

L'estatge infralitoral de la costa del Montgrí i les illes Medes: comunitats algals i poblacions de garotes

Bernat Hereu¹

¹ Departament d'Ecologia, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona



Introducció

Les algues són els organismes que dominen la majoria de paisatges submarins bentònics. De fet, les algues són presents a totes les comunitats bentòniques del nostre litoral, des de la superfície del mar fins a fondàries que poden superar els 100 metres. Tot i que agrupem les algues en un gran grup genèric, es tracta en realitat d'un conjunt molt heterogeni, amb una gran quantitat d'espècies que tenen característiques molt diferents entre elles, amb requeriments fisiològics i resposta a les condicions ambientals també diferents i que condicionen la seva distribució. Així, cada espècie s'ha adaptat a viure en un ambient amb unes condicions determinades d'il·luminació, hidrodinamisme i disponibilitat de nutrients, tipus de substrat o temperatura (Ollivier, 1929; Feldmann, 1937; Péres i Picard, 1964; Riedl, 1966; Ros *et al.*, 1985). Com a resultat d'aquesta sèrie de factors ambientals, que segueixen essencialment un gradient batimètric, podem observar una marcada zonació, de forma que cada espècie o comunitat només és present en un rang de profunditats determinat. D'aquesta forma, en el litoral marí trobem un paisatge organitzat en bandes horitzontals; aquestes bandes poden assimilar-se a diferents tipus de comunitats.

Pel fet que les condicions ambientals són força diferents en funció de la batimetria i d'altres factors, les característiques d'aquestes comunitats també ho són. Així, les espècies i comunitats més superficials, que són sotmeses a una elevada irradiació, alt hidrodinamisme i aportació important de nutrients, són més productives i tenen cicles estacionals molt marcats; en contrast, les comunitats de fondària tenen una dinàmica i un creixement més lent a causa de les restriccions de llum i de l'aportació de nutrients (Johnson, 1969; Ballesteros, 1984).

Tots aquests factors interactuen i determinen una gran diversitat de condicions ambientals que es tradueixen en una gran diversitat d'espècies adaptades a viure en cadascuna d'aquestes condicions. Aquest fet és especialment evident a la Mediterrània, on s'han identificat més de 800 espècies, més de 500 de les quals són citades a les costes catalanes (Ballesteros, 1984), i 300 a la costa del Montgrí i les illes Medes (Ballesteros *et al.*, 1984; Hereu i Linares, 2003; Hereu *et al.*, 2010).

Atès l'important paper ecològic que tenen, les algues són un component fonamental dels ecosistemes bentònics marins. Són els principals productors primaris que aporten matèria orgànica a la xarxa tròfica: d'una banda, a través dels herbívors, com les salpes o les garotes (Kempf, 1962; Verlaque, 1987; Sala, 1996), i de l'altra, sobretot a través dels detritívors, que descomponen i processen les frondes despreses al final de l'època de producció (Odum i De la Cruz, 1963).

A més de la seva funció com a productors primaris, les algues tenen un important paper estructural. A causa de la gran diversitat de formes i mides de les diferents espècies, les comunitats algals s'organitzen en diferents estrats de vegetació: un estrat incrustant format per algues calcàries incrustants; un o diversos estrats arbustius; un estrat erecte dominat per macroalgues amb un port erecte, i un estrat epifític format per espècies epifítiques que viuen sobre les altres algues. Segons el seu grau de complexitat, cada comunitat algal pot tenir un o més d'aquests estrats, de manera que les comunitats amb estadis successional més avançats són les més estructurades.

Aquesta alta complexitat estructural no només afecta les pròpies algues. En els ambients marins litorals, on la majoria d'animals i algues viuen fixats al substrat, hi ha una forta competència per l'espai. L'estructura de les algues ofereix, per una part, una superfície on una gran quantitat d'organismes, tant animals com plantes, s'hi adhereixen utilitzant-les com a base de fixació. Així, per exemple, s'ha arribat a comptar fins a 150 espècies d'algues epífites fixades sobre el tal·lus d'una espècie de *Cystoseira* (Naegele i Naegele, 1961). L'estructura tridimensional de les algues crea alhora una gran quantitat de microambients que són aprofitats per molts altres organismes (crustacis, mol·luscs, poliquets...), que viuen entre les frondes o dins de les estructures calcàries que creen les algues incrustants. Aquesta riquesa d'organismes és aprofitada per altres espècies que s'hi alimenten, com les larves de peixos, que, alhora que hi troben aliment, es protegeixen dels depredadors. D'aquesta manera, a més de la pròpia riquesa específica, les algues creen una estructura en la que viu i interacciona una gran quantitat d'organismes; sovint s'han comparat les comunitats algals ben desenvolupades amb les selves tropicals pel que fa a la seva complexitat i biodiversitat (Fotografia 1).



Fotografia 1. Les comunitats algals ben desenvolupades tenen una alta diversitat i complexitat estructural (Fotografia: Bernat Hereu).

Finalment, a més del valor florístic i faunístic per se, les algues tenen un important valor paisatgístic. Si tenim en compte que a les costes mediterrànies, i especialment a la costa del Montgrí i les illes Medes, hi ha una gran tradició en la pràctica d'activitats subaquàtiques, les comunitats algals i tota la seva fauna associada (tant invertebrats com peixos) constitueixen uns paisatges únics per a l'observació i l'estudi de la natura.

En els darrers anys, l'interès per les comunitats fitobentòniques ha augmentat, en haver-se identificat una sèrie de factors que poden afectar les comunitats algals i, per tant, modificar el paisatge submarí.

Per una part, l'efecte de l'herbivorisme per la superpoblació de garotes derivada de la sobrepesca dels seus depredadors. Una altra causa de canvis en les comunitats algals són els efectes difusos relacionats amb canvis a les condicions ambientals, contaminació, etc. L'aparició d'espècies invasores és també una possible causa de canvis en les comunitats algals. Ja hi ha exemples d'algues que han estat introduïdes i que, en substituir les espècies autòctones, han provocat canvis dràstics en les comunitats. Aquest és el cas d'*Asparagopsis armata*, que en l'època de màxima producció domina totalment les comunitats on és present (Sala, 1996). Recentment, hom ha trobat *Womersleyella setacea* a la costa del Montgrí (Hereu et al., 2010) i, un any més tard, ja a les illes Medes (B. Weitzmann, com. pers.). Altres espècies d'algues invasores presents a molts indrets del Mediterrani, però no a la costa del Montgrí, com *Caulerpa racemosa* i *Lophocladia lallemandi*, hi poden arribar en algun moment. Pel que fa a d'altres espècies, com *Siganus luridus*, un peix herbívor originari del mar Roig i recentment observat en aigües de la Côte d'Azur (França), poden també canviar les comunitats algals per una nova pressió d'herbivorisme.

Estructura i dinàmica de les comunitats algals

Tots aquests factors afecten tant la distribució com la fisiologia de les espècies, de forma que les diferents comunitats no només tenen una composició específica determinada, sinó que també tenen una estructura i una dinàmica diferents.

Les comunitats més superficials, pel fet que reben més irradiació i més aportació de nutrients a causa d'un major hidrodinamisme, són molt productives. Tant és així que algunes espècies que les componen poden fer creixements espectaculars cada primavera i renovar quasi el 100% de la biomassa cada any. Així, en renovar amb facilitat la seva biomassa, les comunitats més superficials són molt resistents a les perturbacions, ja que es poden recuperar fàcilment. Per això és a les zones més somes on solem trobar la majoria dels herbívors, com les garotes i les salpes. Contràriament, les comunitats de fondària tenen el creixement molt més limitat: la llum és escassa i només els corrents de fons unidireccionals els poden proporcionar els nutrients indispensables per al seu creixement. Aquestes comunitats tenen una dinàmica molt lenta: són molt poc productives, i la majoria d'espècies no mostren grans variacions de biomassa al llarg de l'any. A més, moltes espècies acumulen substàncies de reserva o inverteixen part del seu creixement a construir components estructurals. Per això aquestes comunitats no poden suportar una pressió d'herbívors gaire forta –a més de ser molt sensibles a d'altres perturbacions–, per la lenta capacitat de recuperació que tenen.

Aquest patró es va formalitzar en un model integrador (Ballesteros, 1991) en el que les comunitats algals i el seu cicle anual es poden organitzar en un espai generat segons dos eixos de producció/diversificació i biomassa/heterogeneïtat. Aquest model, a

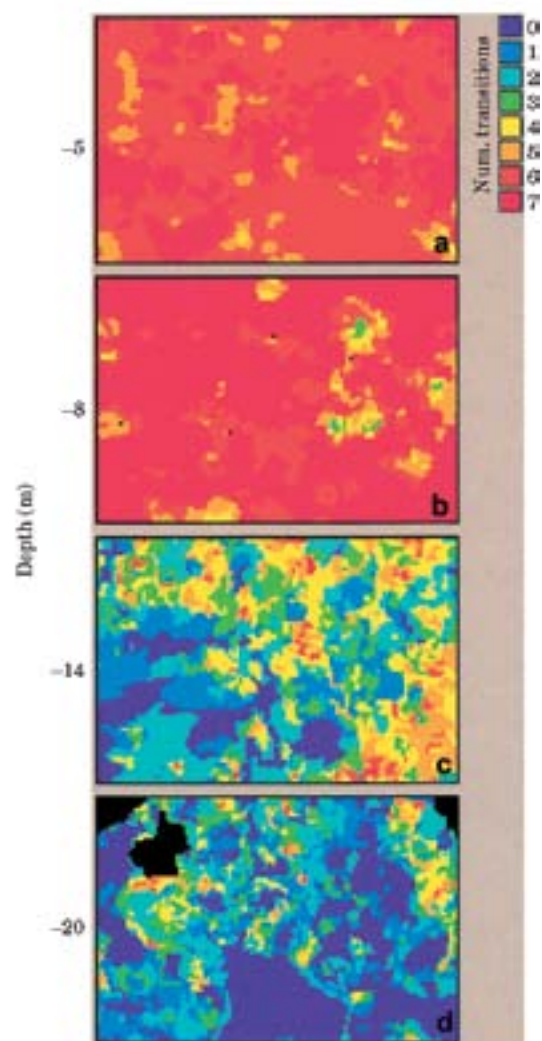


Figura 1. Mapes d'intensitat de transició resultant de la superposició d'imatges de la mateixa parcel·la a diferents fondàries. La tonalitat del color (de negre=0 a vermell=7) denota el nombre de transicions produïdes al llarg de l'estudi (2 anys) en cada parcel·la (vegeu llegenda). El nombre de transicions reflexa la dinàmica de la comunitat. (A) Comunitats algals fotòfiles, -5m, (b) Comunitats algals esciòfiles, -8m (c) Comunitats del precoral·lígen, -14m (d) Comunitats del coral·lígen, -20m. (Extret de Garbou *et al.*, 2002).

més, descriu que les comunitats són estables a determinats graus de perturbació. No obstant això, quan les perturbacions són molt fortes, aquestes comunitats es modifiquen i esdevenen altres comunitats diferents, però també estables, de forma que el canvi o degradació de les comunitats algals pot esdevenir irreversible, almenys a escala mitjana.

Els treballs sobre l'ecologia de les comunitats algals que s'han anat desenvolupant a les illes Medes i la costa del Montgrí han anat confirmant aquest model general. Així, en un estudi sobre la dinàmica de les comunitats bentòniques marines (Garrabou, 1997; Garrabou *et al.*, 2002), es va determinar la dinàmica de les comunitats bentòniques a diferents fondàries basant-se en els canvis que presenta la cobertura de diferents espècies al llarg d'un rang batimètric. Aquest estudi va demostrar que les comunitats més superficials tenen una taxa de renovació elevada, mentre que les comunitats de fondària, dominades per animals, però també per algues més parsimonioses, tenen una taxa de renovació i una dinàmica molt lenta (Figura 1, vegeu capítol 6).

El paper de les interaccions tròfiques

Els treballs d'Enric Sala (Sala, 1996, 1997; Sala i Ballesteros, 1997; Sala i Boudouresque, 1997) varen incloure les algues i les comunitats algals en el seu estudi sobre els canvis que provoca la sobrepesca en l'estructura de la xarxa tròfica i en la composició de les comunitats bentòniques. Aquesta mena d'estudis han sovintejat en la literatura científica des de la dècada de 1990, quan es va evidenciar el paper de les reserves marines com a eina de gestió per a la conservació dels ecosistemes litorals.

Els estudis esmentats de Sala, pioners a la Mediterrània en aquesta temàtica juntament amb altres autors (Kempf, 1962; Verlaque, 1987), varen permetre formalitzar un model de funcionament dels ecosistemes bentònics en el que l'abundància de peixos depredadors en determina la composició i estructura a través dels canvis en la intensitat de les interaccions tròfiques que es transmeten a nivells inferiors, fins a les comunitats algals (Sala *et al.*, 1998a; Sala, 2004) (Figura 2). Aquest model estableix que a les reserves marines els peixos depredadors controlen les poblacions de garotes, considerades una espècie clau i els principals herbívors de la Mediterrània, i, indirectament a través dels efectes de l'herbivorisme de les garotes, també controlen les comunitats

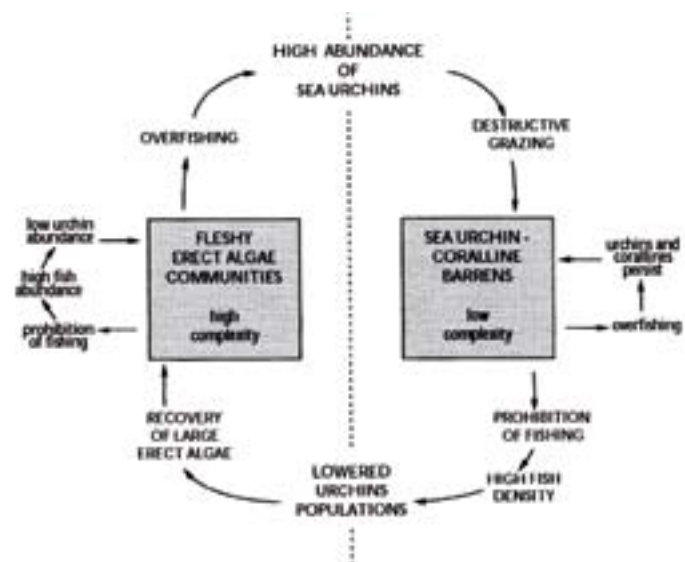


Figura 2. Model del funcionament i estructura de les comunitats algals infralitorals de la Mediterrània Occidental, on els estats terminals (comunitats algals ben desenvolupades i blancalls dominats per garotes) i els processos de transició estan determinats per la pressió de pesca. (extret de Sala *et al.*, 1998a).

algals. Així, la sobrepesca pot provocar, per aquests efectes tròfics en cascada, un canvi d'estat en les comunitats, que altera comunitats algals ben desenvolupades, amb una estructura complexa composta per diferents estrats i amb una alta diversitat associada, i les transforma en comunitats sobrepasturades menys diverses i dominades per espècies calcàries incrustants i algues oportunistes capaces de suportar la pressió dels herbívors (Fotografia 2).

Dins d'aquest marc temàtic, Sala va determinar també el paper dels peixos com a herbívors, ja que va observar que en zones amb alta abundància de peixos, aquests eliminen les algues erectes dominants i així permeten que altres algues oportunistes, com la introduïda *Asparagopsis armata*, hi creixin (Sala i Ballesteros, 1997; Sala i Boudouresque, 1997). Aquesta sèrie de treballs va poder determinar també l'important paper dels peixos en el control i la conservació de les comunitats algals, ja sigui com a depredadors d'invertebrats, ja sigui com a herbívors (Fotografia 3).



Fotografia 2. Les garotes poden modificar completament les comunitats algals, transformant comunitats molt diverses i complexes en comunitats empobrides, dominades per algues calcàries incrustants i filamentosos (Fotografia: Bernat Hereu).



Fotografia 3. Els espàrids, com aquesta són depredadors de garotes, però com a omnívors, també són uns importants consumidors d'algues (Fotografia: Josep Clotas i Marta Cunillera).

Integrant tots els factors

En una sèrie de treballs més recents (Hereu 2006; Hereu *et al.*, 2008), es va comprovar experimentalment quin paper relatiu tenen els factors ambientals i els factors biòtics en l'estructuració de les comunitats algals, i com aquests interaccionen.

Per una banda, es va poder comprovar que les garotes tenen realment un efecte molt important sobre les comunitats algals, ja que la seva forma de menjar elimina completament la coberta algal, excepte les algues calcàries incrustants. Per contra, tot i que sí determinaven l'abundància d'algunes espècies, l'efecte dels peixos (majoritàriament sargs i salpes) sobre les comunitats algals és menys important ja que, a diferència de les garotes, aquests mengen els extrems de les algues sense arrancar

tot el tal·lus, la qual cosa permet el seu creixement posterior (Fotografia 4).

A més, es va poder observar que segons la seva estratègia vital, determinada per factors ambientals, cada espècie d'alga respon de forma diferent a l'efecte dels herbívors. Així, hom va identificar diferents estratègies segons la combinació entre el cicle vital i la resposta a la pressió d'herbivorisme.

Les espècies estacionals amb gran creixement a la primavera (e.g. dictiotals, *Padina pavonica*, etc.) no es veuen gaire afectades pels herbívors, ja que el seu fort creixement pot superar amb escreix les pèrdues produïdes per aquests.

A més, en tenir un cicle anual, a la primavera següent tornen a créixer amb la mateixa abundància, encara que hagin estat molt depredades l'any anterior. Hi ha, a més, espècies oportunistes de creixement estacional (e.g. *Acetabularia acetabulum*, *Ulva rigida*) que es poden veure fins i tot afavorides per les garotes, ja que aquestes eliminen els seus competidors i els deixen un espai lliure per créixer.

Un altre grup són les algues calcàries incrustants, que no es veuen gaire afectades per l'efecte dels herbívors (e.g. *Mesophyllum alternans*), o fins i tot poden ser beneficiades (e.g. *Litophyllum incrustans*) per l'efecte d'eliminar els competidors (les algues erectes d'estrats superiors).

Contràriament, les algues perennes són les més afectades per l'efecte dels herbívors, especialment per les garotes. A diferència de les algues estacionals, les algues perennes tenen uns paràmetres demogràfics que corresponen a una biologia molt més pausada, ja que viuen diversos anys i tenen un creixement molt més lent, de forma que quan les garotes les eliminen, la seva dinàmica no els permet compensar la pèrdua provocada pels herbívors. Aquestes algues, en especial les espècies del gènere *Cystoseira*, però també moltes altres (*Corallina elongata*, *Halopteris spp.*, *Codium vermilara*, *Jania spp.*, *Sphaerococcus coronopifolius*, etc.), són precisament les que mantenen unes comunitats algals ben estructurades i conservades, ja que són les que tenen major port i formen l'estructura "de bosc" de les comunitats, cosa que permet una màxima diversitat i funcionalitat.

Un exemple extrem d'aquesta dinàmica són les comunitats d'algues que es troben a més fondària, on la dinàmica encara es més lenta. En recents estudis a la costa del Montgrí i a les illes Medes, Navarro *et al.* (2011) han analitzat mitjançant paràmetres demogràfics (com la densitat, estructura de talles, creixement, reclutament i mortalitat) l'estructura i dinàmica de poblacions de *Cystoseira zosteroides*. Aquestes algues, que tenen un tal·lus perenne de fins a 10 cm d'alçada i renoven les fulles anualment, a la costa del Montgrí i les Medes són relativament abundants i es troben entre 20 i 35 m de fondària (vegeu capítol 2). Es varen poder determinar uns creixements del tal·lus molt baixos, de forma que s'han pogut datar alguns individus, de poc més de 10 cm d'alçada, en més de 50 anys d'edat. Aquests resultats concorden amb altres



Fotografia 4. Les salpes són peixos importants herbívors que tenen un paper important en la dinàmica de les comunitats algals (Fotografia: Josep Clotas i Marta Cunillera).

estudis realitzats a d'altres indrets del Mediterrani, on també sobreviuen encara poblacions d'aquestes algues de fondària (Hereu *et al.*, 2008; Ballesteros *et al.*, 2009).

A causa de la seva fragilitat i lent creixement, que no permeten una recuperació a mitjà termini, aquestes comunitats de fondària són especialment vulnerables a perturbacions mecàniques, com les xarxes de pesca o les àncores d'embarcacions, i també ambientals, especialment les produïdes pel canvi de transparència de l'aigua o la sedimentació. Tant es així, que aquestes comunitats han desaparegut de la majoria de zones on havien estat descrites no fa més de 50 anys (Giaccone i Bruni, 1973; Thibaut *et al.*, 2005; Serio *et al.*, 2006), i resten només poblacions en algunes zones ben conservades del litoral.

El seguiment biològic de les comunitats algals

A més de permetre conèixer millor la dinàmica i el funcionament de les comunitats algals, aquesta sèrie de treballs va permetre aplicar i desenvolupar una tècnica semiquantitativa que permet un control efec-tiu i fàcilment replicable de les comunitats algals, per al seu estudi i monitoratge. Aquesta tècnica consisteix en el recompte de la cobertura mitjançant els anomenats "algòmetres": un quadrat de superfície coneguda, subdividit en reticles, a cadascun dels quals es compta la presència de cada espècie d'un llistat de les algues més conspicues (Fotografia 5).



Fotografia 5. Els "algòmetres" són quadres reticulats en subquadres on es compta la presència i cobertura de les algues més conspicues. Es realitzen in situ, i han mostrat ser el millor mètode per a calcular la composició de les comunitats algals (Fotografia: Bernat Hereu).

A més, es va posar de rellevància que l'estudi de les comunitats algals s'ha de fer específicament, i no com a "grups funcionals" definits segons la forma o l'estructura de les espècies, i que han estat utilitzats a molts estudis. La utilització de "grups funcionals" pot emascarar diferents efectes, perquè dins de cada "grup funcional" es poden trobar espècies amb diferents estratègies vitals que responen de forma diferent a les diferents perturbacions. És a dir, no és el mateix tenir comunitats dominades per dictiotals (algues estacionals i molt resistents a l'herbivorisme, com *Dictyota dichotoma*), que comunitats dominades per algues perennes com *Cystoseira spp.* (molt sensibles a l'efecte dels herbívors i altres perturbacions, que formen comunitats molt estructurades i diverses), tot i que ambdós grups d'espècies es puguin classificar dins del mateix "grup funcional".

A més, atesa la necessitat d'identificar a nivell específic els components de la comunitat, el mostreig in situ és la millor metodologia per a l'estudi d'aquestes comunitats, ja que permet una òptima observació i iden-

tificació de les diferents espècies, incloses les que formen els estrats inferiors, que poden quedar cobertes per espècies arborescents. Alguns estudis han comparat aquest mètode amb l'anàlisi de fotografies (Sant, 2003), i arriben a la conclusió que els resultats obtinguts mitjançant fotografies són molt menys precisos i permeten una menor resolució.

Aquesta tècnica va permetre incorporar el monitoratge de les comunitats algals en el programa de seguiment del patrimoni natural de les illes Medes, amb l'objectiu de detectar possibles canvis en les comunitats, ja fos pels efectes de la gestió (en relació a l'abundància de peixos i garotes), ja fos a causa de pertorbacions puntuals o l'aparició d'espècies invasores.

Els resultats d'aquest seguiment mostren certes diferències en la composició de les comunitats entre la costa del Montgrí i la Reserva Marina. Concretament, en algunes zones de la Reserva, s'ha pogut observar recentment un augment important de la cobertura de *Cystoseira* spp., que pot arribar a formar comunitats (vegeu capítol 2). Aquest augment pot respondre als canvis produïts a l'estructura de la xarxa tròfica com a conseqüència de la protecció. El fet que aquestes comunitats hagin aparegut al cap de més de 20 anys després de l'establiment de l'Àrea Protegida posa en evidència que, tot i que els peixos responen ràpidament a la protecció, els efectes secundaris en els ecosistemes poden trigar desenes d'anys (Sala *et al.*, 2012).

A més, el monitoratge de les comunitats algals va permetre detectar pertorbacions puntuals que ens han fet adonar de la fragilitat d'aquestes comunitats.

Per una part, una de les comunitats d'algues de fondària del Montgrí va patir una alta mortalitat per l'erosió produïda per una xarxa abandonada, que va arrencar més del 40% dels peus de *Cystoseira zosteroides* (Navarro *et al.*, 2011). Tenint en compte la lenta dinàmica d'aquesta espècie, aquesta mortalitat pot determinar la viabilitat d'aquesta població a mitjà termini, fet que mostra la necessitat de protegir aquestes poblacions de tot tipus de pertorbacions mecàniques.

Una altra pertorbació important va ser el temporal de Sant Esteve de l'any 2008. Aquest temporal va denudar completament els fons de blocs fins a més de 10 metres de fondària, ja que la força del temporal va moure els blocs i aquests es van erosionar entre ells. El resultat és que en alguns fons es va perdre més del 70% de la coberta algal, especialment a la costa del Montgrí. En canvi, a les comunitats amb substrat rocós sòlid, les comunitats algals a penes es varen veure afectades (Garcia-Rubies *et al.*, 2009).

El sorprenent d'aquest estudi és que les comunitats algals no s'han recuperat al cap de més de tres anys, ja que, tot i que existeix una coberta algal, la composició específica és encara molt diferent de les comunitats no afectades.

Aquest seguiment ens indica que, encara que es tracti de comunitats molt dinàmiques, les comunitats algals fotòfiles tenen una capacitat de recuperació lenta en el cas de ser pertorbades i, tot i que tenen una certa cobertura, les comunitats pertorbades són molt diferents de les comunitats ben desenvolupades pel que fa a composició, estructura i funcionalitat.

Les garotes: espècies clau per a les comunitats algals

En aquest mateix àmbit d'estudi, les garotes (equinoideus, equinoderms) van ser identificades a com a espècies clau en el funcionament dels ecosistemes. A causa de la sobrepesca, hom sospita que les altes densitats de les poblacions de garotes del litoral mediterrani són relativament recents, amb unes conseqüències molt negatives per a les comunitats algals, ja que la major part dels fons mediterranis mostren senyals de sobrepastura, amb comunitats empobrides formades només per un estrat incrustant i algunes espècies arbustives (anomenats "blancalls" per l'aspecte clar que té el fons, a causa del color de les algues incrustants), per l'excessiva pressió herbívora de les garotes (Sala *et al.*, 1998a). Per aquest motiu, les poblacions de garotes (principalment *Paracentrotus lividus* i *Arbacia lixula*, que són les més abundants i les que tenen un major efecte sobre les comunitats algals al Mediterrani) es varen incorporar al programa de seguiment de la Reserva Marina de les illes Medes, amb la finalitat de comparar l'evolució de la seva densitat i estructura demogràfica dins i fora de la Reserva, així com valorar fins a quin punt una elevada densitat de peixos és capaç de controlar demogràficament les poblacions de garotes. En aquesta monitorització, es va mesurar la densitat i estructura de mides de garotes en diferents estacions de la zona protegida de les illes Medes i de la costa del Montgrí, i en dos tipus de substrat diferents (parets homogènies i fons de blocs amb multitud d'esquerdes i refugis) (Fotografia 6).



Fotografia 6. En el comptatge de garotes durant el programa de seguiment es conten i es mesura el diàmetre de les garotes en unitats de 50 m², determinades per una cinta mètrica de 50 m que es va resseguint amb una barra de 1 m d'allargada (Fotografia: Bernat Hereu).

La sèrie temporal de l'evolució de densitat de *Paracentrotus lividus* no mostra una gran diferència de densitats entre dins i fora de la reserva. La diferència més conspícua és la variabilitat tan alta que mostren les poblacions de fora de la reserva que, analitzant l'estructura de talles, es pot comprovar que responen a pics de reclutament molt importants que fan augmentar molt la densitat en determinats anys, però que queden atenuats en els anys posteriors (Sala *et al.*, 1998b; Hereu *et al.*, 2012) (Figures 3 i 4).

Aquests resultats són aparentment contradictoris amb les teories de cascades tròfiques, que prediuen un control de les poblacions de garotes per depredació dins les reserves marines. No obstant això, la recerca paral·lela que es va anar fent durant aquest seguiment (Sala, 1996, 1997; Sala i Zabala, 1996; Sala *et al.*, 1998; Hereu 2004, 2005; Hereu *et al.*, 2004, 2005) va donar la clau per explicar aquesta tendència: la interacció entre multitud de factors que determinen diferents fases del cicle vital de les garotes pot desviar els resultats de les prediccions dels models deterministes.

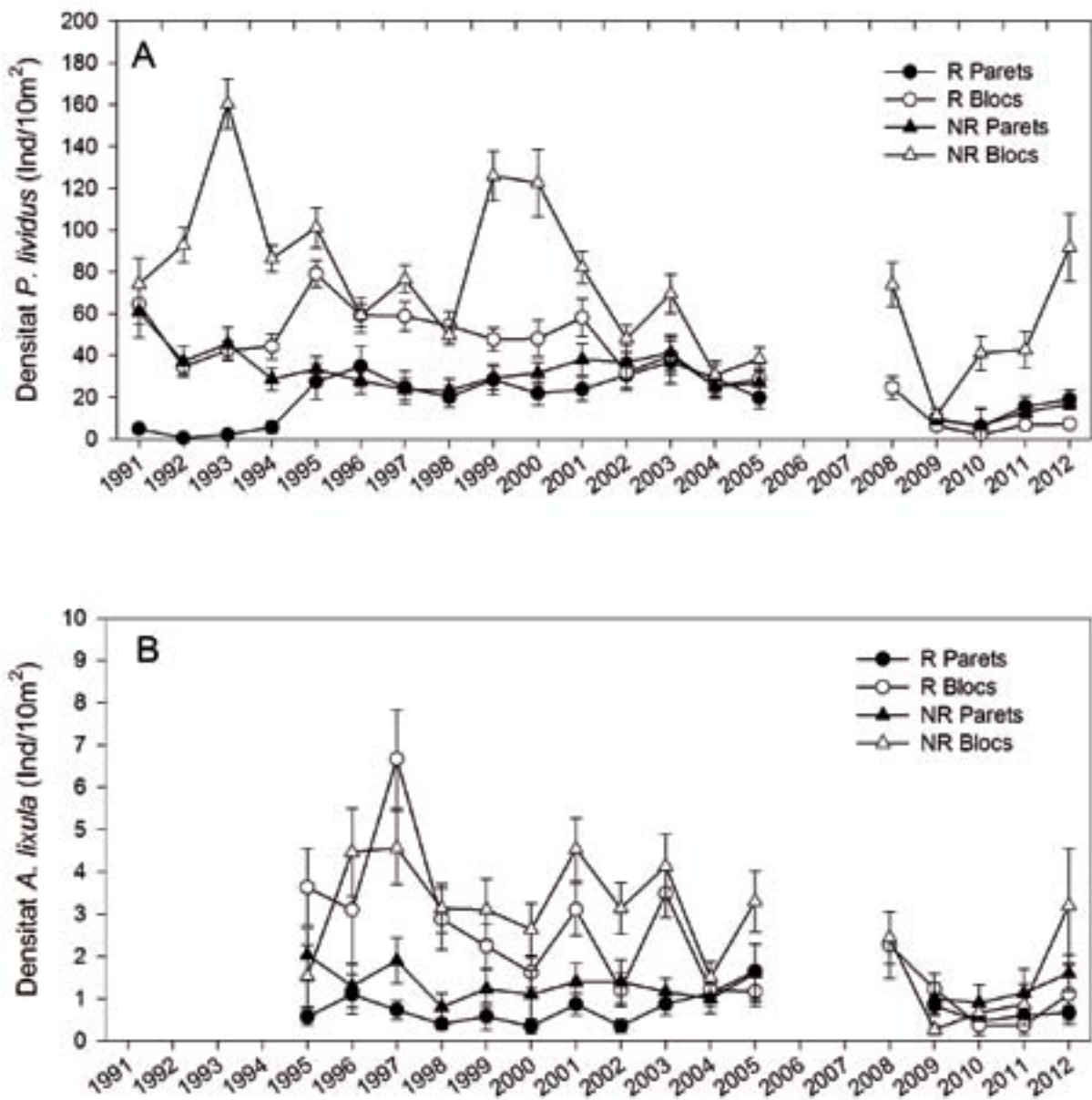


Figura 3. Evolució de la densitat de garotes a les Illes Medes (R) i la costa del Montgrí (NR), en fons de blocs i parets verticals. A) *Paracentrotus lividus*, b) *Arbacia lixula*.

Les pautes de reclutament de les garotes es varen identificar com un procés clau per entendre les poblacions d'aquesta espècie. En una sèrie de treballs on es varen instal·lar col·lectors artificials de larves de garotes, es va poder comprovar que el reclutament de *P. lividus* mostra unes pautes molt variables tant temporalment com espacialment (Hereu *et al.*, 2004). Així, es va poder observar una gran variabilitat interanual (de més d'un ordre de magnitud) en l'arribada de reclutes, que en alguns punts i anys poden ser de més de 10.000 individus/m². A més, l'assentament no mostra cap pauta espacial determinada, sinó que sembla produir-se de forma aleatòria, probablement lligada a les condicions oceanogràfiques.

Aquests resultats tenen una gran importància a l'hora d'entendre el paper de les reserves marines en la dinàmica de les poblacions de garotes. Les larves de *P. lividus* tenen una capacitat de dispersió molt elevada, i això els permet arribades massives arreu, inclús en llocs on les poblacions d'adults són molt baixes. Això fa pensar que les poblacions de l'interior de les reserves marines no són tancades i poden rebre entrades massives de larves produïdes en altres indrets, on l'abundància d'adults pot ser molt elevada. Tot i el potencial depredador dels peixos, aquestes arribades massives de larves poden mantenir poblacions de garotes elevades fins i tot dins de les reserves marines, com les illes Medes, on l'abundància de depredadors és molt elevada.

Enfront de l'efecte aleatori i desestabilitzador del reclutament, la depredació és un procés estabilitzador per al control de les poblacions de garotes. En una sèrie d'estudis experimentals, es va demostrar que la taxa de depredació sobre garotes adultes és molt més alta dins la Reserva (Sala i Zabala, 1997). No obstant això, es va poder comprovar que no només els sargs, tal com estava descrit per a la resta de la Mediterrània, sinó també moltes altres espècies de peixos, majoritàriament de la família dels làbrids, són importants depredadors de garotes, especialment de les fases juvenils (entre 0,2 i 1 cm de diàmetre) i tenen una gran importància en el control de les poblacions (Sala, 1997; Hereu *et al.*, 2005) (Fotografia 7). Així, es va poder determinar que la mida dels peixos també té una gran importància en aquesta relació depredador-presa i, consegüentment, en el control de les poblacions de garotes: a partir de certa mida, les garotes assolixen una talla refugi per a cada espècie de depredador (a partir de la qual ja no poden ser depredades). Ja que la mida dels peixos en zones pesquades és menor, fins i tot pel que fa a espècies petites sense interès comercial, el potencial de control per depredació també disminueix. Aquest fet posa en evidència que inclús la pesca esportiva sobre espècies no comercials pot tenir una gran importància en el control de les poblacions de garotes i, de retruc, en la conservació de les comunitats infralitorals (Sala, 1997; Hereu *et al.*, 2005).

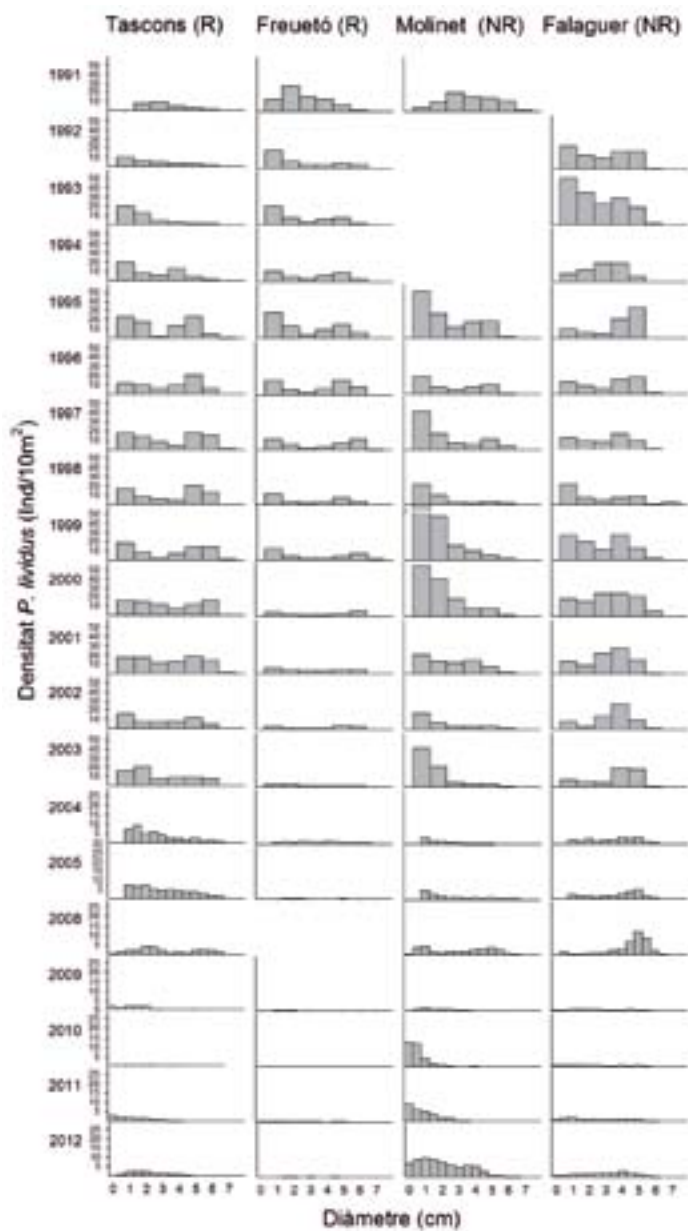


Figura 4. Evolució de l'estructura de talles de *P. lividus* en les diferents estacions amb fons de blocs dins i fora de la reserva (classes de talla de 1 cm de 1991 a 2003 i de 0,5 cm de 2003 a 2012).

Les variacions en les densitats de garotes observades a la sèrie temporal del seguiment mostren un cert potencial dels peixos a l'hora de controlar les poblacions de garotes. Els anys que hi ha una alta producció de larves i un fort reclutament, la densitat de garotes fora de la Reserva, on hi ha menys depredadors i són més petits, augmenta considerablement, la qual cosa produeix variacions importants en la densitat de les poblacions. En canvi, dins de la Reserva no es produeixen aquestes variacions i s'observa un patró molt més regular en la densitat de garotes al llarg del temps a causa del control dels peixos, que, si bé no poden eliminar-les completament, sí poden atenuar aquestes entrades massives de individus juvenils a les poblacions.



Fotografia 7. *Coris julis*, i molts altres petits làbrids son importants depredadors de garotes en les seves fases juvenils (Fotografia: Josep Clotas i Marta Cunillera).

Recents estudis també realitzats al Montgrí han demostrat que, a més dels peixos, hi ha una fracció important de petits invertebrats, majoritàriament crustacis, que poden depredar una fracció molt important d'aquests reclutes postassentats (Bonaviri *et al.*, 2012). Aquesta depredació pot ser diferencial entre diferents tipus de comunitats, ja que l'abundància de microdepredadors és determinada en gran mesura per la composició i estructura de les comunitats, de manera que l'abundància i la diversitat són molt més grans en comunitats ben desenvolupades i estructurades. En comunitats amb alta densitat de garotes i comunitats algals molt empobrides, l'abundància de microdepredadors és molt menor, i d'aquesta manera s'afavoreix la supervivència de les garotes juvenils, la qual cosa retroalimenta aquestes comunitats degradades dominades per garotes.

La topografia és un factor determinant en l'abundància i l'estructura de les poblacions de garotes. En la sèrie temporal del seguiment, l'únic patró regular és el determinat per la topografia: en fons de blocs, les densitats són més elevades i amb pics de reclutament més conspicus que en fons de paret, independentment de l'abundància de peixos (Figura 3). Aquest fet s'explica per la major disponibilitat de refugis que tenen les garotes per amagar-se dels seus depredadors en els fons de blocs. Aquest patró també es va poder observar a les fases juvenils de *P. lividus* (Hereu *et al.*, 2005), on les taxes de depredació disminuïen molt en presència de microrefugis, com petites esquerdes o la coberta algal. De fet, les mateixes garotes adultes poden oferir refugi als juvenils, ja que aquests es poden situar sota les espines dels adults durant les fases juvenils més sensibles a la depredació, de manera que es produeix un altre cop un efecte de retroalimentació que pot contribuir a mantenir elevades les poblacions de garotes amb un reclutament constant, tot i la presència de depredadors. De fet, a la Reserva marina de les illes Medes s'observa una correlació entre individus adults i juvenils, fet que posa de manifest aquest mecanisme (Hereu *et al.*, 2012).

Aquest fet evidencia que el comportament de les garotes també juga un paper important en aquesta sèrie d'interaccions. En zones on hi ha molts depredadors, les garotes estan més amagades (Sala, 1996) i es mouen menys (Hereu, 2005) per evitar ser depredades. Aquest comportament evasiu també té im-

portància sobre les comunitats algals, ja que, en moure's menys, tenen menys capacitat de pasturar i, consegüentment, l'efecte de sobrepastura sobre les comunitats algals és menor (Hereu, 2006; Hereu *et al.*, 2008). Així, es van descriure uns efectes en cascada no determinats només per la depredació, sinó mediats també pel comportament evasiu de les garotes (Hereu, 2006).

Un fet que va trencar la tendència en la dinàmica de les poblacions de garotes va ser el temporal de Sant Esteve de 2008. A causa de les onades i el moviment del substrat, les poblacions de garotes es varen veure reduïdes en més d'un 80%, especialment a les zones de blocs. Aquests canvis importants en les poblacions encara eren evidents tres anys després, ja que, tot i que va haver un important reclutament l'any 2010, creiem que les poblacions afectades no es recuperaran d'aquí a uns quants anys a causa de la taxa de creixement relativament baixa (menys d'1 cm de diàmetre l'any) i la capacitat limitada de migració d'aquesta espècie (Hereu, 2005). Com que dins la Reserva marina la pressió de depredació de juvenils és més gran i els polsos de reclutament són més atenuats, es prediu que, si succeeix, la recuperació de les poblacions de garotes dins la Reserva serà més lenta que a la costa del Montgrí.

Tot i que la garota *P. lividus* es una espècie molt apreciada en gastronomia, i probablement es pesca a la costa del Montgrí amb certa intensitat tant comercialment com recreativament, no tenim dades de l'esforç de pesca, encara que no hem detectat efectes clars d'aquesta activitat sobre les poblacions de garotes en aquest sector del litoral. No obstant això, ja que els depredadors naturals d'aquesta espècie han disminuït considerablement, es pot entendre la seva pesca com un substitut de la depredació per peixos, perquè pot contribuir a evitar superpoblacions d'aquesta espècie que puguin malmetre les comunitats algals i la diversitat que allotgen.

Malgrat ser molt abundant en altres zones de la Mediterrània, les densitats de la garota negra, *Arbacia lixula*, són molt baixes a la zona del Montgrí, aproximadament la desena part de les observades per a *P. lividus*. A diferència de *P. lividus*, *A. lixula* no va mostrar oscil·lacions notables en la densitat al llarg dels anys del seguiment, i palesà un reclutament molt baix. Aquesta espècie es considera termòfila (Francour *et al.*, 1994), i la seva abundància pot variar en diversos ordres de magnitud en funció de la regió, cosa que suggereix un patró biogeogràfic. A causa d'aquesta termofília, s'ha pensat que l'abundància d'aquesta espècie pot estar afectada per l'augment de temperatura causat pel canvi climàtic. El seguiment a llarg termini d'aquesta espècie a les illes Medes i costa del Montgrí no recolza aquesta hipòtesi: tot i que l'escalfament de les aigües costaneres ha estat de gairebé d'1° C en els últims 3 anys a l'àrea nord-occidental de la Mediterrània (vegeu capítol 3), les poblacions d'*A. lixula* no han patit cap canvi notable després de 15 anys.

La manca d'escala apropiada d'estudi: implicacions per a la conservació i gestió

Els resultats d'aquest estudi posen en relleu que multitud de processos que actuen a diferents escales temporals i espacials (de local i anual a regional i de baixa freqüència) poden modificar els processos lineals que regulen les poblacions de garotes. La transició entre estats alternatius (comunitats de macroalgues i blancalls) podria

ser determinada per llindars crítics, no només pel que fa a l'abundància de peixos depredadors, sinó també a les densitats de garotes, que, al seu torn, són regulades per múltiples factors més enllà de la depredació.

Alguns estudis han demostrat que el control de la xarxa tròfica via depredació pot variar segons les condicions físiques i les característiques de les espècies que són localment dominants (Micheli *et al.*, 2005; Shears *et al.*, 2008). A més, la visibilitat dels efectes indirectes sobre les comunitats bentòniques poden tenir un decalatge en el temps de desenes d'anys (Babcock *et al.*, 2010). A les illes Medes, efectes directes sobre les poblacions de peixos s'han descrit en menys de 5 anys de protecció (vegeu capítol 8). Tot i que les densitats de peixos depredadors es van mantenir per sobre dels 15 ind/100 m² (llindars previstos per al control de les densitats de garotes, Guidetti i Sala, 2007), les diferències a les poblacions de garotes no són gaire evidents després de més de 15 anys de protecció.

En altres reserves d'arreu del món, es varen observar lapses de temps similars on la recuperació dels peixos depredadors és relativament ràpida, però els efectes indirectes sobre les poblacions de garotes trigaren més de una dècada en aparèixer (Babcock *et al.*, 2010). Aquest retard en el control de les poblacions de garotes es pot explicar per aquest conjunt de factors (variabilitat en el reclutament, efectes dels refugis, comportament) que poden modular l'efecte de la depredació.

En un estudi recent, Sala *et al.*, (2012) varen comparar diverses reserves marines amb àrees no protegides a tota la Mediterrània, i no van trobar un efecte clar de la protecció a les comunitats algals. La major part de comunitats dominades per algues del gènere *Cystoseira* es varen trobar en zones no protegides, el que posa en evidència que altres factors, a més de la presència de depredadors, són importants a l'hora de determinar l'estructura de les comunitats bentòniques infralitorals. No obstant això, la reserva marina de les illes Medes és l'únic cas on s'ha pogut observar un augment de les poblacions de *Cystoseira* després de la protecció. Aquest fet demostra que és possible la recuperació de les comunitats ben desenvolupades a través de la reestructuració de la xarxa tròfica, però que es tracta d'un procés molt lent i asimètric respecte al procés de degradació.

L'acoblament dels enfocaments experimentals i descriptius a llarg termini és convenient per entendre el funcionament dels ecosistemes i per desenvolupar eines per a la seva gestió i conservació. La sèrie de treballs realitzats a les illes Medes i la costa del Montgrí, que combinen estudis experimentals a curt termini i la monitorització regular a llarg termini, ens han permès fer-nos una idea molt més precisa del funcionament dels ecosistemes. Mentre que els estudis experimentals a curt termini permeten estudiar i comprovar els processos que hi intervenen, els estudis de monitorització regulars i a una escala temporal llarga de poblacions naturals permeten observar com aquests processos actuen simultàniament i a les escales temporals adequades. Aquest coneixement en profunditat del funcionament dels ecosistemes ens dona un ventall prou ample d'eines de gestió i conservació dels ecosistemes bentònics litorals.

Agraïments

Aquest treball i els resultats que s'hi exposen es el resultat del treball de molts investigadors que han dedicat molt temps i esforç en el coneixement de les comunitats infralitorals de les Medes i el Montgrí. Aquest equip d'investigadors, "l'equip del seguiment", ha estat una font constant de motivació i aprenentatge sense el qual hauria estat impossible haver fet aquest capítol, i tota la feina que hi ha darrera. Voldria agrair especialment a l'Enric Sala i en Mikel Zabala la seva imprescindible contribució ja que ells varen ser els pioners en aquesta línia de recerca, que posteriorment hem anat desenvolupant altres investigadors. En Kike Ballesteros també ha tingut un paper molt important en l'estudi de les comunitat algals, ja que ha participat en molts estudis i ha estat un referent en l'estudi d'aquestes comunitats.

En Josep Pascual ha estat sempre un element imprescindible per a poder dur a terme tota aquesta feina. Les seves dades han estat un suport per a molts estudis sense les quals no s'haguessin pogut realitzar. Josep Maria Llenas ha estat també una font constant de motivació i de resolució de qualsevol problema logístic que ha fet el treball a les Medes i el Montgrí un plaer.

Voldria agrair també la col·laboració i suport de tot el personal del Parc Natural de les Illes Medes i el Baix Ter. El treballs realitzats dins del seguiment biològic de la Reserva Marina de les Illes Medes han estat finançat pel Departament d'Agricultura, Ramaderia i Pesca (de 1990 a 1998) i després pel Departament de Medi Ambient (des de 1999 a 2003, 2005, 2008) de la Generalitat de Catalunya.

Bibliografia

- Babcock RC, Shears NT, Alcalá AC, Barrett NS, Edgar GJ, Lafferty KD, Mcclanahan TR, Russ GR (2010) Decadal trends in marine reserves reveal differential rates of change in direct and indirect effects. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 107: 18256-18261.
- Ballesteros E (1984) Els vegetals i la zonació litoral: espècies, comunitats i factors que influeixen en la seva distribució. Tesi doctoral. Universitat de Barcelona, 587 pp.
- Ballesteros E (1991) Structure and dynamics of North-Western Mediterranean phyto-benthic communities: a conceptual model. In Ros JD and Prat N (eds.) *Homenage to Ramon Margalef; or, Why there is such pleasure in studying nature*. *Oecologia Aquatica* 10: 223-242.
- Ballesteros E, Pérez M, Zabala M (1984) Aproximación al conocimiento de las comunidades algales de la zona infralitoral superior en la costa catalana. *Collectanea Botanica* 14: 69-100.
- Ballesteros E, Garrabou J, Hereu B, Zabala M, Cebrian E, Sala E (2009) Deepwater stands of *Cystoseira zosteroides* C. Agardh (Fucales, Ochrophyta) in the Northwestern Mediterranean: insights into assemblage structure and population dynamics. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 82: 477-484.
- Bonaviri C, Gianguzza P, Pipitone C, Hereu B (2012) Micropredation on sea urchins as a potential stabilizing process for rocky reefs. *Journal of Sea Research* 73:18-23.
- Feldmann J (1937) Les algues marines de la côte des Albères. I-III. Cyanophycées, Chlorophycées et Phéophycées de la côte des Albères. Imprimerie Wolf. Rouen, 197 (pl I-X).
- Francour P, Boudouresque CF, Harmelin GJ, Harmelin-Vivien ML, Quignard JP (1994) Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators. *Marine Pollution Bulletin* 28: 523-526.
- García-Rubies A, Mateo MA, Hereu B, Coma R, Teixido N, et al. (2009) Preliminary assessment of the impact of an extreme storm on catalan mediterranean benthic communities. 11th Plinius Conference on Mediterranean Storms. Barcelona, Spain, 7-11 September 2009.
- Garrabou J (1997) Structure and dynamics of North-Western Mediterranean rocky benthic communities along a depth gradient: a Geographical Information System (GIS) approach. PhD Thesis, Barcelona, Spain.
- Garrabou J, Ballesteros E, Zabala M (2002) Structure and Dynamics of North-western Mediterranean Rocky Benthic Communities along a Depth Gradient. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 55: 493-508.
- Giaccone G, Bruni (1973) Le cistoseire e la vegetazione sommersa del Mediterraneo, vol. 131. *Atti Istituto Veneto Scienze, Lettere e Arti*. 59-103.
- Guidetti P, Sala E (2007) Community-wide effects of marine reserves in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 335: 43-56.
- Hereu B, Linares C (2003) Les comunitats algals de la Costa del Montgrí i les illes Medes. *Papers del Montgrí* 16: 72-114.

- Hereu B (2004) The role of trophic interactions between fishes, sea urchins and algae in the northwest Mediterranean rocky infralittoral. PhD Thesis. Universitat de Barcelona. http://catalog.ub.edu/record=b1945618~S1*cat
- Hereu, B (2005) Movement patterns of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in a marine reserve and an unprotected area in the NW Mediterranean. *Marine Ecology* 26: 54-62.
- Hereu B, Zabala M, Linares C, Sala E (2004) Temporal and spatial variability in settlement of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the NW Mediterranean. *Marine Biology* 144: 1011-1018.
- Hereu B, Zabala M, Linares C, Sala E (2005) The effects of predator abundance and habitat structural complexity on survival of juvenile sea urchins. *Marine Biology* 146: 293-299.
- Hereu B (2006) Depletion of palatable algae by sea urchins and fishes in a Mediterranean subtidal community. *Marine Ecology Progress Series* 313: 95-103.
- Hereu B, Mangialajo L, Ballesteros E, Thibaut T (2008) On the occurrence, structure and distribution of deep-water *Cystoseira* populations in the Port-Cros National Park (North-western Mediterranean). *European Journal of Phycology* 43, 263-273.
- Hereu B, Rodríguez A, Linares C, Diaz D, Riera JL, Zabala M (2010) Cartografia bionòmica del litoral submergit de la costa del Montgrí. Informe tècnic per a la Diputació de Girona. URI:<http://hdl.handle.net/2445/22563>.
- Hereu B, Linares C, Sala E, Garrabou J, Garcia-Rubies A, Díaz D, Zabala M (2012) Multiple processes regulate long-term population dynamics of sea urchins on mediterranean rocky reefs. *PloS one* 7:e36901.
- Johnston CS (1969) Studies on the ecology and primary production in Canary Islands marine algae. *Proceed in Seaweed Symp* 6: 213-222.
- Kempf M (1962) *Recherches d'écologie comparée sur Paracentrotus lividus (Imk) et Arbacia lixula (L)*. *Rec Trav St Mar Endoume* 25: 47-115.
- Micheli F, Benedetti-Cecchi L, Gambaccini S, Bertocci I, Borsini C, Osio GC, Romano F (2005) Alternate states, marine protected areas, and the structure of Mediterranean rocky-reef assemblages. *Ecological Monographs* 75: 81-102.
- Naegele E, Naegele A (1961) *Les algues*. Press. Univ. France Paris.
- Navarro L, Ballesteros E, Linares C, Hereu B (2011) Spatial and temporal variability of deep-water algal assemblages in the Northwestern Mediterranean: The effects of an exceptional storm. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 95: 52-58.
- Odum ED, de la cruz AA (1963) Detritus as major component of ecosystems. *Aibs Bulletin* 13: 39-40.
- Ollivier G (1929) Étude de la flore marine de la côte d'Azur. *Annales de l'Institut Océanographique de Monaco* 7: 53-173.
- Peres JM, Picard J (1963) Aperçu sommaire sur les peuplements marins benthiques entourant l'île de Port-Cros. *Terre et vie* 110: 436-448.

- Riedl R (1966) *Biologie der Meereshöhnel*. Paul Parey, Hamburg.
- Ros J, Romero J, Ballesteros E, Gili JM (1985) Diving in Blue Water: the Benthos. In: R. Margalef (ed.), *The Western Mediterranean*. Key Environmental Series. Pergamon. London. p. 233-235.
- Sala E (1996) The role of fishes in the organization of a Mediterranean sublittoral community. These Doct, Univ Aix-Marseille 11, Marseille.
- Sala E (1997) The role of fishes in the organization of a Mediterranean sublittoral community II: Epifaunal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 212: 45-60.
- Sala E (1997) Fish predators and scavengers of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in protected areas of the northwestern Mediterranean Sea. *Marine Biology* 129: 531-539.
- Sala E, Ballesteros E (1997) Partitioning of space and food resources by three fish of the genus *Diplodus* (Sparidae) in a Mediterranean rocky infralittoral ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 152: 273-283.
- Sala E, Boudouresque CF (1997) The role of fishes in the organization of a Mediterranean sublittoral community I: Algal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 212: 25-44.
- Sala E, Boudouresque CF, Harmelin-Vivien M (1998a) Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos* 82: 425-439.
- Sala E, Ribes M, Hereu B, Zabala M, Alva V, Coma R, Garrabou J (1998b) Temporal variability in abundance of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in the northwestern Mediterranean: comparison between a marine reserve and an unprotected area. *Marine Ecology Progress Series* 168: 135-145.
- Sala E, Zabala M (1996) Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 140: 71-81.
- Sala (2004) The past and the present topology and structure of Mediterranean subtidal rocky shore food webs. *Ecosystems* 7: 333-340.
- Sala E, Ballesteros E, Dendrinos P, Di Franco A, Ferretti F, et al. (2012) The structure of Mediterranean rocky reef ecosystems across environmental and human gradients, and conservation implications. *PlosOne* 7: e32742.
- Serio D, Alongi G, Catra M, Cormaci M, Furnari G (2006) Changes in the benthic algal flora of Linosa island (Straits of Sicily, Mediterranean Sea). *Botanica Marina* 49: 135-144.
- Shears NT, Babcock RC, Salomon AK (2008) Context-dependent effects of fishing: variation in trophic cascades across environmental gradients. *Ecological Applications* 8: 1860-1873.
- Thibaut T, Pinedo S, Torras X, Ballesteros E (2005) Long-term decline of the populations of Fucales (*Cystoseira spp.* and *Sargassum spp.*) in the Albères coast (France, Northwestern Mediterranean). *Marine Pollution Bulletin* 50: 1472-1489.
- Verlaque M (1987) Relations entre *Paracentrotus lividus* (Lamrk) et le phytobenthos de Méditerranée occidentale. *Colloque international sur Paracentrotus lividus et les oursins comestibles*. p 5-36.