

Magnitude of herbivory in  
*Posidonia oceanica* (L.) Delile  
and factors responsible  
for spatial variation



Patricia Prado Villegas

2006

**MAGNITUDE OF HERBIVORY IN *Posidonia oceanica* (L.) Delile  
AND FACTORS RESPONSIBLE FOR SPATIAL VARIATION**

**(Importància de l'herbivorisme en *Posidonia oceanica* (L.) Delile i  
factors responsables de la seva variació espacial)**

**PATRICIA PRADO VILLEGAS, CENTRE D'ESTUDIS AVANÇATS DE BLANES  
(CEAB, CSIC)**

**Tesi aprovada pel programa d'ecologia de la Universitat de Barcelona del  
bieni 2005-2006/ 2006-2007.**

**VIST I PLAU DELS DIRECTORS:**

TERESA ALCOVERRO PEDROLA  
CENTRE D'ESTUDIS AVANÇATS DE BLANES  
BLANES (CEAB, CSIC)

JAVIER ROMERO MARTINENGO  
DEPARTAMENT D'ECOLOGIA  
UNIVERSITAT DE BARCELONA



---

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, me gustaría comenzar agradeciendo a mi director de tesis, Javier Romero, el haberme brindado la oportunidad de hacer lo que más me gusta... me gusta: investigar el medio marino!!! Esta, “doctoranda que vino de Australia” sin duda no estaría aquí ahora si Teresa y tu no hubieses decidido apostar por alguien que no conocíais... muchísimas gracias.

Aunque la vocación es sin duda un factor común en casi todos los que nos embarcamos en la aventura de la tesis doctoral, en 4 años se acumulan muchos momentos buenos y otros, de arduo trabajo, que no lo son tanto. Sin embargo, me gustaría agradecer a mi directora de tesis, Teresa Alcoverro, su apoyo incondicional y haber ejercido hasta de “madre” cuando una serie de circunstancias personales requirieron apoyo moral y no solo profesional.

También me gustaría agradecer a sobre todo a Sinone Mariani, Fiona Tomas y Sinone Farina pero también a Thierry, Santi y Guillem, su ayuda durante muchas de las campañas extensivas... sin ellos no hubiese sido posible sacar adelante la mayor gran parte de esta tesis!!! El trabajo de campo es una de las cosas que más he disfrutado durante estos años y que he echado profundamente a faltar durante el último año de elaboración de este manuscrito. Sin duda, hemos vivido momentos duros al estilo de los “marines”: las olas de Torredembarra, el ataque de las gaviotas en Medas, la temperatura de “las cálidas aguas Mediterráneas” durante el invierno, los pinchazos de los erizos, etc... pero aún y así, nuestro entusiasmo y la belleza de esta querida Costa Brava han hecho de estos momentos recuerdos que nunca olvidaré...

También, una parte importante esta la tesis doctoral y que me ha valido la denominación de “chica epífitos” se la tengo que agradecer a la gran paciencia, la lupa y la biblioteca privada de Kike Ballesteros. Mi parte “taxónoma” disfrutó el reto de identificación de pre-pre juveniles de macroalgas aunque esta no hubiera sido posible sin tu asistencia a mis continuas dudas!!!! Igualmente, le agradezco a Toni García, su ayuda en la determinación

---

de los hidrodrosos y alguna otra fauna extraña que encontramos en las hojas como aquel Kamptozoo.!!

Sobre todo a Bego, pero también a Adriana, Esperanza Gacia, Teresa, Thierry, Fiona, Juanma etc... les agradezco su colaboración en el “experimento de Fenals”. Ciertamente, la magnitud del trabajo, requería del trabajo en equipo y sin vuestra ayuda tampoco hubiese sido posible!!!. De la preparación del material de laboratorio tengo también que agradecer a Gustavo Carreras, Amandine Rochette y María Bardejí.

También me gustaría agradecerle mi compañera de piso actual, Esperanza, sus grandes ayudas en la corrección del Catalán y a la anterior, Yolanda, su ayuda en el manejo del InDesign y Fotoshop que me han sido muy útiles en la elaboración de esta tesis.

Esta trabajo está dedicado también a todas aquellos más profanos pero que ansian conocer un poco más sobre el funcionamiento del medio que nos rodea, y en particular, de los ecosistemas marinos.

---

# ÍNDEX

## INTRODUCCIÓ GENERAL

|  |    |
|--|----|
| 1. L'herbivorisme en ecosistemes de fanerògames marines  | 1  |
| 2. Mètodes d'estima de l'herbivorisme  | 2  |
| 3. Els ecosistemes de <i>Posidonia oceanica</i>  | 3  |
| 4. Factors que determinen la pressió de l'herbivorisme   | 4  |
| 4.1. Abundància dels herbívors <i>Sarpa salpa</i> i <i>Paracentrotus lividus</i>                               | 6  |
| 4.2. Estructura del paisatge: influència sobre les connexions tròfiques i la dispersió                         | 7  |
| 4.3. Tipus d'interacció: qualitat dels recursos (planta, epífits i sediment) presents en els diferents herbeis | 10 |
| 5. Els nutrients i la pressió de l'herbivorisme  | 12 |

## OBJECTIUS GENERALS

13

|   |    |
|---|----|
| <b>PUBLICACIÓ 1.</b> Extensive direct measurements of <i>Posidonia oceanica</i> defoliation confirm the importance of herbivory in temperate seagrass meadows | 15 |
|---|----|

|   |    |
|---|----|
| <b>PUBLICACIÓ 2.</b> Habitat size and fishing pressure alter herbivory in seagrass ecosystems | 39 |
|---|----|

|  |    |
|--|----|
| <b>PUBLICACIÓ 3.</b> Ecological patterns associated to the demographic structure of sea urchin populations in <i>Posidonia oceanica</i> beds | 67 |
|--|----|

---

|   |     |
|---|-----|
| <b>PUBLICACIÓ 4.</b> Seasonal response of <i>Posidonia oceanica</i> epiphytic assemblages to nutrient increase          | 99  |
| <b>PUBLICACIÓ 5.</b> Flow-on effects of nutrients on oligotrophic seagrass meadows: an experimental enrichment approach | 131 |
| <b>RESUM GLOBAL I DISCUSSIÓ DELS RESULTATS</b>  | 158 |
| 1. Magnitud de l'herbivorisme   | 159 |
| 2. Factors que controlen la pressió d'herbivorisme de <i>Paracentrotus lividus</i>                                      | 159 |
| 3. Factors que controlen la pressió d'herbivorisme de <i>Sarpa salpa</i>  | 162 |
| <b>CONCLUSIONS</b>  | 166 |
| <b>BIBLIOGRAFIA</b>   | 168 |

## INTRODUCCIÓ GENERAL

La importància de l'herbivorisme en ambients dominats per fanerògames marines ha estat revisada recentment, arribant-se a la conclusió de que es tracta d'un dels factors clau en el funcionament d'aquests ecosistemes (Heck & Valentine 2006). Aquesta nova visió inclou als herbassars de la fanerògama dominant a la Mediterrània, *Posidonia oceanica* (L.) Delile, a on estudis recents confirmen que l'herbivorisme també hi juga un paper fonamental (Tomas et al. 2005a). Aquesta constatació, que pot semblar banal però que canvia unes idees tradicionalment admeses, obre de fet un ventall de noves àrees d'estudi que van des dels factors que regulen la interacció planta – herbívor fins als processos que afecten la distribució d'aquests herbívors en l'espai i el temps (ex. Louda & Collinge 1992, Ferrell et al. 1993, Gaillard et al. 2000). La recerca sobre tots aquests aspectes sens dubte permetran un millor coneixement ecològic de les aigües costaneres però, sobre tot, han d'obrir un camp (el de l'ecologia de les interaccions) fins ara poc desenvolupat en ecosistemes dominats per fanerògames marines (veure però Valentine & Duffy 2005 i les referències incloses allà).

### 1.– L'herbivorisme en ecosistemes de fanerògames marines

En termes generals, l'efecte dels herbívors sembla ser de major magnitud als ecosistemes aquàtics que no pas en els terrestres (Cyr & Pace 1993). No obstant, si bé la importància de l'herbivorisme està àmpliament documentada pel que fa a les comunitats de macroalgues (Strong 1992), respecte els ecosistemes de fanerògames marines s'accepta generalment que la major part del carboni ( $\approx 70-80\%$ ) o bé entra a la xarxa tròfica per la via detritívora o bé és exportat a altres ecosistemes (Ott & Maurer 1977, Romero et al. 1992, Pergent et al. 1994). Aquesta poca importància de l'herbivorisme s'associa a uns valors nutritius baixos, sovint expressats per uns quocients C/N elevats (Duarte 1990) i una gran quantitat de compostos estructurals (per exemple, lignina; van Soest 1982) i deterrents (ex. Zapata & McMillan 1979, McMillan et al. 1980). La possibilitat, però, d'haver subestimat la importància de l'herbivorisme als ecosistemes de fanerògames marines, com



via i com interacció tròfica és una idea que s'ha obert recentment, essent cada cop més acceptada (Jackson et al. 2001, Heck & Valentine 2006, Valentine & Duffy 2005). Les raons d'aquesta subestima cal buscar-les en un conjunt de causes entre les que hi destaquen les metodològiques (és a dir, la absència quasi total de mesures directes de consum dels herbívors en el medi natural: Valentine & Duffy 2005) i les històriques (desaparició o declivi de poblacions de grans herbívors: Jackson et al. 2001).

### **2.– Mètodes d'estima de l'herbivorisme**

La majoria de taxes d'herbivorisme publicades per a molts ecosistemes de fanerògames marines no ultrapassen el 10% de la producció primària anual (Mateo et al. 2006). Aquesta situació, en alguns casos, és prou real, encara que recent en termes biològics, ja que ha estat el resultat d'una dràstica reducció de les poblacions de grans herbívors, com ara tortugues, sirènids i aus marines, per causes lligades a la sobrepesca o la caça (Madsen 1998a,b, Jackson 2001, Jackson et al. 2001). Ara bé, en altres casos la utilització d'una metodologia indirecta basada en estimes de consum a partir de la freqüència de marques sembla haver introduït un cert biaix a les estimacions. En efecte, aquests mètodes no inclouen les fulles que han estat totalment consumides ni els atacs repetits (molt freqüents en aquests ecosistemes, Valentine & Duffy 2005) i per tant, poden estar subjectes a infravaloracions (Heck & Valentine 2006). Per exemple, estudis recents conduïts al ecosistema subtropical de *Thalassia testudinum* (Kirsch et al. 2002) i al ecosistema temperat de *Posidonia oceanica* (Tomás et al. 2005a) mitjançant mètodes directes han trobat valors de consum per macroherbívors al voltant del 70-80% de la producció foliar. Paral·lelament, s'han anat publicant treballs on es documenten els efectes que diferents grups d'herbívors produeixen als ecosistemes de fanerògames marines, els quals són incompatibles amb taxes d'herbivorisme de menys d'un 10% (Valentine & Heck 1991, Klumpp et al. 1993, Preen 1995, Valentine et al. 1997, Nakaoka & Aioi 1999, Alcoverro & Mariani 2002).

No obstant, aquesta nova visió de la importància de l'herbivorisme sembla afectar sobre tot els ecosistemes tropicals (Cebrià & Duarte 1998). En ecosistemes temperats, el





consum directe de la planta es considera encara d'escassa importància (Kitting et al. 1980, Thayer et al. 1984, Nienhuis & Groenendijk 1986, Cebrián 1999) i, en general, relegat a unes poques espècies d'herbívors (Montgomery & Targett 1992, Ganter 2000, Zimmerman et al. 2001) o situacions locals (Kirkman & Young 1981, Ruiz et al. 2001).

### 3.– Els ecosistemes de *Posidonia oceanica*

Les praderies de *Posidonia oceanica* constitueixen importants ecosistemes, que subministren bens i serveis (producció primària i d'oxigen, producció de bioclasts, protecció de platges en front de l'erosió, depuració de les aigües, etcètera) i aleshores són importants reservoris de biodiversitat (Romero 2004). La seva ampla distribució batimètrica (des de la superfície fins als 20-40 metres) i geogràfica fan que sigui l'ecosistema bentònic costaner amb més superfície de tota la Mediterrània (cap als 20.000-30.000 km<sup>2</sup>; estimacions pròpies basades en Procaccini et al. 2003), i per tant que els seus efectes sobre el medi marí en general siguin notables.

Com passa a gairebé tots els ecosistemes temperats, el funcionament de les praderies de està caracteritzat per una marcada estacionalitat en gairebé tots els seus components. La producció foliar sol ser màxima a la primavera, quan la llum i els nutrients no són factors limitants (Alcoverro et al. 1995). Durant l'estiu el creixement foliar no és molt alt i la planta acumula carbohidrats de reserva (sacarosa i midó) en els rizomes que seran després utilitzats durant l'hivern quan la llum és escassa i la planta té un balanç de carboni negatiu (Alcoverro et al. 2001a). La biomassa d'epífits acostuma a presentar un pic entre la primavera i l'estiu dependent de la fondària (Alcoverro et al. 1997a, Ballesteros 1987). Com a resultat, els efectes d'ombrejat de les fulles pels epífits solen manifestar-se en els mesos estiuencs (Dalla-Via et al. 1998, Alcoverro et al. 2004) quan les altes temperatures i la major disponibilitat de llum afavoreixen la dominància de macroalgues dins les comunitats (Ballesteros 1987). Cal remarcar, però, que aquests efectes, en circumstàncies normals, no són gaire importants pel balanç de carboni de la planta (Alcoverro et al. 2004). L'herbivorisme és també estacional, sobre tot l'activitat dels peixos herbívors (veure Figura 1) i es concentra des de finals de



primavera fins a principis o mitjans de tardor, sobretot, a praderies superficials (Peirano et al. 2001, Tomas et al. 2005a). Sembla evident que hi ha una gran necessitat de verificar si les taxes d'herbivorisme obtingudes per Tomas et al. (2005a), són vàlids de manera general.

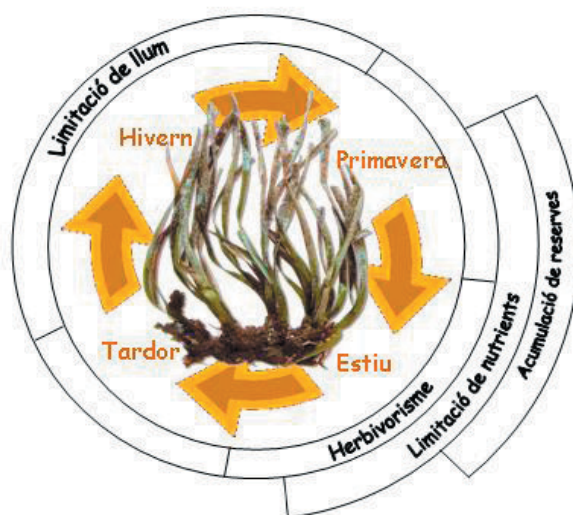


Figura 1. Successió dels diferent processos i components estacionals dels ecosistemes de *Posidonia oceanica*.

#### 4.– Factors que determinen la pressió de l'herbivorisme

Els processos relacionats amb l'herbivorisme en praderies de fanerògames marines tenen una gran variació, tant en l'espai (ex. Rose et al. 1999, Kirsch et al. 2002, Macià & Robinson 2005) com en el temps (al menys pel que fa als ecosistemes de climes temperats: Neckles et al. 1993, Ganter 2000). *Posidonia oceanica* no n'és una excepció (veure Figura 2). Els tres factors principals que han estat identificats en la determinació d'aquestes variacions en l'espai i el temps i que, per tant, permeten entendre la natura d'aquest procés són: (i) l'abundància dels herbívors (ex. Francour 1997, Guidetti 2000, Boudouresque & Verlaque 2001, Tomas et al. 2005a), (ii) la disponibilitat i la distribució espacial dels recursos (Bologna & Heck 1999, Hovel & Lipcius 2001) i (iii) el tipus d'interacció (preferència, presència de substàncies dissuasòries) entre els herbívors i els recursos (Vergés et al. in press, Alcoverro et al. 1997b).



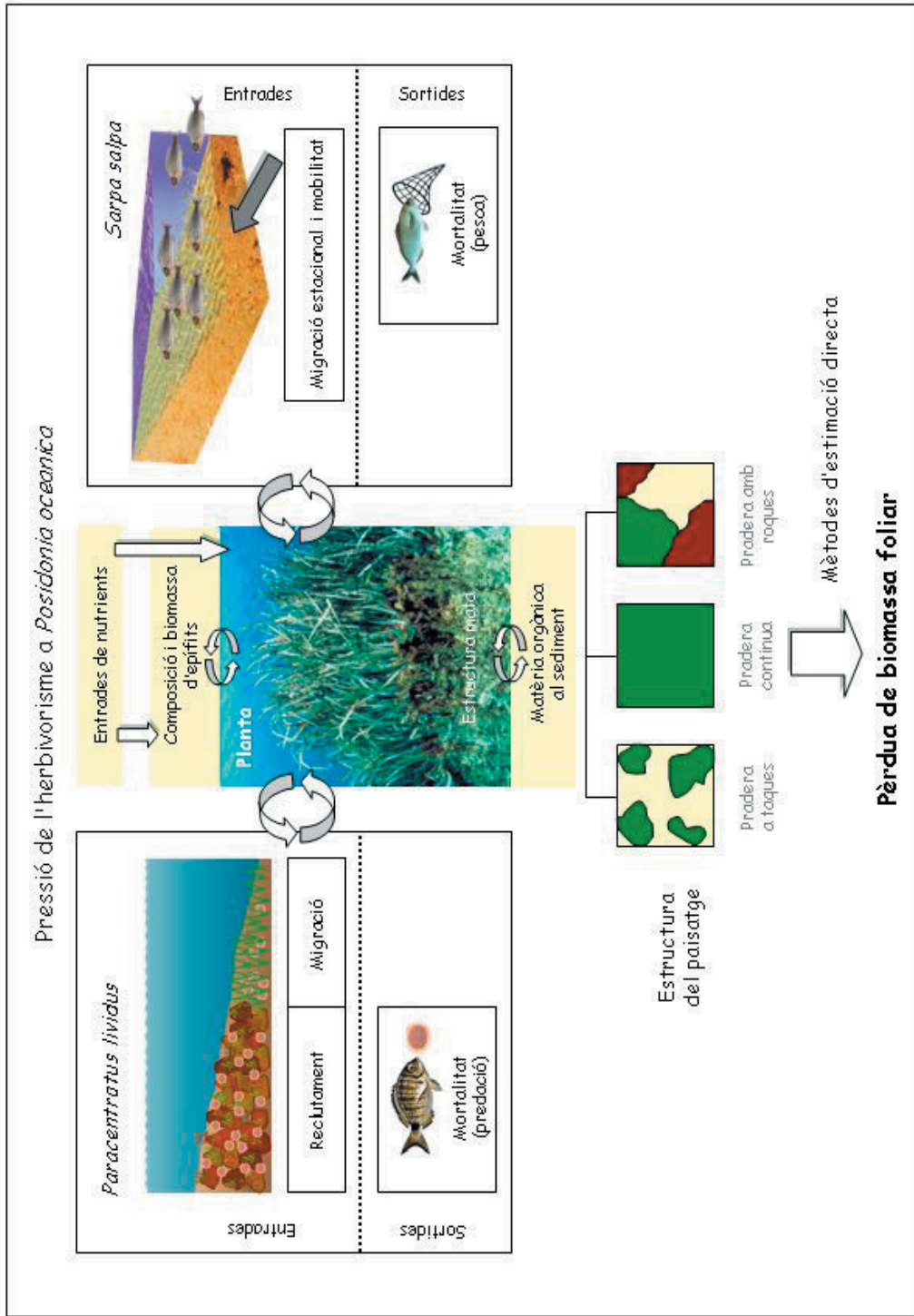


Figura 2. Factors que determinen la pressió de l'herbivorisme a *Posidonia oceanica*.



#### 4.1.– Abundància dels herbívors *Sarpa salpa* i *Paracentrotus lividus*

El peix *Sarpa salpa* (Perciformes: Sparidae) és, amb un 70% del consum foliar total, l'herbívor més important de *Posidonia oceanica*, mentre que la garota *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinidae) és responsable del 30% restant (Cebrián et al. 1996). Ambdues espècies són típiques del sublitoral amb importants efectes sobre les comunitats bentòniques (Ruitton et al. 2000).

En bona mesura, la pressió de l'herbivorisme a *Posidonia oceanica* està marcada per l'aparició estival del peix *Sarpa salpa* en zones superficials (Verlaque 1990, Harmelin-Vivien & Francour 1992, Francour 1997). Des de finals de primavera fins a principis de tardor, es poden observar bancs formats per centenars d'individus de fins a 30-40 cm (Verlaque 1990, Bini 1968, Tortonese 1975, Francour 1997), amb biomasses localment notables (veure Figura 3a). Entre els aspectes biològics de l'espècie (hermafrodita proteràndrica), cal destacar l'elevada talla de maduresa sexual dels mascles (des de 19.5 cm fins als 22.6 cm) i la gran longevitat dels individus (entre 7 i 11 anys en zones no protegides; Méndez-Villamil et al. 2002, Criscoli et al. 2006). En moltes regions, *S. salpa* ha estat indicada com una espècie sensible a l'explotació pesquera (Falcón et al. 1996, Morales-Nin et al. 2005). A Catalunya, si bé no desperta un clar interès comercial (García-Rubies 1997), *S. salpa* registra abundàncies més elevades a zones de reserva el que suggereix que pot ser una espècie pescada bé accidentalment (Hutchings & Lamberth 2002) o bé amb arts no selectives (Sánchez-Jerez & Ramos Esplá 1996, 2000). En absència de pesca, les mortalitats més importants podrien ser atribuïdes a fenòmens denso-dependents durant el reclutament (Macpherson et al. 1997), mentre que són pocs els organismes (ex. àguila pescadora) que depreden de manera directa sobre els adults (Triay 2005).

El segon herbívor en importància, la garota *Paracentrotus lividus* (Figura 3b), habita en zones rocoses i en herbeis superficials de *Posidonia oceanica* (Boudouresque & Verlaque 2001). *P. lividus* és també una espècie abundant, amb densitats que normalment oscil·len entre els 0-6 individus per m<sup>2</sup> en herbeis (5-10 m de fondària) fins als més de 100 individus per m<sup>2</sup> en fons rocosos (0-15 m de fondària, revisió de Boudouresque & Verlaque 2001).

Diversos factors estan implicats en la modificació de l'abundància i l'estructura demogràfica com ara el reclutament (Lozano et al. 1995, Turón et al. 1995, López et al. 1998), la depredació (Sala & Zabala 1996, Sala 1997, Guidetti 2004), la migració (Dance 1987, Palacín 1997), la competència (Sala et al. 1998, Ruitton et al. 2000) i la recol·lecció per al consum humà (Guidetti 2004). De totes maneres la importància relativa de tots aquests factors dins dels ecosistemes de *P. oceanica* resta pendent de ser avaluada.

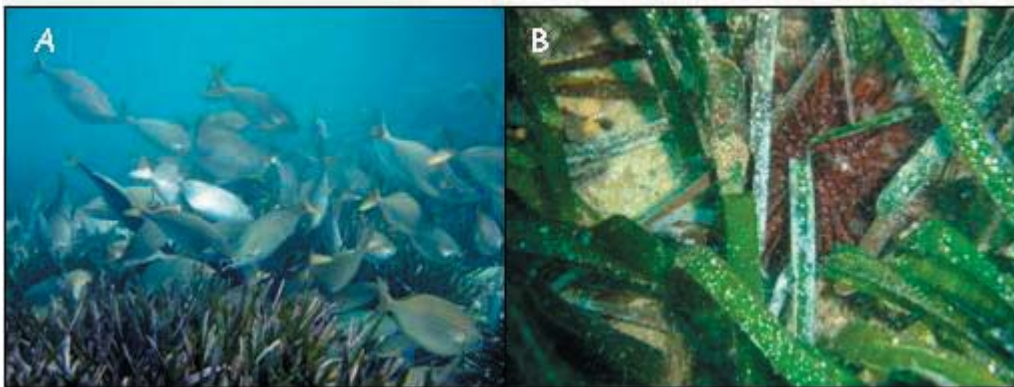


Figura 3. a) Banc de *Sarpa salpa* pasturant a la praderia de *Posidonia oceanica* de les Illes Medes; b) individu adult de *Paracentrotus lividus* entre les fulles de *P. oceanica* de les Illes Medes.

#### 4.2.– Estructura del paisatge: influència sobre les connexions tròfiques i la dispersió

El paisatge, o disposició i estructuració dels diversos ecosistemes presents en un indret (com ara forma de les seves taques, distribució de les mides de taca, distància i connexions entre elles) determina molts aspectes que estan directament relacionats amb el funcionament dels ecosistemes, com per exemple la diversitat biològica, el moviment d'espècies, la redistribució dels nutrients i l'energia i l'estabilitat (revisió de Forman 1995).

Un dels aspectes al que s'ha donat més importància és la influència que el paisatge pot tenir en la biodiversitat i en les interaccions tròfiques. Una baixa diversitat d'herbívors, ha estat relacionat amb una major incidència de depredació i amb la detecció de cascades tròfiques (ex. Estes et al. 1998, Worm & Myers 2003). En hàbitats en regressió o en estats

de fragmentació importants, són nombrosos els exemples de sobreexplotació dels recursos disponibles per part dels herbívors (Roland 1993, Kruess & Tschardtke 1994, Zabel & Tschardtke 1998, Kondoh 2003).

Diversos aspectes de l'estructura del paisatge (cobertura, densitat, mida dels fragments) interactuen amb variables com el grup taxonòmic (vertebrats, invertebrats), mobilitat i migració, ús de l'hàbitat (espècies interiors, generalistes o exteriors) i el grau d'especialització pels recursos (Bender et al. 1998) produeixen, en alguns casos, relacions inverses densitat de població – mida de l'hàbitat. Per exemple, diferències en la capacitat de mobilitat (gran o petita escala) i en el tipus de desenvolupament sensorial per detectar els recursos (olfactòria o per contacte) expliquen les diferències densitat – àrea observades entre papallones (negativa) i àfids (inexistents; Bukovinszky et al. 2005). En espècies que tenen una mobilitat reduïda i que poden trobar-se en diferents hàbitats, la connexió o aïllament entre aquests pot exercir un efecte crucial en el manteniment de les densitats poblacionals naturals (revisió de Saunders et al. 1991). Aquest factor és encara més rellevant quan un dels dos hàbitats té la potencialitat de ser 'donador' pel fet de presentar densitats més altes (Shimida & Wilson 1985).

De manera semblant als ecosistemes terrestres, les praderies de fanerògames marines presenten una gran variació espacial a múltiples escales que les fan candidates idònies per estudiar com el paisatge pot controlar aspectes funcionals de la biodiversitat (Robbins & Bell 1994). En termes generals, la diversitat de macroherbívors en aquest ecosistemes es considera baixa (sobretot, als ambients temperats; veure seccions 1 i 2), fet que els confereix una baixa "assegurança biològica" (sensu Naeem & Li 1997) davant possibles alteracions en l'estructura del paisatge. En ecosistemes de fanerògames, un dels aspectes més estudiats es la anomenada "complexitat estructural", es a dir, la densitat de feixos i/ o grau de cobertura vegetal. Aquests aspectes, semblen afavorir l'abundància d'invertebrats però reduir l'eficiència en el pas d'aquesta producció a nivells tròfics superiors (revisió de Heck & Orth 2006). No obstant, nombrosos estudis indiquen també que aquesta relació no es lineal, sinó



que hi ha un llindar de complexitat estructural necessari per que l'hàbitat sigui seleccionat com refugi (Gotceitas & Colgan 1989, Lipcius et al. 1998). D'altra banda, les necessitats d'una estructura de protecció semblen estar vinculades al cicle vital dels organismes, ja que els individus juvenils són més susceptibles de ser depredats i, sovint presenten un comportament críptic (McClanahan 1995, 1997, Sala 1997). Simultàniament, com ha estat proposat per comunitats de peixos, els estadis larvaris podrien ser capaços de discriminar de manera positiva als ambients amb major complexitat estructural, mentre que, potser per una mera qüestió de mobilitat, els individus de major tamany són més abundants a les zones on la densitat de la vegetació és menor (Hyndes et al. 2003).

Als ecosistemes marins, la dispersió dels individus no és un procés merament bentònic, ja que la majoria dels organismes presenten estadis de dispersió larvària que, potencialment, poden arribar als fragments aïllats de la vegetació (Scheltema 1986). No obstant, de manera anàloga a la retenció de partícules en suspensió (Gacia & Duarte 2001), l'estructura i disposició dels fragments podria influenciar l'assentament de nous individus per motius de tipus hidrodinàmic. De fet, existeix certa evidència que els límits dels ecosistemes poden crear gradients en l'abundància de invertebrats, resultant així en major incidència de depredació (Bologna & Heck 2000, 2002). Paral·lelament, altres propietats dels sistemes fragmentats com són l'aïllament versus la presència de connexions amb altres hàbitats adjacents semblen ser factors importants en les interaccions tròfiques a praderes de fanerògames, ja que permeten el moviment d'organismes que típicament presenten major abundància a un dels ecosistemes en contacte (Micheli & Peterson 1999). Per tant, les taxes de transferència tròfica en praderies fragmentades podrien estar considerablement alterades en comparació amb ecosistemes continus (Irlandi 1994, Irlandi et al. 1995).

En el cas de les praderes de *Posidonia oceanica*, la seva estructura pot anar des de praderes totalment contínues a praderes de taques i amb diferències importants en densitat i cobertura de feixos (Marbà et al. 1996, Alcoverro et al. 2001b). Les interaccions entre les praderies de *P. oceanica* i els hàbitats de substrat dur adjacents, per tant, podrien ser més habitual del què es pensa; cal pensar, a més, que aquests dos ecosistemes comparteixen els



seus dos macroherbívors principals, *Sarpa salpa* i *Paracentrotus lividus*. D'una banda, es tracta d'espècies clau, sotmeses a taxes de depredació molt diferents (Sala & Zabala 1996, Sala 1997, Triay 2005). D'altra, les característiques biològiques (grup taxonòmic, dispersió larvària, migració, ús del hàbitat, tipus de recerca de l'aliment) suggereixen que l'efecte de la mobilitat podria resultar en diferents comportaments i distribució en cadascuna.

### **4.3.– Tipus d'interacció: qualitat dels recursos (planta, epífits i sediment)**

#### **presents en els diferents herbeis**

Des d'un punt de vista qualitatiu i quantitatiu, hi ha una gran diversitat d'organismes i recursos que podem trobar en els herbeis de fanerògames marines (Mazzella et al. 1992, Jernakoff et al. 1996, Buia et al. 2000). El primer recurs pels herbívors és sens dubte la pròpia planta, i essencialment les fulles i els epífits que viuen en aquesta i en el seu rizoma (Verlaque 1987, 1990). En el cas de *Paracentrotus lividus*, hi ha d'altres fonts potencials d'aliment, entre els que destacariem la matèria orgànica del sediment (Fernandez 1997). La tipologia dels recursos i la qualitat d'aquest pot influir decisivament en les taxes de consum dels diferents herbívors (Cruz-Rivera & Hay 2002). D'una banda, és ben conegut que molts macròfits sintetitzen substàncies tòxiques i/o estructurals (Lubchenco & Gaines 1981, Hay 1996, Cronin & Hay 1996), així com el fet que la distribució de molts mesoherbívors a sobre les fulles de fanerògames marines (Mazzella & Russo 1989, Jernakoff & Nielsen 1998) coincideix amb la distribució de les comunitats d'epífits. Igualment, és ben conegut que les relacions C: N en les plantes poden modular les interaccions entre els herbívors i el seu aliment (McGlathery 1995, Valentine & Heck 2001, Goecker et al. 2005).

Pocs treballs han estudiat els efectes que *Posidonia oceanica* i la seva composició poden tenir en els diferents herbívors, però es sap que algunes parts de la planta són clarament preferides a d'altres (Vergés et al. in press), cosa que indica que la seva composició química o la seva textura poden ser fonamentals per entendre les interaccions entre planta i herbívors. D'altra banda, les espècies d'epífits i la seva abundància també varien tant estacionalment com espacialment. Així doncs, les comunitats d'epífits de *P. oceanica* es





caracteritzen per la dominància de comunitats animals durant l'hivern i pel desenvolupament d'una comunitat típica de fitoepífits a la primavera i bona part de l'estiu (veure Figura 4, Ben 1969, Ballesteros 1987, García-Rubies 1987). Òbviament i per diversos motius, la preferència dels herbívors pot variar segons les espècies o comunitats epifítiques, i aquestes variacions poden, aparentment, arribar a influir en el comportament dels herbívors. Finalment, és ben conegut que els ecosistemes de *P. oceanica* afavoreixen la sedimentació de les partícules de matèria orgànica (Gacia & Duarte 2001). La major part d'aquesta matèria orgànica al sediment (56-84%) està formada per carboni de tipus refractari (cel·lulosa, lignina), d'escassa utilitat pels consumidors bentònics (Danovaro 1996). No obstant, la resta està formada per carbohidrats, proteïnes i lípids assimilables per la meiofauna (Danovaro 1996). Moltes espècies de garotes inclouen la matèria orgànica del sediment com a part de la seva dieta (Klumpp et al. 1993), entre elles *Paracentrotus lividus* (Frantzis & Gremare 1992, Fernandez 1997). En efecte, els nivells de matèria orgànica al sediment han estat associats a episodis de sobrepastura (Kirman & Young 1981, Rose et al. 1999, Ruiz et al. 2001, Peterson et al. 2002) i per tant, les variacions espacials induïdes per factors antròpics o naturals poden també repercutir en la pressió de l'herbivorisme.

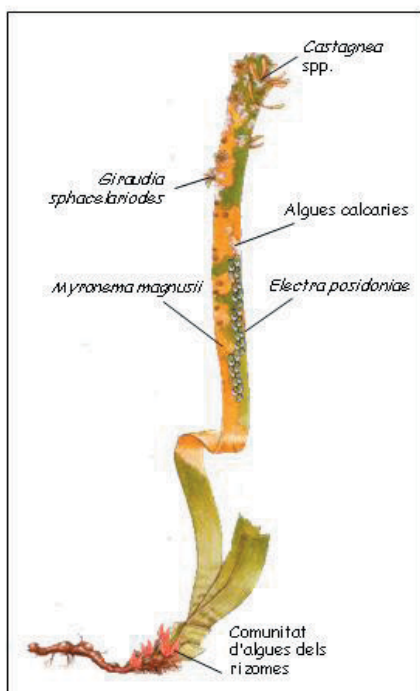


Figura 4. Comunitat d'epífits de *Posidonia oceanica* típica de la primavera. Modificat de Corbera 1984, Enciclopèdia d'Història Natural dels Països Catalans



### **5.– Els nutrients i la pressió de l'herbivorisme**

Finalment, un altre aspecte que en major o menor mesura ha estat relacionat amb la pressió de l'herbivorisme és la disponibilitat de nutrients. En els ecosistemes de fanerògames marines, un increment de la disponibilitat de nutrients pot produir una sèrie d'alteracions que van des de canvis a nivell fisiològic (per exemple, contingut de nutrients) fins als de tot l'ecosistema mitjançant una complexa xarxa d'interaccions (Romero et al. 2006).

En moltes ocasions, un increment de nutrients en el sistema afavoreix l'augment de macroalgues i fitoplàncton (Valiela et al. 1997), l'augment de la biomassa d'epífits foliars i/ o canvis en la seva composició (ex. Borum 1985, 1987, Coleman & Burkholder 1995, Frankovicht & Fourqurean 1997, Wear et al. 1999), l'augment de matèria orgànica al sediment (Jonsson & Carman 1994) i el canvi en la composició dels nutrients de la mateixa planta (Alcoverro et al. 1997a). Tots aquests factors, com hem vist en l'anterior apartat, han estat relacionats amb la qualitat dels recursos i per tant, poden modificar la interacció entre els recursos i els herbívors i viceversa (Alcoverro et al. 1997b, Tomas et al. 2005b). Per exemple, un augment dels nutrients fa que s'incrementi el consum per part dels mesoherbívors, fet que controla la biomassa de macroalgues i epífits (Orth & van Montfrans 1984, Neckles et al. 1993, McGlathery 1995, Hays 2005, Sand-Jensen 1977, Drake & Dobbs 2003). En el cas dels macroherbívors que mengen les fulles, les interaccions es compliquen encara més, ja que les taxes de consum poden estar influenciades, simultàniament, pels canvis a la comunitat d'epífits i a la planta (palatabilitat sensu Mazzella et al. 1992).

La pèrdua de teixits fotosintètics pot estimular (ex. Valentine et al. 1997, Heck et al. 2000, Moran et al. 2002) o reduir (McGlathery 1995, Zimmerman et al. 2001) la producció primària, en funció de l'espècie, la quantitat consumida i la influència de factors locals i estacionals (Alcoverro et al. 2001b). D'altra banda els nutrients també han estat relacionats amb canvis en l'estructura poblacional dels herbívors. En el cas particular de les garotes, els canvis en la qualitat de l'aliment poden tenir repercussions en les taxes de creixement i de desenvolupament gonadal (Fantzis & Grémare 1992, Beddingfield & McClintock 1998), però la generalització a d'altres macroherbívors amb un major grau d'especificitat pels



recursos i/ o amb un cicle de vida més llarg requereix un estudi detallat sobre com la dieta pot afectar al seu cicle vital.

## OBJECTIUS GENERALS

Aquesta tesi està centrada en dos objectius fonamentals: validar la importància de l'herbivorisme en praderes de *Posidonia oceanica* a través d'un estudi extensiu i examinar els factors que controlen la pressió d'herbivorisme dels seus dos consumidors principals: el peix *Sarpa salpa* i la garota *Paracentrotus lividus*. Els factors seleccionats *a priori* per avaluar són diferents, com és lògic, per a cada una d'aquestes dues espècies, tot tenint en compte les seves peculiaritats biològiques. En el cas de *Salpa salpa* els factors analitzats són la pesca, la disponibilitat de recursos i la qualitat d'aquests. En el cas de *Paracentrotus lividus* els principals factors que s'avaluen són la disponibilitat larvària (en forma d'individus post-metamòrfics), el reclutament, la depredació, la migració des d'altres hàbitats, la disponibilitat d'aliment i la qualitat d'aquest. Cal destacar que tant per *P. lividus* com per *S. salpa* la major part dels aspectes s'investiguen extensivament en l'espai i tenint en compte l'estacionalitat. D'altra banda, tot el que fa a la qualitat de l'aliment per *S. salpa* s'investiga a través d'una aproximació experimental, de tipus més intensiu.

Els objectius d'aquesta tesis repartits per capítols són els següents:

1. Confirmació – validació del paper fonamental de l'herbivorisme i dels herbívors principals en ecosistemes dominats per la fanerògama *Posidonia oceanica* mitjançant el seu estudi extensiu en l'espai i el temps.

**Publicació 1:** “Extensive direct measurements of *Posidonia oceanica* defoliation confirm the importance of herbivory in temperate seagrass meadows”



2. Importància de la disponibilitat d'aliment i la sobrepesca en la pressió d'herbivorisme per *Paracentrotus lividus* i *Sarpa salpa*

**Publicació 2:** “Habitat size and fishing pressure alter herbivory in seagrass ecosystems”

3. Factors que controlen les poblacions de *Paracentrotus lividus* en praderes de fanerògames marines.

**Publicació 3:** “Ecological patterns associated to the demographic structure of sea urchin populations in *Posidonia oceanica* beds”

4. Importància dels canvis qualitius que els nutrients poden induir en la qualitat dels recursos (contingut de nutrients a la planta i als epífits, biomassa d'epífits i composició específica de les comunitats)

**Publicació 4:** “Seasonal response of *Posidonia oceanica* epiphytic assemblages to nutrient increase”

5. Importància de la qualitat de l'aliment en la pressió d'herbivoria per *Sarpa salpa*

**Publicació 5:** “The effects of nutrient enrichment in oligotrophic seagrass meadows: an integrative experimental approach”