambiamento può indirettamente facilitare la ricrescita delle macroalghe nel *barren* (freccia di colore blu).

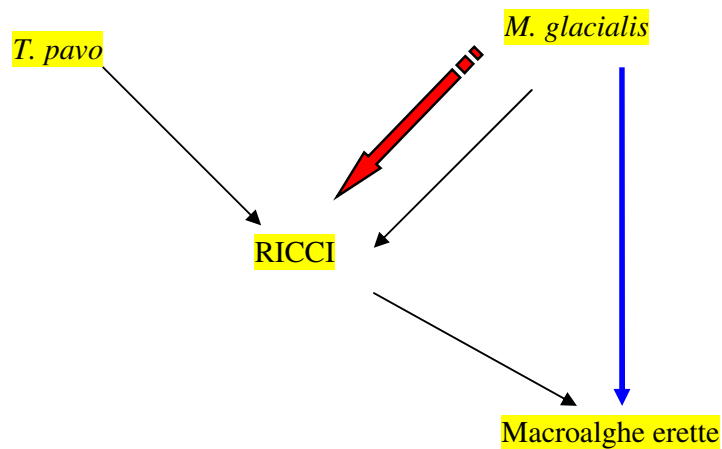


Fig. 1 – Cascata trofica nell'infralitorale superiore di Ustica.

Nell'infralitorale superiore roccioso della California meridionale, i due principali stati alternativi del sistema sono costituiti dalle foreste sottomarine a *kelp* e dai *barrens* caratterizzati da alte densità di ricci (Graham, 2004); in tali sistemi, gli effetti diretti nelle cascate trofiche dei predatori sui consumatori primari sono in grado di influenzare l'intera comunità, causando ad esempio la riduzione dell'attività dei *grazers*, favorendo indirettamente i produttori primari (Byrnes *et al.*, 2006). Similmente in Tasmania (Australia meridionale) gli effetti a cascata della pesca, che riduce le densità dei principali predatori dei *grazers*, possono far diminuire la naturale resilienza della foresta a *kelp*, permettendo lo sviluppo dei *barrens* (Ling *et al.*, 2009).

Nell'infralitorale superiore roccioso di Ustica è stata osservata la diminuzione delle densità dei ricci (in Bonaviri *et al.*, 2009) e la ricolonizzazione da parte delle alghe erette (Agnetta 2010). Allo stato attuale delle conoscenze è possibile ipotizzare nell'infralitorale superiore roccioso di Ustica l'esistenza di un'interazione trofica *M. glacialis* – Ricci – Produttori primari, tipica di un effetto a cascata *top-down* in cui la stella marina opera un

controllo diretto negativo nei confronti dei ricci (*grazers*) ed indiretto positivo nei confronti dei produttori primari (macroalghe erette). In questa interazione giocherebbe un ruolo molto importante la presenza e la grande abbondanza di *T. pavo* con la sua azione di indebolimento della capacità di fuga dei ricci.

Queste interazioni sono potenzialmente in grado di alterare la stabilità degli stati nell'infralitorale di Ustica attribuendo ad alcuni predatori bentonici, in particolare asteroidei, ruoli chiave nella diminuzione della resilienza del sistema *barren*, in favore del ripristino dello stato a macroalghe erette. In quest'ottica verrebbe a mancare uno dei due requisiti fondamentali sulla teoria degli stati stabili alternativi: uno stato deve mantenersi anche dopo il ripristino delle condizioni precedenti al passaggio verso il nuovo stato (Knowlton, 2004). Tali considerazioni tendono ad un approccio diverso in cui piuttosto che di stati stabili è preferibile esprimersi in termini di fasi di uno stesso sistema (Petraitis e Dudgeon, 2004; Knowlton e Jackson, 2008; Mumby, 2009; Norstrom *et al.*, 2009) caratterizzate da comunità animali quantitativamente differenti (megafauna bentonica).

I risultati ottenuti uniti all'evidenza di una progressiva diminuzione della densità delle due specie di riccio ed alla contemporanea regressione delle aree a *barren*, costituiscono i primi importanti tasselli di una ricerca volta alla conoscenza del ruolo dei predatori nell'alternanza degli stati stabili alternativi.

BIBLIOGRAFIA

- Agnetta D. (2010). Ruolo ecologico di *Paracentrotus lividus* ed *Arbacia lixula* nella dinamica dell'infralitorale roccioso. Tesi Dottorato di Ricerca in Biologia Animale, Università degli Studi di Palermo.
- Allain J. Y., (1975). Structure des populations de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata, Echinoidea) soumise à la pêche sur la côte Nord de Bretagne. Rev. Tarv. Inst. Pêches Marit, 39(2): 171-212.
- Alves S.L.S., Pereira A.D., Ventura C.R.R. (2002). Sexual and asexual reproduction of *Coscinasterias tenuispina* (Echinodermata: Asteroidea) from Rio de Janeiro, Brazil. Marine Biology, 140: 95–101.
- Anderson M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. Austral Ecology, 26: 32-46.
- Anderson M. J., Gorley R. N., Clarke K. R. (2008). PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical method. Plymouth, UK: PRIMER-E Ltd.
- Andrew N.L. (1993). Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure on reefs in temperate Australia. Ecology, 74: 292–302.
- Ayling A.M. (1981). The Role of Biological Disturbance in Temperate Subtidal Encrusting Communities. Ecology. 62(3): 830-847.
- Badalamenti F. (2003). Uso dell'habitat ed interazioni intra- ed interspecifiche di alcune specie ittiche dell'infralitorale superiore dell'Isola di Ustica. Relazione Finale Comune di Ustica, Ente Gestore della Riserva Naturale Marina "Isola di Ustica".
- Badalamenti F., Cantone G., Domina R., Di Pietro R., Catalano D., Mollica E., D'Anna G. (1999): Primi dati sulla fauna a policheti di substrato duro dell'infralitorale fotofilo superiore dell'Isola di Ustica. Biologia Marina Mediterranea, 6: 230-236.
- Bak R. P. M. (1985). Recruitment patterns and mass mortalities in the sea urchin *Diadema antillarum*. Proceedings of the 5th International Coral Reef Congress 5: 267–272.
- Barkai A., McQuaid C. (1988). Predator-Prey Role Reversal in a Marine Benthic Ecosystem. Science, 242: 62-64.

- Barker M.F., Nichols D. (1983). Reproduction, recruitment and juvenile biology of the starfish *Asterias rubens* and *M. glacialis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 63: 745–65.
- Bavington C.D., Lever R., Mulloy B., Grundy M.M., Page C.P., Richardson N.V., McKenzie J. D. (2004). Anti-adhesive glycoproteins in echinoderm mucus secretions. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 139: 607–617.
- Behrens M.D., Lafferty K.D. (2004). Effects of marine reserves and urchin disease on southern Californian rocky reef communities. *Marine Ecology-Progress Series*, 279: 129-139.
- Benedetti-Cecchi L., Bulleri F., Cinelli F. (1998). Density dependent foraging of sea urchins in shallow subtidal reefs on the west coast of Italy (western Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 163: 203-211.
- Bergman M.J. N., Santbrink J.W. (2000). Mortality in megafaunal benthic populations caused by trawl fisheries on the Dutch continental shelf in the North Sea in 1994. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 1321–1331.
- Bernstein B.B., Williams B.E., Mann K.H. (1981). The role of behavioral responses to predators in modifying urchins' (*Strongylocentrotus droebachiensis*) destructive grazing and seasonal foraging patterns. *Marine Biology*, 63: 39-49.
- Blanchard F., LeLoc'h F., Hily C., Boucher J. (2004). Fishing effects on diversity, size and community structure of the benthic invertebrate and fish megafauna on the Bay of Biscay coast of France. *Marine Ecology-Progress Series*, 280: 249-260.
- Bonaviri C. (2006). “Distribuzione delle popolazioni di *P. lividus* ed *A. lixula* nell’infralitorale dell’Area Marina Protetta “Isola di Ustica” e loro influenza sulla comunità bentonica”. Tesi Dottorato di Ricerca, Dip.to di Biologia Animale, Università di Palermo.
- Bonaviri C., Agnetta D, Gianguzza P., Vega Fernández T., Riggio S. (2005) Effetto della complessità strutturale del substrato sulla distribuzione di *Paracentrotus lividus* e *Arbacia lixula* nel barren dell’A.M.P. “Isola di Ustica”. Atti del XV Congresso della Società Italiana di Ecologia. Available online at <http://www.xvcongresso.societaitalianaecologia.org/articles/>
- Bonaviri C., Fernandez T. V., Badalamenti F., Gianguzza P., Di Lorenzo M., Riggio S. (2009): Fish versus starfish predation in controlling sea urchins populations in Mediterranean rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, 382: 129-138.

- Bond W. J., (1993) Keystone species. Pp. 237-253 in Schulze E. D. e Mooney H. A., Biodiversity and ecosystem function. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Bremner J., Rogers S.I., Frid C.L.J. (2006). Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. *Journal of Marine Systems*, 60: 302–316.
- Bruno J.F., Stachowicz J.J., Bertness M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 18: 119 – 125.
- Brusca R.C., Brusca G.J. (2000). *Invertebrati*, Zanichelli Editore.
- Bulleri F., Benedetti-Cecchi L., Acunto S., Cinelli F., Hawkins S. J. (2002). The influence of canopy algae on vertical patterns of distribution of low-shore assemblages on rocky coasts in the northwest Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 267: 89-106.
- Bulleri F., Benedetti-Cecchi L., Cinelli F. (1999). Grazing by the sea urchins *A. lixula* L. and *P. lividus* Lam. in the Northwest Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 241: 81-95.
- Byrnes J., Stachowicz J.J., Hultgren K.M., Hughes A.R., Olyarnik S.V., Thornber C.S. (2006). Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behaviour. *Ecology Letters*, 9: 61-71.
- Caley M.J., Carr M.H., Hixon M.A., Hughes T.P., Jones G.P., Menge B.A. (1996). Recruitment and the Local Dynamics of Open Marine Populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 477-500.
- Cartes J.E., Fanelli E., Papiol V., Maynou F. (2010). Trophic relationships at intrannual spatial and temporal scales of macro and megafauna around a submarine canyon off the Catalan coast (western Mediterranean). *Journal of Sea Research*, 63: 180-190.
- Castriota L., Sunseri G., Vivona P. (1998). Primi dati sui popolamenti zoobentonici dei fondi mobili dell'area compresa tra punta Gavazzi e punta dell'Arpa (Isola di Ustica, Tirreno meridionale). *Biologia Marina Mediterranea*, 5: 530-533.
- Charnov E.L., Orians G.H., Hyatt K. (1976). Ecological Implications of Resource Depression. *The American Naturalist*, 110: 247 – 259.
- Chemello R. (1986). La malacofauna costiera dell'Isola di Ustica (Gastropoda). *Lavori S.I.M., Palermo*, 2: 247-249.

- Chemello R., Milazzo M., Nasta E., Riggio S. (1999). Studio della malacofauna marina costiera dell'Isola di Ustica. *Biologia Marina Mediterranea*, 6: 247-249.
- Chenelot H. , Iken K. , Konar B. , Edwards M. (2006). Spatial and temporal distribution of Echinoderms in rocky nearshore Areas of Alaska. The Nagisa World Congress: 11-28.
- Chiantore M., Vielmini I., Privitera D., Mangialajo L., Cattaneo-Vietti R. (2008). Habitat effects on the population structure of *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula*. *Chem. Ecol.*, 24: 145-157.
- Clarke K. R. (1993): Non parametric multivariate analyses for changes in community structure. *Austral Ecology*, Vol. 18/1: 117-143.
- Clarke K.R., Gorley R.N. (2006). PRIMER v5 (& v6), User manual/tutorial, PRIMER-E, Plymouth UK, 91 pp (& 192 pp).
- Collie J.S., Escanero G.A., Valentine P.C. (1997). Effects of bottom fishing on the benthic megafauna of Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series*, 155: 159-172.
- Connell J. H., Sousa W. P. (1983). On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist*, 121: 789–824.
- Corriero G. (1989) - Primi dati sul popolamento di Poriferi delle grotte superficiali dell'isola di Ustica. *Nova Thalassia*, 10(1): 585-588.
- Corriero G., Pronzato R., Sarà Michele (1991). The sponge fauna associated with *Arca noae* L. (Mollusca, Bivalvia). *Fossil and Recent Sponges*, pp. 395-403.
- Corriero G., Scalera Liaci L., Gristina M., Riggio S., Mercurio M. (1997). Composizione tassonomica e distribuzione della fauna a Poriferi e Briozoi in una grotta semisommersa della riserva naturale marina "Isola di Ustica". *Biol. Mar. Medit.* 4(1), 34-43.
- Dance C. and Savy S. (1987): Predation on *Paracentrotus lividus* by *Marthasterias glacialis*: an in-situ experiment at Port-Cros (France, Mediterranean). *Posidonia Newsletter*, 1: 35-41.
- Dayton P.K. (1973). Two cases of resource partitioning in an intertidal community: making the right prediction for the wrong reason. *The American Naturalist*, 107: 662-670.
- De Goeij P., Luttikhuisen P. C., Van Der Meer J., Piersma T. (2001). Facilitation on an intertidal mudflat: the effect of siphon nipping by flatfish on burying depth of the bivalve *Macoma balthica*. *Oecologia*, 126: 500–506.

- De Léo F.C., Pires-Vanin A.M.S. (2006). Benthic megafauna communities under the influence of the South Atlantic Central Water intrusion onto the Brazilian SE shelf: A comparison between an upwelling and a non-upwelling ecosystem. *Journal of Marine Systems*, 60: 268–284.
- De'ath G. and Moran P. J. (1998). Factor affecting the behaviour of crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci* L.) on the Great Barrier Reef: pattern of activity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 220: 83-106.
- Di Trapani F., Bonaviri C., Agnetta D., Gianguzza P., Riggio S. (2007). Effetti della frequentazione turistica sulla distribuzione di *Paracentrotus lividus* e *Arbacia lixula* nell'AMP "Isola di Ustica" (Mediterraneo occidentale, Italia). Programma e riassunti del I Congresso congiunto AIOL-SItE, pp. 241-246. Ancona, 17-20 settembre 2007.
- Dill L.M., Heithaus M.R., Walters C.J. (2003). Behaviorally mediated indirect interactions in marine communities and their conservation implications. *Ecology*, 84: 1151–1157.
- D'Onghia G., Maiorano P., Sion L., Giove A., Capezzuto F., Carlucci R., Tursi A. (2010). Effects of deep-water coral banks on the abundance and size structure of the megafauna in the Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography*, 57: 397-411.
- Drolet D., Himmelman J.H., Rochette R. (2004). Use of refuges by the ophiuroid *Ophiopholis aculeata*: contrasting effects of substratum complexity on predation risk from two predators. *Marine Ecology Progress Series*, 284: 173-183.
- Duggins D. O. (1983). Starfish predation and the creation of mosaic patterns in a kelp-dominated community. *Ecology*, 64 (6): 1610-1619.
- Ebeling A.W., Laur D.R., Rowley R.J. (1985). Severe storm disturbances and reversal of community structure in a southern California kelp forest. *Mar. Biol.*, 84: 287–294.
- Ebling F. J., Hawkins A. D., Kitching F. A., Muntz I., Pratt V. M. (1966). The Ecology of Lough Hyne. XVI. Predation and diurnal migration in the *Paracentrotus* population. *Journal of Animal Ecology* 35: 559-566.
- Eckman J. E. (1983). Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnology and Oceanography*, 28/2: 241-257.
- Edmunds P. J., Carpenter R. C. (2001). Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases juvenile corals on a Caribbean reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98: 5067–5071.
- Eggers T., Jones T.H. (2000). You are what you eat ... or are you? *Trends in Ecology*

& Evolution, 15: 265-266.

- Elnor R. W., Vadas R. L. (1990). Inference in ecology: the sea urchin phenomenon in the Northwest Atlantic. *American Naturalist*, 136: 108–125.
- Estes J. A., Tinker M. T., Williams T. M., Doak D. F., (1998) Killer Whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*, 282: 473-476.
- Estes J.A., Duggins D.O. (1995). Sea otters and kelp forests in Alaska: generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecological Monographs*, 65/1: 75-100.
- Fafandel M., Bihari N., Smolaka M., Ravlic S. (2008). Hemocytes/coelomocytes DNA content in five marine invertebrates: cell cycles and genome sizes. *Biologia*, 63: 730-736.
- Fanelli G. , Piraino S. , Esposito L. , Geraci S. , Boero F. (1998). Opposite role of sea urchins and starfish in marine benthic communities. *Echinoderm research*. Balkema, Rotterdam: 453-457.
- Fanelli G., Piraino S., Belmonte G., Geraci S., Boero F. (1994). Human predation along Apulian rocky coasts (SE Italy): desertification caused by *Lithophaga lithophaga* (Mollusca) fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, 110: 1-8.
- Fodrie F.J., Kenworthy M.D., Powers S.P. (2008). Unintended facilitation between marine consumers generates enhanced mortality for their shared prey. *Ecology*, 89: 3268–3274.
- Frantzis A., Berthon J.F., Maggiore F. (1988). Relation trophique entre les oursin *Arbacia lixula* et *Paracentrotus lividus* et le phytobenthos infralittoral superficiel de la baie de Port-Cros (Var, France). *Sci Rep. Port cross ,Natl Park*, 14: 81-140.
- Freeman A. (2005). Size-dependent trait-mediated indirect interactions among sea urchin herbivores. *Behav. Ecol.*, 17: 182-187.
- Frid C.L.J. (1992). Foraging behaviour of the spiny starfish, *M. glacialis* in Lough Hyne, Co. Cork. *Marine Behaviour and Physiology*, 19: 227-239.
- Gagnon P., Himmelman J.H., Johnson L.E. (2004). Temporal variation in community interfaces: kelp-bed boundary dynamics adjacent to persistent urchin barrens. *Marine Biology*, 144 (6): 1191-1203.
- Gallanher T. , Richardson C. A. , Seed R. , Jones T. (2008). The Seasonal Movement and Abundance of the Starfish, *Asterias rubens* in Relation to Mussel Farming Practice: A Case Study from the Menai Strait, UK. *Journal of Shellfish Research*, 27/5: 1209-1215.

- Garcia A.M., Hoeninghaus D.J., Vieira J.P., Winemiller K.O. (2007). Isotopic variation of fishes in freshwater and estuarine zones of a large subtropical coastal lagoon. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 73: 399-408.
- Gaymer C. F., Himmelman J. H. (2008). A keystone predatory sea star in the intertidal zone is controlled by a higher-order predatory sea star in the subtidal zone. *Marine Ecology Progress Series*, 370: 143-153.
- Gaymer C.F., Dutil C., Himmelman J.H. (2004). Prey selection and predatory impact of four major sea stars on a soft bottom subtidal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 313: 353-374.
- Gaymer C.F., Himmelman J.H., Johnson L.E. (2002). Effect of intra- and interspecific interactions on the feeding behavior of two subtidal sea stars. *Marine Ecology-Progress Series*, 232: 149-162.
- Giaccone G. (1971). Contributo allo studio dei popolamenti algali del Basso Tirreno. *Ann. Univ. Ferrare (N.S.)*, Sez IV, 2: 17-43.
- Giaccone G., Alessi M.C., Toccaceli M. (1985). Flora e vegetazione marina dell'Isola di Ustica. *Bollettino Accademia Gioenia di Scienze Naturali di Catania*, 18 (326): 505-536.
- Giangrande A., Gravina F. (2000). Simbiosi. Interazioni e associazioni fra organismi. UTET Università. pp. 288.
- Gianguzza P., Bonaviri C., Guidetti P (2009). Crushing predation of the spiny star *Marthasterias glacialis* upon the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Marine Biology*, 156: 1083-1086.
- Gianguzza P., Badalamenti F., Bonaviri C., Riggio S. (2009). The operational sex ratio of the sea urchins *Paracentrotus lividus* population: the case of the Mediterranean marine protected area of Ustica Island (Tyrrhenian Sea Italy). *Marine Ecology*, 30/1: 125-132.
- Gianguzza P., Bonaviri C., Milisenda G., Barcellona A., Agnetta D., Fernandez T.V., Badalamenti F. (2010). Macroalgal assemblage type affects predation pressure on sea urchins by altering adhesion strength. *Marine Environmental Research*, 70: 82-86.
- Gianguzza P., Chiantore M., Bonaviri C., Cattaneo-Vietti R., Vielmini I., Riggio S. (2006). The effects of recreational *Paracentrotus lividus* fishing on distribution patterns of sea urchins at Ustica Island MPA (Western Mediterranean, Italy). *Fisheries Research*, 81: 37-44.
- Ginger M.L., Billett D.S.M., Mackenzie K.L., Kiriakoulakis K., Neto R.R., Boardman

D.K., Santos V., Horsfall I.M., Wolff G.A. (2001). Organic matter assimilation and selective feeding by holothurians in the deep sea: some observations and comments. *Progress in Oceanography*, 50: 407-421.

- Gonzalezgurriaran E (1986) seasonal-changes of benthic megafauna in the Ria-de-muros-e-noia (Galicia, northwest Spain). 2 - Decapod crustaceans (brachyura). *Marine Biology*, 92: 201-210.
- Graham M.H. (2004). Effects of local deforestation on the diversity and structure of Southern California giant kelp forest food webs. *Ecosystems*, 7: 341-357.
- Guidetti P. (2004). Consumers of sea urchins, *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula*, in shallow Mediterranean rocky reef. *Helgoland Marine Research*, 58 (2): 110-116.
- Guidetti P. (2006). Marine reserves reestablish lost predatory interaction and cause community changes in rocky reefs. *Ecological Applications*, 16/3: 963-976.
- Guidetti P., Dulčić J. (2007). Relationship among predatory fish, sea urchins and barrens in Mediterranean rocky reefs across a latitudinal gradient, *Mar. Environ. Res.*, 63: 168-184.
- Guidetti P., Mori M. (2005). Morpho-functional defences of Mediterranean sea urchins, *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula*, against fish predators. *Marine Biology*, 147: 797-802.
- Guidetti P., Sala E. (2007). Community-wide effects of marine reserves in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 335: 43-56.
- Guidetti P., Terlizzi A., Boero F. (2004). Effects of the edible sea urchin, *P. lividus*, fishery along the Apulian rocky coast (SE Italy Mediterranean Sea). *Fish. Res.*, 66: 287-297.
- Guillou M. (1996). Biotic and abiotic interactions controlling starfish outbreaks in the Bay of Douarnenez, Brittany, France. *Oecologia Acta*, 19: 415-420.
- Hagen N.T., Andersen A., Stabell O.B. (2002). Alarm responses of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, induced by chemically labelled durophagous predators and simulated acts of predation. *Marine Biology*, 140: 365-374.
- Hairstone N. G. , Smith F. E. , Slobodkin L. B. (1960). Community structure, population control and competition. *The American Naturalist*, 94: 421-425.
- Harmelin J. C., Bouchon C., Duval C., Hong J. S. (1980). Les échinodermes de substrats durs de l'île de Port-Cros, Parc National (Méditerranée Nord-Occidentale).

Element pour un inventaire quantitative. Trav Sci Parc National de Port-Cros, 6: 25-38.

- Harmelin J.-G. , Bachet F., Garcia F. (1995). Mediterranean Marine Reserves fish indices as test of protection efficiency. *Marine Ecology*, 16: 233-250.
- Hermesen J.M., Collie J.S., Valentine P.C. (2003). Mobile fishing gear reduces benthic megafaunal production on Georges Bank. *Marine Ecology-Progress Series*, 260: 97-108.
- Hill N.A., Blount C., Poore A.G.B., Worthington D., Steinberg P.D. (2003). Grazing effects of the sea urchin *Centrostephanus rodgersii* in two contrasting rocky reef habitats: effects of urchin density and its implications for the fishery. *Marine and Freshwater Research*, 54: 691-700.
- Himmelman J. H. , Dutil C. , Gaymer C. F. (2005). Foraging behaviour and activity budgets of sea stars on a subtidal sediment bottom community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 322: 153-165.
- Himmelman J.H., Nédélec H. (1990). Urchin foraging and algal survival strategies in intensely grazed communities in eastern Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 1011-1026.
- Hobson K.A., Fisk A., Karnovsky N., Holst M., Gagnon J.M., Fortier M. (2002). A stable isotope (δ C-13, δ N-15) model for the North Water food web: implications for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography*, 49: 5131-5150.
- Howell K.L., Davies J.S., Narayanaswamy B.E. (2010). Identifying deep-sea megafaunal epibenthic assemblages for use in habitat mapping and marine protected area network design. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90: 33-68.
- Ivlev V. S. (1961). *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Jensen M. (1966). The response of two sea-urchins to the sea-star *Marthasterias glacialis* (L.) and other stimuli. *Ophelia*, 209-219.
- Jepsen D.B., Winemiller K.O. (2002). Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos*, 96: 46-55.
- Johnson C. R., Mann K. H. (1988). Diversity, patterns of adaptation, and stability of Nova Scotian kelp beds. *Ecological Monographs*, 58: 129–154.

- Kaiser M.J. (1996). Starfish damage as an indicator of trawling intensity. *Marine Ecology Progress Series*, 134: 303-307.
- Kaiser M.J., Edwards D.B., Armstrong P.J., Radford K., Lough N.E.L., Flatt R.P., Jones H.D. (1998). Changes in megafaunal benthic communities in different habitats after trawling disturbance. *Ices Journal of Marine Science*, 55: 353-361.
- Kang C.K., Choy E.J., Son Y.S., Lee J.Y., Kim J.K., Kim Y.D., Lee K.S. (2008). Food web structure of a restored macroalgal bed in the eastern Korean peninsula determined by C and N stable isotope analyses. *Marine Biology*, 153: 1181-1198.
- Katsanevakis S., Verriopoulos G., Nicolaidou A., Thessalou-Legaki M. (2007) Effect of marine litter on the benthic megafauna of coastal soft bottoms: A manipulative field experiment. *Marine Pollution Bulletin*, 54: 771–778.
- Kempf M. (1962) Recherchs d'ècologie comparée sur *Paracentrotus lividus* (Lmk.) et *Arbacia lixula* (L.). *Rec .Trav. Stn. Mar Endoume Fac Sci Mars*, 25: 47-116.
- Kitching J.A., Thain V.M. (1983). The ecological impact of the sea urchin *P. lividus* (Lamarck) in Lough Ine, Ireland. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London*, series B 300: 513–52.
- Knowlton N. (2004). Multiple "stable" states and the conservation of marine ecosystems. *Progress in Oceanography*, 60: 387-396.
- Knowlton N., Jackson J.B.C. (2008). Shifting baselines, local impacts, and global change on coral reefs. *Plos Biology*. 6: 215-220.
- Koehl M. A. R. (1999). Ecological biomechanism of benthic organism: life-history, mechanical design and temporal patterns of mechanical stress. *The Journal of Experimental Biology*, 202: 3469- 3476.
- Konar B., Estes J.A. (2003). The stability of boundary regions between kelp beds and deforested areas. *Ecology*. 84: 174-185.
- Krebs C.J. (1989). *Ecological Methodology*. Harper and Row Publishers, New York. 654 pp.
- La Mesa G., Vacchi M. (1999). An analysis of the coastal fish assemblage of the Ustica Island Marine Reserve. *Marine Ecology*, 20: 147-165.
- Labropoulou M., Eleftheriou A. (1997). The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: Importance of morphological characteristics in prey selection. *Journal of Fish Biology*, 50: 324-340.

- Lafferty K.D., Kushner D. (2000). Population regulation of the purple sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*, at the California Channel Islands. In: Brown DR, Mitchell KL, Chang HW, editors. Fifth California Islands Symposium. Santa Barbara, California: Minerals Management Service. pp. 379–381.
- Langhamer O., Wilhelmsson D. (2009). Colonisation of fish and crabs of wave energy foundations and the effects of manufactured holes - A field experiment. *Marine Environmental Research*, 68: 151-157.
- Lawrence J. M. (1975). On the relationships between marine plants and sea-urchins. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 13: 213–286.
- Lawrence J.M. (2001). *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Lechowicz M. J. (1982): The Sampling Characteristics of electivity indices. *Oecologia*, 52: 22-30.
- Lessios H.A. (1988). Mass mortality of *Diadema-antillarum* in the caribbean - what have we learned. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 371-393.
- Lessios H.A. (1995). *Diadema-antillarum* 10 years after mass mortality - still rare, despite help from a competitor. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 259: 331-337.
- Levin V. S., Ivin V. V., Fadeev V. I. (1987). Ecology of the starfish *Patiria pectinifera* (Muller et Troshel) in Possiet Bay, Sea of Japan. *Asian Marine Ecology*, 4: 49-60.
- Lewontin R. C. (1969). The meaning of stability. In *Diversity and stability in ecological systems* (13–24). *Brookhaven Symposia in Biology*, 22.
- Lima S. L. (1998). Nonlethal effects in the ecology of Predator- Prey interaction. *Bioscience*, 48/1: 25-34.
- Ling S.D. (2008). Range expansion of a habitat-modifying species leads to loss of taxonomic diversity: a new and impoverished reef state. *Oecologia*, 156: 883-894.
- Ling S.D., Johnson C. R., Frusher S. D., Ridgway K. R. (2009) Overfishing reduces resilience of kelp beds to climate-driven catastrophic phase shift. *PNAS*, 106/52: 22341–22345.
- Mackie A.M., Lasker R., Grant P.T. (1968). Avoidance reactions of a mollusc *Buccinum undatum* to saponin-like surface-active substances in extracts of the starfish *Asterias rubens* and *M. glacialis*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 26: 415-428.

- Maggiore F. Berthon J.F. Boudouresque C.H., Lawrence, J. (1987). Donnees preliminaries sur les relations entre *Paracentrotus lividus*, *Arbacia lixula* et le phytobenthos dans la baie de Port-Cros (Var, France, Méditerranée). Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. Boudouresque C.F. edizioni.
- Mamelona J., Pelletier E. (2005) Green urchin as a significant source of fecal particulate organic matter within nearshore benthic ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 314: 163-174.
- Mayo P, Mackie A.M. (1976). Studies in avoidance reactions in several species of predatory british seastars (Echinodermata, Asteroidea). *Marine Biology*, 38: 41-49.
- McClanahan T. R., Sala E. (1997). A Mediterranean rocky-bottom ecosystem fisheries model. *Ecological Modelling*, 104: 145-164.
- McClanahan T.R., Shafir S.H. (1990). Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. *Oecologia*, 83: 362–370.
- McCutchan J.H., Lewis W.M., Kendall C., McGrath C.C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102: 378-390.
- McDonald J.H. (2009). *Handbook of biological statistics Second Edition*. University of delaware, Sparky House Publishing, Baltimore, Maryland, U.S.A.
- Menge B. A. (1995). Indirect Effect in marine rocky intertidal interaction webs: pattern and importance. *Ecological Monographs*, 65/1: 21-74.
- Micheli F., Benedetti-Cecchi L., Gambaccini S., Bertocci I., Borsini C., Osio G.C., Romano F. (2005). Alternate states, marine protected areas and the structure of Mediterranean rocky-reef assemblages. *Ecol. Monogr.*, 75: 81-102.
- Milazzo M., Anastasi I., Willis T. J. (2006). Recreational fish feeding affects coastal fish behavior and increases frequency of predation on damselfish *Chromis chromis* nests. *Marine Ecology Progress Series*, 310: 165–172.
- Milazzo M., Chemello R., Badalamenti F. e Riggio S. (2000). Molluscan assemblages associated with photophilic algae in the Marine Reserve of Ustica Island (Lower Tyrrhenian Sea, Italy). *Italian Journal of Zoology*, 67: 287- 295.
- Minchin D. (1987). Sea-water temperature and spawning behaviour in the seastar *M. glacialis*. *Marine Biology* 95: 139–43.
- Moitza D.J., Phillips D.W. (1979). Prey Defense, Predator Preference, and Nonrandom Diet: The Interactions Between *Pycnopodia helianthoides* and Two

Species of Sea Urchins. *Marine Biology*, 53: 299-304.

- Moran D. P., Reaka M. L. (1988). Bioerosion and availability of shelter for benthic reef organisms. *Marine Ecology Progress Series*, 44: 249-263.
- Mumby P.J. (2009). Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs*, 28: 761-773.
- Naranjo S. A., Carballo J. L., Garcia-Gomez J. C. (1996). Effects of environmental stress on ascidians populations in Algeciras Bay (Southern Spain). Possible Marine Bioindicators? *Marine Ecology Progress Series*, 144: 119-131.
- Neill J., Larkum H. (1965). Ecology of some echinoderms in Maltese waters. *Symp underwater Ass. Malta*, 51-55.
- Nonato E.F., Brito T.A.S., De Paiva P.C., Petti M.A.V., Corbisier T.N. (2000) Benthic megafauna of the nearshore zone of Martel Inlet (King George Island, South Shetland Islands, Antarctica): depth zonation and underwater observations. *Polar Biol.*, 23: 580-588.
- Norberg J. and Tedengren M. (1995). Attack behaviour and predatory success of *Asterias rubens* L. related to differences in size and morphology of the prey mussel *Mytilus edulis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 186: 207-220.
- Norstrom A.V., Nystrom M., Lokrantz J., Folke C. (2009). Alternative states on coral reefs: beyond coral-macroalgal phase shifts. *Marine Ecology-Progress Series*, 376: 295-306.
- O'Reilly C.M., Hecky R.E., Cohen A.S., Plisnier P.D. (2002). Interpreting stable isotopes in food webs: Recognizing the role of time averaging at different trophic levels. *Limnology and Oceanography*, 47: 306-309.
- Ortega L., Tuya F., Haroun R.J. (2009). The sea urchin *Diadema antillarum* Phillipi, 1845 influences the diversity and composition of the mobile mega-invertebrate community on rocky bottoms off the Canary Archipelago. *Revista De Biologia Marina Y Oceanografia*, 44: 489-495.
- Ortiz M., Jesse S., Stotz W., Wolff M. (2003). Feeding behaviour of the asteroid *Meyenaster gelatinosus* in response to changes in abundance of the scallop *Argopecten purpuratus* in northern Chile. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 157: 213-225.
- Osman R.W., Munguia P., Zajac R.N. (2010). Ecological thresholds in marine communities: theory, experiments and management. *Marine Ecology-Progress Series*, 413: 185-187.

- Paine R. T. (1974). Intertidal Community Structure, Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, 15: 93-120.
- Penney A.J., Griffiths C.L. (1984). Prey selection and the impact of the starfish *M. glacialis* and other predators on the mussel *Choromytilus meridionalis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 75: 19-36.
- Peterson B.J., Fry B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 293-320.
- Petraitis P.S., Dudgeon S.R. (2004). Detection of alternative stable states in marine communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 300: 343-371
- Petraitis P.S., Hoffman C. (2010). Multiple stable states and relationship between thresholds in processes and states. *Marine Ecology-Progress Series*, 413: 189-200.
- Phillips D.L. (2001). Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia*, 127: 166-170.
- Phillips D.L., Gregg J.W. (2003). Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, 136: 261-269.
- Phillips D.L., Newsome S.D., Gregg J.W. (2005). Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia*. 144: 520-527.
- Pinnegar J. K., Polunin N. V. C., Francour P., Badalamenti F., Chemello R., Harmelin-Vivien M. L., Hereu B., Milazzo M., Zabala M., D'Anna G., Pipitone C. (2000). Trophic cascades in benthic marine ecosystem: lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental conservation*, 27/2: 179-200.
- Pinnegar J.K., Polunin N.V.C., Badalamenti F. (2003). Long-term changes in the trophic level of western Mediterranean fishery and aquaculture landings. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60: 222-235.
- Piraino S., Brandini E., De Nitto F., Esposito L., Avian M. (1999). La diversità degli Cnidari nella riserva marina di Ustica. *Biologia Marina Mediterranea*, 6(1): 272-274.
- Pires A.M.S. (1992). Structure and dynamics of benthic megafauna on the continental-shelf offshore of Ubatuba, southeastern Brazil. *Marine Ecology-Progress Series*, 86: 63-76.
- Post D.M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83: 703-718.

- Power M. E., Tilman D., Estes J. A., Menge B. A., Bond W. J., Mills L. S., Daily G., Castilla J. C., Lubchenco J., Paine R. T. (1996). Challenges in the Quest for Keystone. *BioScience*, 46/8: 609-620.
- Privitera D., Chiantore M., Mangialajo L., Glavic N., Kozul W., Cattaneo-Vietti R. (2008). Inter - and intra-specific competition between *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in resource-limited barren areas. *Journal of Sea Research*, 60: 184-192.
- Ramirez-Llodra E., Company J.B., Sarda F., Rotllant G. (2010). Megabenthic diversity patterns and community structure of the Blanes submarine canyon and adjacent slope in the Northwestern Mediterranean: a human overprint? *Marine Ecology-an Evolutionary Perspective*, 31: 167-182.
- Régis M. B. (1978). Croissance de deux échinoïdes du golfe de Marseille (*Paracentrotus lividus* (Lmck) et *Arbacia lixula* L.). Aspects écologiques de la microstructure du squelette et de l'évolution des indices physiologiques. Thèse Doct Sci, Univ Aix-Marseille III.
- Régis M.B. (1978). Croissance de deux échinoïdes du golfe de Marseille (*P. lividus* (Lmck) et *A. lixula* (L.)). Aspects écologiques de la microstructure du squelette et de l'évolution des indices physiologiques. Thèse Doct Sci, Univ Aix-Marseille III.
- Relini G, Tunesi L. (2009). Protected Species according to the SPA/BIO Protocol (Barcelona Convention) present in Italy. *Biologia Marina Mediterranea*, 16 (suppl. 2).
- Riedl R. (1991). *Fauna e flora del Mediterraneo* ed. Franco Muzzio Editore.
- Riggio S., Milazzo M. (2004). Ricchezza specifica e biodiversità marina nell'isola di Ustica. *Naturalista siciliano*, 28: 559–586.
- Rochette R., Hamel J. F., Himmelman J. H. (1994): Foraging strategy of the asteroid *Leptasterias polaris*: role of prey odors, current and feeding status. *Marine Ecology Progress Series*, 106: 93-100.
- Ruitton S., Francour P., Bouderesque C. F. (2000). Relationship between algae, benthic herbivorous, invertebrates and fishes in rocky sublittoral communities of a temperate sea (Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50: 217-230.
- Ruppert E. E. , Barnes R. D. (1994). *Invertebrate zoology*. Saunders College Publishing, Fort Worth, 6° edizione.
- Sala E. (1996). The role of fish in the organization of a Mediterranean sublittoral community. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille II, France.

- Sala E., Boudouresque C.F., Harmelin-Vivien M. (1998). Fishing, trophic cascades, and structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos*, 82: 425-439.
- Sala E., Zabala M., (1996). Fish predation and the structure of the sea urchin *P. lividus* populations in the NW Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 140: 71-81.
- Santos R., Flammang P. (2005): Morphometry and mechanical design of tube foot stems in sea urchins: a comparative study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 315: 211-223.
- Santos R., Flammang P. (2007). Intra- and interspecific variation of attachment strength in sea urchins. *Marine Ecology Progress Series*, 332: 129-142.
- Savy S. (1987). Activity Pattern of the Sea-Star, *M. glacialis*, in Port-Cros Bay (France, Mediterranean Coast). *Marine Ecology*, 8 (2): 97-106.
- Scheibling R. E., Lauzon-Guay J. S. (2007). Feeding aggregation of sea star (*Asterias* spp. and *Henricia sanguinolenta*) associated with sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) grazing fronts in Nova Scotia. *Marine Biology*, 151: 1175-1183.
- Schoefield P. J. (2003). Habitat selection of two gobies (*Microgobius gulosus*, *Gobiosoma robustum*): influence of structural complexity, competitive interactions and presence of a predator. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 288: 125-137.
- Scianna C., Bonaviri C., Vega Fernández T., Badalamenti F., Gianguzza P. (2007). Preliminary data on escape speed of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* induced by the sea star *Marthasterias glacialis* on different substrates with different structural complexity. Programma e riassunti del I Congresso congiunto AIOL-SItE, Ancona, 17-20 settembre 2007.
- Shears N. T., Babcock R. C. (2002). Marine reserves demonstrate top-down control of community structure on temperate reefs. *Oecologia*, 132: 131-142.
- Siddon C. E., Witman J. D. (2003). Influence of chronic, low-level hydrodynamic forces on subtidal community structure. *Marine Ecology Progress Series*, 261: 99-110.
- Sih A. , Crowley P. , McPeck M. , Petranka J. , Strohmeier K. (1985). Predation, competition and prey communities: a review of field experiment. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 269-311.
- Sih A., Englund G., Wooster D. (1998). Emergent impacts of multiple predators on prey. *TREE*, 13: 350-355.

- Steinmetz J., Soluk D. A., Kohler S. L. (2008). Facilitation between herons and smallmouth bass foraging on common prey. *Environmental Biology of Fishes*, 81: 51–61.
- Steneck R.S., Graham M.H., Bourque B.J., Corbett D., Erlandson J.M., Estes J.A., Tegner M.J. (2002). Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental Conservation*, 29: 436-459.
- Strauss R. E. (1979). Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. *Transactions of the American Fisheries Society*, 108: 344-352.
- Strauss, S. Y. (1991). Indirect Effects in Community Ecology: Their Definition, Study and Importance. *TREE*, 6: 206 – 210.
- Suding K.N., Gross K.L., Houseman G.R. (2004). Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 46-53.
- Sutherland J. P. (1974). Multiple stable points in natural communities. *American Naturalist*, 108: 859–873.
- Sweatman H. (2008). No-take reserves protect coral reefs from predatory starfish. *Current Biology*, 18 n. 14: R598.
- Taylor R.B. (1998). Density, biomass and productivity of animals in four subtidal rocky reef habitats: the importance of small mobile invertebrates. *Marine Ecology-Progress Series*, 172: 37-51.
- Tegner M. J., Dayton P. K. (2000). Ecosystem effects of fishing in kelp forest communities. *Journal of Marine Science*, 57: 579-589.
- Temara A., Gulec I., Holdway D.A. (1999). Oil-induced disruption of foraging behaviour of the asteroid keystone predator, *Coscinasterias muricata* (Echinodermata). *Marine Biology*, 133: 501-507.
- Thomas G.E., Gruffydd L. D. (1971). The types of escape reactions elicited in the scallop *Pecten maximus* by selected sea-star species. *Marine Biology*, 10: 87-93.
- Tortonese E. (1965). Echinodermata (*Fauna d'Italia*, 6). Calderini Ed., Bologna.
- Tuya F., Hernandez J.C., Clemente S. (2006). Is there a link between the type of habitat and the patterns of abundance of holothurians in shallow rocky reefs? *Hydrobiologia*, 571: 191-199.
- Uthicke S. (2001). Nutrient regeneration by abundant coral reef holothurians. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 265: 153-170.

- Vacchi M., Bussotti S., Guidetti P., La Mesa G. (1998). Study of the coastal fish assemblage in the marine reserve of Ustica Island (Southern Tyrrhenian Sea). *Italian Journal of Zoology*, 63: 24-30.
- Valentincic T. (1973): Food finding and stimuli to feeding in the sea star *M. glacialis*. *Netherlands Journal of Sea Research*, 7: 191-199.
- Vasserot J. (1964). Defense passive de l'oursin *Arbacia lixula* contre *Marthasterias glacialis*. *Vie et Milieu*, Suppl. 1, 17: 173-176.
- Verlaque M. (1984). Biologie des juvéniles de l'oursine herbivore *P. lividus* (Lamarck): sélectivité du brutage et impact de l'espèce sur le communautés algales de substrat rocheux en Corse (Méditerranée, France). *Botanica Marina*, 27: 401-424.
- Verlaque M., Nedelec H., (1983). Biologie de *P. lividus* (Lamarck) sur substratum rocheux en Corse (Méditerranée, France): alimentation des adultes. *Vie et Milieu*, 33: 191-202.
- Verling E., Crook A. C., Barnes D. K. A., Harrison S. C. (2003). Structural dynamics of a sea-star (*M. glacialis*) population. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83: 583-592.
- Vielmini I., Chiantore M., Gianguzza P., Bonaviri C., Mangialajo L., Cattaneo-Vietti R., Riggio S. (2006). Protection effects on feeding and reproduction of *P. lividus* and *A. lixula* on barren grounds at Ustica Island MPA (Western Mediterranean, Italy). *In Ecologia. Atti del XV Congresso Nazionale della Società Italiana di Ecologia* (Torino, 12-14 settembre 2005).
- Villalobos F.B., Tyler P.A., Young C.M. (2006). Temperature and pressure tolerance of embryos and larvae of the Atlantic seastars *Asterias rubens* and *Marthasterias glacialis* (Echinodermata : Asteroidea): potential for deep-sea invasion. *Marine Ecology-Progress Series*, 314: 109-117.
- Villamor A., Becerro M.A. (2010). Matching spatial distributions of the sea star *Echinaster sepositus* and crustose coralline algae in shallow rocky Mediterranean communities. *Marine Biology*, 157: 2241-2251.
- Vizzini S. (2009). Analysis of the trophic role of Mediterranean seagrasses in marine coastal ecosystems: a review. *Botanica Marina*, 52: 383-393.
- Vizzini S., Mazzola A. (2008). The fate of organic matter sources in coastal environments: a comparison of three Mediterranean lagoons. *Hydrobiologia*, 611: 67-79.

- Vizzini S., Mazzola A. (2009). Stable isotopes and trophic positions of littoral fishes from a Mediterranean marine protected area. *Environmental Biology of Fishes*, 84: 13-25.
- Vizzini S., Sara G., Mateo M.A., Mazzola A. (2003). $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ variability in *Posidonia oceanica* associated with seasonality and plant fraction. *Aquatic Botany*, 76: 195-202.
- Walters L. J., Wetthey D. S. (1996). Settlement and early post-settlement survival of sessile marine invertebrates on topographically complex surfaces: the importance of refuge dimensions and adult morphology. *Marine Ecology Progress Series*, 137: 161-171.
- Warwick R.M., Clarke K.R. (1991). A Comparison of some methods for analysing changes in benthic community structure. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 71: 225-244.
- Waters J.M., Roy M.S. (2003). Global phylogeography of the fissiparous sea-star genus *Coscinasterias*. *Marine Biology*, 142: 185-191.
- Widdicombe S., Austen M.C., Kendall M.A., Olsford F., Schaanning M.T., Dashfield S.L., Needham H.R. (2004) Importance of bioturbators for biodiversity maintenance: indirect effects of fishing disturbance. *Mar Ecol Prog Ser*, 275: 1-10.
- Wootton J.T. (1993). Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction chains and interaction modifications. *American Naturalist*, 141: 71–89.
- Wootton R.J. (1992). Chapter 9: Biotic interactions: II. Competition and mutualism. In: Wootton, R. J. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall, pp.216 – 237.
- Wright J.T., Dworjanyn S.A., Rogers C.N., Steinberg P.D., Williamson J.E., Poore A.G.B. (2005). Density-dependent sea urchin grazing: differential removal of species, changes in community composition and alternative community states. *Marine Ecology-Progress Series*, 298: 143-156.
- Yingst J.Y. (1976). Utilization Of Organic-Matter In Shallow Marine-Sediments By An Epibenthic Deposit-Feeding Holothurian. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology* 23: 55-69.
- Yun S., Thorndyke M.C., Elphick M.R. (2007). Identification of novel SALMFamide neuropeptides in the starfish *M. glacialis*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 147: 536–542.

RINGRAZIAMENTI

I miei ringraziamenti vanno in primo luogo alla Dott.ssa Paola Gianguzza ed al Dott. Fabio Badalamenti, guide scientifiche e spirituali che hanno reso possibile lo svolgimento di questa ricerca.

La ricerca è stata condotta presso il Laboratorio di Ecologia Marina con il tutoraggio del Prof. Silvano Riggio, fonte inesauribile di consigli e suggerimenti. Ringrazio inoltre il Laboratorio di Biologia Marina e Risorse presso il quale sono state condotte le analisi isotopiche.

Un ringraziamento va a chi mi è stato vicino nelle situazioni scientificamente complesse: grazie alla Dott.ssa Chiara Bonaviri, al Dott. Davide Agnetta ed al Dott. Tomás Vega Fernández.

Desidero ringraziare anche gli altri componenti del gruppo di ricerca che a vario titolo hanno contribuito allo svolgimento della tesi con il loro prezioso aiuto sia in campo e in laboratorio: Mariagrazia Picciotto, Simona Noè, Alice Mirasole, Silvia Ferrante, Giulia Visconti, Davide Perricone, Giorgio Aglieri.

Un ringraziamento particolare va al Dott. Nicola Galasso che vestendo i panni dell'amico piuttosto che del collega, ha sempre concesso il suo sostegno.

Un ringraziamento va anche alla Capitaneria di Porto di Palermo ed alla Delegazione di Spiaggia di Ustica. Questa tesi fa parte del progetto di ricerca "Monitoraggio delle popolazioni di *Paracentrotus lividus* e *Arbacia lixula* ai fini della tutela della diversità biologica dell'AMP 'Isola di Ustica'" finanziato dal Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio e del Mare.

Chi mi è stata sempre vicina, soprattutto nei momenti di crisi è la donna con la quale ho condiviso gli ultimi 13 anni della mia vita: grazie *Laura!!!*