

Università di Pisa

Facoltà di Scienze Matematiche, Fisiche e Naturali

Corso di Laurea Specialistica in Biologia Marina



**Effetti di processi con diverso spettro di variabilità
sulla distribuzione di popolamenti epifiti di
*Posidonia oceanica***

RELATORI:

Prof. Lisandro Benedetti-Cecchi

Dott. Laura Tamburello

CANDIDATO:

Matteo Mantiero

Anno Accademico 2006-2007

Indice

Cap. 1 Introduzione		pag. 4
	1.2 Sistema di Studio	pag. 10
	1.3 Obiettivi	pag. 11
Cap. 2 Materiali e Metodi	2.1 Sito di Studio	pag. 13
	2.2 Analisi dei Dati	
	2.2.1 Analisi della varianza	pag. 15
	2.2.2 Variogrammi	pag. 16
	2.2.3 Analisi Multilivello (HLM)	pag. 20
Cap. 3 Risultati	3.1 Analisi delle Componenti di Varianza	pag. 25
	3.2 Variogrammi	pag. 27
	3.3 Analisi Multilivello (HLM)	pag. 31
Cap. 4. Discussione e Conclusioni		pag. 37
Bibliografia		pag. 40

Riassunto

Lo studio è stato effettuato nei primi metri del piano infralitorale presso la località di Antignano, in una prateria di *Posidonia oceanica* situata ad una profondità compresa tra i 4 e i 7 metri.

L'obiettivo dello studio è di testare l'ipotesi secondo cui la variabilità del popolamento epifita dei rizomi di *P. oceanica* varia in funzione della scala spaziale. Per indagare tale ipotesi sono stati marcati tre transetti di 32 m all'interno della prateria di *P. oceanica*, composti da 64 quadrati di 50 x 50 cm ciascuno. Successivamente è stato eseguito un campionamento mediante tecniche non distruttive (campionamento fotografico). Le fotografie sono state analizzate su PC al fine di stimare l'abbondanza delle specie come copertura percentuale dei principali gruppi di alghe e di invertebrati.

Le stime di copertura percentuale sono state analizzate tramite tre diverse metodiche statistiche: il calcolo delle componenti di varianza per disegno di campionamento gerarchizzato, i variogrammi e l'analisi multilivello (HLM). Questo ha permesso di confrontare la sensibilità delle tre differenti tipologie di analisi nel rilevare pattern di variabilità.

L'analisi dei componenti di varianza indica elevata variabilità a piccola scala spaziale, confermando quanto riportato in letteratura. I variogrammi invece si sono dimostrati uno strumento inadatto nel rilevare pattern di variabilità nel popolamento. L'HLM, che analizza i dati trasformati in valori di densità spettrale, indica mediamente variabilità a tutte le scale esaminate, pur evidenziando per singoli transetti che la variabilità varia in funzione della scala spaziale a cui viene misurata, ovvero che la variabile presenta andamento non casuale su singoli tratti di prateria.

Dal confronto delle differenti metodiche risulta che l'analisi multilivello è uno strumento adeguato per indagare la struttura della variabilità naturale in funzione della scala spaziale. Le informazioni ottenute in questo studio saranno utili per studi futuri, che si propongono di indagare le relazioni tra la variabilità naturale dei popolamenti e i processi che generano e mantengono tale variabilità.

1.1 Introduzione

La variabilità naturale costituisce una proprietà fondamentale dei popolamenti (Benedetti-Cecchi 2000). Essa si manifesta sia nelle variazioni spazio-temporali delle modalità di distribuzione, abbondanza e diversità di specie che nell'eterogeneità dei processi, che generano e mantengono tali modalità (Benedetti-Cecchi 2003).

Numerosi studi ecologici hanno preso in esame le modalità di distribuzione e abbondanza di specie a diverse scale spaziali in ambiente marino e terrestre (Dayton & Tegner 1984, Levin 1992, Underwood & Chapman 1996). Poiché la maggior parte dei processi agiscono a specifiche scale spaziali, l'identificazione delle scale a cui i popolamenti mostrano maggiore variabilità fornisce indicazioni sui processi che possono causare tale variabilità (Underwood & Chapman 1996).

Modalità di distribuzione e abbondanza di specie scala-dipendenti sono state osservate ed analizzate inizialmente in ambiente terrestre, in particolare in esperimenti in ambito agricolo (Mercer & Hall 1911). Lo sviluppo di nuove tecnologie che permettono di analizzare le modalità di distribuzione spaziale dei popolamenti da scale ridotte (10^{-3} m) a scale spaziali estese (10^5 m), in parallelo all'affinamento delle tecniche statistiche utilizzate per analizzare tali dati, hanno permesso ai ricercatori di aumentare le capacità investigative (Perry *et al.* 2002) sulle modalità di distribuzione scala-dipendenti di variabili fisiche e biologiche (Dungan *et al.* 2002, Fraschetti *et al.* 2005)

L'analisi delle modalità di distribuzione spaziale in ambiente marino ha ricevuto notevole attenzione, tuttavia le dimensioni ridotte e la natura criptica di molti organismi e la difficoltà di operare in ambiente subtidale hanno limitato l'utilizzo di tecnologie adatte ad eseguire campionamenti su vasta scala (ad esempio immagini satellitari). Pertanto l'estensione spaziale indagata negli studi in ambiente marino è limitata rispetto agli studi realizzati in ambiente terrestre (Connolly & Roughgarden 1998, Underwood & Chapman 1996, Underwood *et al.* 2000, Benedetti-Cecchi 2001). Dal confronto di tali studi emerge l'osservazione che i popolamenti mostrano una maggiore variabilità a grandi e piccole scale spaziali, rispetto alle scale intermedie per un ampio range di habitat (Fraschetti *et al.* 2005). E' stata documentata elevata variabilità nelle modalità di distribuzione, abbondanza e diversità di specie a piccola scala nella maggior parte dei popolamenti presi in esame, sia in ambiente roccioso, che in ambiente sabbioso (generalmente considerato un habitat

caratterizzato da una maggior omogeneità rispetto alla controparte di fondo duro). Numerosi studi suggeriscono che alla base dell'elevata variabilità a scale spaziali ridotte vi siano sia le interazioni biologiche locali quali competizione (Lubchenco 1980, Keddy 1984) e attività dei consumatori (Paine 1974, Menge & Sutherland 1987), che processi fisici quali l'eterogeneità e la complessità del substrato (Fraschetti *et al.* 2005). Per spiegare l'elevata variabilità dei popolamenti a scale spaziali estese, vengono spesso invocati, oltre ai processi fisici, climatici e geologici, processi biologici come il reclutamento. Alcuni autori suggeriscono inoltre che gli effetti dei processi che agiscono a scala locale sarebbero in grado di generare variabilità anche a scale spaziali estese, sottolineando l'importanza degli studi su scala locale per comprendere i pattern di distribuzione, abbondanza e diversità di specie anche a livello regionale (Thrush *et al.* 1997a, b, Wootton 2001, Irving *et al.* 2004).

Per comprendere come i processi che influenzano la struttura dei popolamenti a diverse scale spaziali interagiscono tra loro, e in che misura la variabilità si trasmette dai processi ai popolamenti, è necessario analizzare prima le caratteristiche dei processi stessi. Sebbene inizialmente si tendesse ad accettare l'ipotesi secondo cui la variabilità dei processi sarebbe fondamentalmente casuale, nelle ultime due decadi numerosi studi hanno dimostrato che le fluttuazioni delle variabili che descrivono processi ambientali sono temporalmente e spazialmente correlate (Halley 1996).

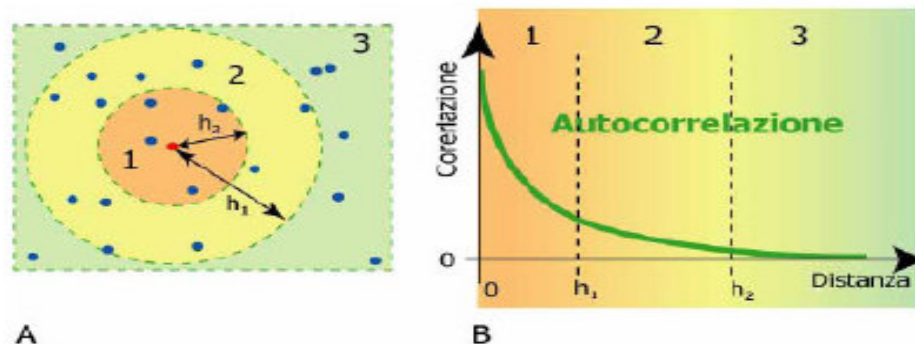


Fig. 1. Esempio esplicativo di un particolare caso di correlazione. A: Rapporto tra campioni vicini con elevata correlazione (1), distanti con ridotta correlazione (2), e lontani con correlazione nulla (3), con il punto considerato. B: rapporto tra correlazione e distanza, o autocorrelazione.

L'autocorrelazione definisce il grado di dipendenza spaziale tra i valori assunti da una variabile, e viene calcolata dividendo la covarianza per la varianza (Jongman *et al.* 1995) Ad esempio, nel caso che campioni vicini tra loro nello spazio assumano valori più

simili rispetto a campioni lontani tra loro, la variabile misurata mostra elevata correlazione a piccola scala spaziale (Fig. 1).

Recentemente, analisi effettuate su serie temporali e spaziali di dati relativi a variabili ambientale terrestri e marine hanno evidenziato spesso l'aumento della varianza in funzione del tempo o della scala spaziale considerata con autocorrelazione a scale molteplici (Monin *et al.* 1997, Steele 1985, Williamson 1987, Pimm 1991).

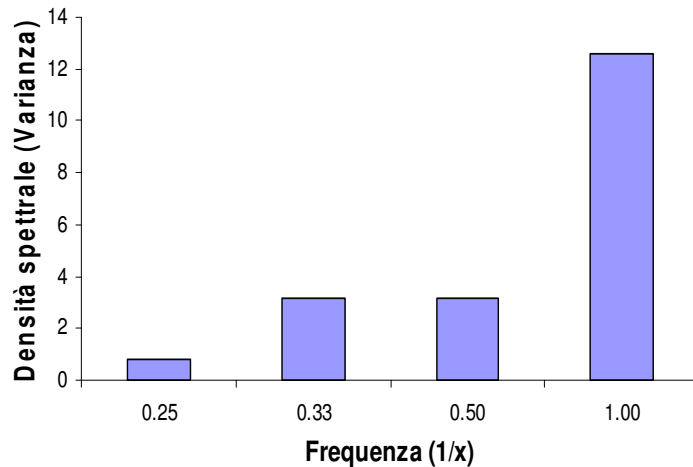
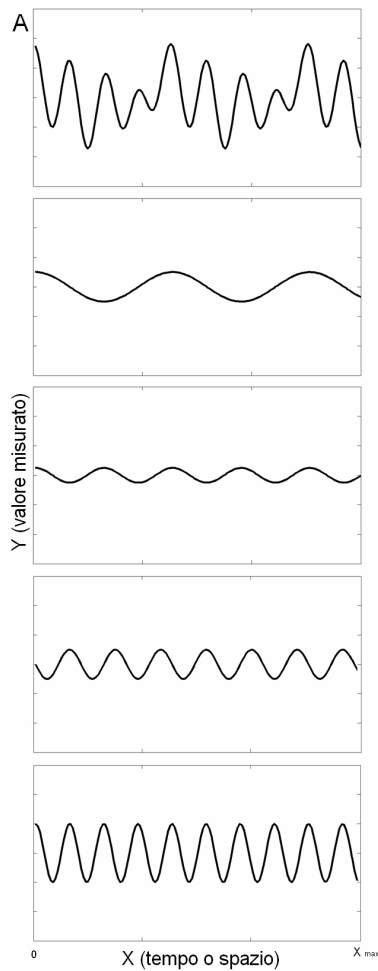


Fig 2.A) Scomposizione di un segnale nelle armoniche che lo compongono. B) Scomposizione della varianza (densità spettrale) nelle componenti di frequenza.

Un metodo per descrivere la variabilità di un processo è l'analisi del suo spettro di variabilità. Lo spettro descrive la varianza in funzione della frequenza e permette di caratterizzare la correlazione spaziale della variabile considerata (Vasseur & Yodsiz 2004). La relazione tra la varianza (V) e la frequenza (f) è descritta da:

$$V=1/f^\beta$$

Dove β rappresenta il coefficiente spettrale (Halley 1996). Tramite tecniche di analisi spettrale è possibile scomporre la varianza di una variabile in onde sinusoidali aventi frequenza e ampiezza definita. L'ampiezza delle singole onde rappresenta la varianza associata ad ogni frequenza, definita anche come "densità spettrale" (Denny *et al.* 2004).

Secondo le caratteristiche dello spettro di variabilità preso in esame, esso viene definito attraverso una nomenclatura basata sull'analogia con la composizione spettrale della luce (Pike *et al.* 2004). Ad esempio, se la varianza associata alle diverse frequenze è costante, lo spettro è definito "white" (Fig. 3.A). Uno spettro la cui varianza associata alle basse frequenze è maggiore rispetto alla densità spettrale delle alte frequenze, viene definito "red", in analogia alla composizione spettrale della luce rossa. Uno spettro di tipo "blue" si osserva se la densità spettrale è maggiore alle alte frequenze rispetto a quelle ridotte.

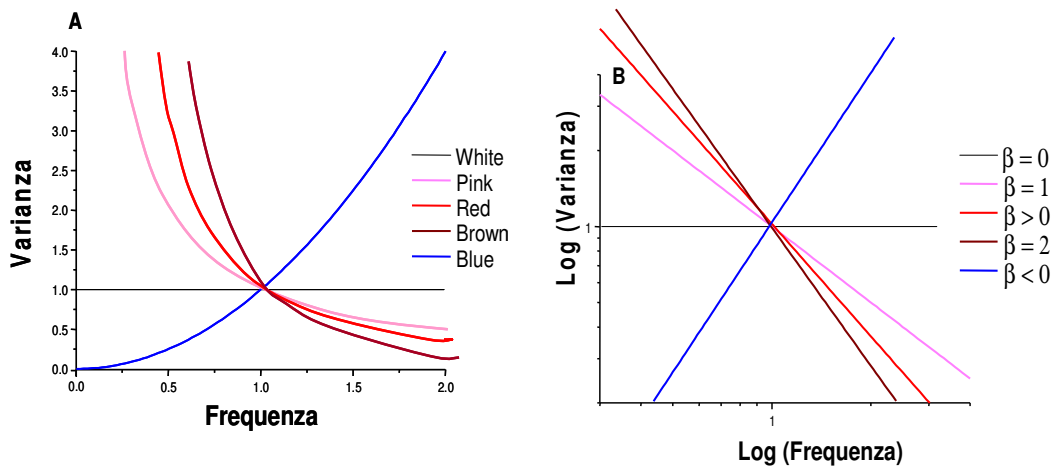


Fig 3. A) Grafico rappresentante la relazione tra varianza e frequenza, nella diverse tipologie di spettro. B) Frequenza e varianza riportate in scala logaritmica. β è il coefficiente angolare della retta.

La misura della correlazione spaziale di una variabile è definita dal coefficiente spettrale β della famiglia di funzioni $1/f$ -noise. Questo viene calcolato dalla pendenza della retta di regressione della varianza in funzione della frequenza su doppia scala logaritmica (Vasseur & Yodzis 2004; Fig 3. B). L'esponente spettrale è uguale a zero ($\beta = 0$) nei processi che non mostrano correlazione spaziale, caratterizzati da uno spettro di tipo

“white”. Processi con spettro di tipo “blue” dimostrano un esponente spettrale negativo ($\beta < 0$). Questi processi sono caratterizzati da una correlazione spaziale negativa. Coefficienti spettrali maggiori di zero ($\beta > 0$) sono tipici di processi in cui si osserva autocorrelazione positiva nello spazio. Tali processi sono generalmente definiti di tipo “red” e comprendono i processi con spettro “pink” il cui coefficiente spettrale risulta prossimo a uno ($\beta \approx 1$) e i processi con spettro “brown” la cui pendenza è maggiore ($\beta \approx 2$).

I campi in cui questo modello trova applicazioni sono molteplici. Variabili rappresentanti numerosi processi fisici e geologici si adattano ad una delle funzioni della famiglia del *1/f-noise*, alcuni di questi sono le curve di intensità luminosa emessa dai quasar, la conduzione della corrente negli apparecchi elettronici, la velocità delle correnti sottomarine e dati provenienti dal ritrovamento di resti fossili (Gisiger 2001).

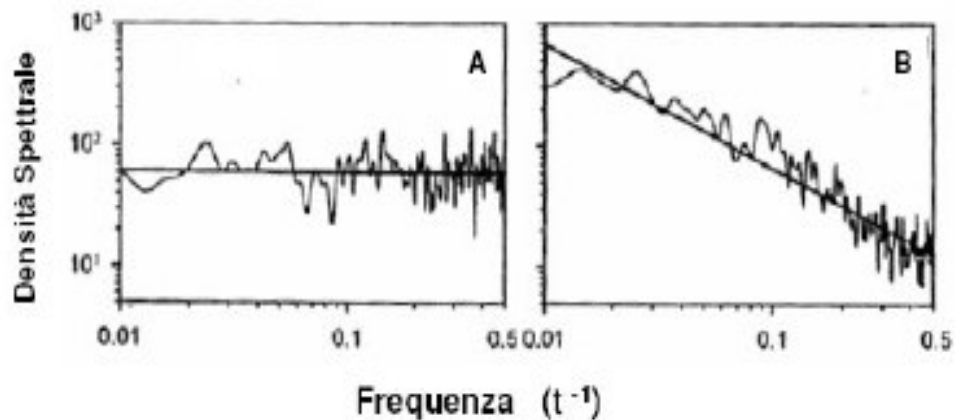


Fig. 4. Esempio di spettro di tipo “white” e di tipo “red” (A e B). In ‘A’ il contributo della varianza ha lo stesso peso a tutte le frequenze ($\beta = 0$; ‘white noise’). In ‘B’ la varianza è dominata dalle basse frequenze ($\beta = 1$; ‘red noise’). Modificato da Vasseur & Yodzis (2004).

La famiglia di funzioni *1/f-noise* è modello utile per rappresentare anche una vasta gamma di processi biologici, ad esempio il battito del cuore umano, il bisogno ciclico di insulina nei diabetici, serie temporali riguardanti la densità di popolazione di insetti, serie spazio-temporali di dati in ecologia e perfino le sequenze di basi azotate del DNA (Gisiger 2001).

Il modello *1/f-noise* è stato portato all’attenzione degli ecologi da Steele (1985). Basandosi sull’analisi spettrale di serie temporali di variabili fisiche misurate in ambiente

marino (es. temperatura dell'aria sulla superficie del mare), Steele sottolinea che i processi quantificati dalle variabili misurate mostravano una correlazione positiva nel tempo. Parallelamente, diversi autori hanno utilizzato il modello *1/f-noise* nell'analisi delle dinamiche di popolazioni naturali sia in ambiente marino, sia in ambiente terrestre, dimostrando la presenza di autocorrelazione nelle modalità di distribuzione e abbondanza osservate. Tra i differenti organismi presi in esame figurano il fitoplancton (Steele & Henderson 1994), organismi bentonici come i mitili (Denny *et al.* 2004), alcune specie di uccelli, mammiferi ed insetti (Pimm & Readfern 1988). Tali studi hanno indotto numerosi autori a considerare l'esistenza di una relazione tra lo spettro di variabilità dei processi ambientali e lo spettro mostrato dalle modalità di distribuzione, abbondanza e diversità di specie dei popolamenti naturali. Esperimenti condotti in laboratorio hanno dimostrato una relazione tra le dinamiche di popolazione di organismi ciliati e lo spettro di variabilità della temperatura a cui esse sono esposte (Petchey 2000). Ulteriori studi effettuati su popolazioni di artropodi hanno dimostrato che l'esposizione ad eventi di disturbo caratterizzati da correlazione temporale positiva è in grado di aumentare il rischio di estinzione degli organismi rispetto a popolazioni esposte ad eventi di disturbo non correlati o negativamente correlati (Pike *et al.* 2004).

Studi recenti hanno infatti dimostrato che le dinamiche di popolazione sono influenzate dal grado di correlazione delle variabili ambientali (Steele & Henderson 1994, Ripa *et al.* 1998); in particolare va sottolineato che gli eventi di estinzione possono risultare più frequenti in popolamenti sottoposti a condizioni ambientali che mostrano elevata variabilità nello spazio e nel tempo (Lawton 1988). Infatti, se le variazioni nei processi ambientali che influenzano le modalità di distribuzione, abbondanza e diversità di specie si mostrassero fortemente autocorrelate nello spazio e nel tempo, si potrebbero facilmente verificare periodi prolungati (o aree estese) di condizioni sfavorevoli alla sopravvivenza dei popolamenti (Lawton 1988, Miramontes & Rohani 1998, Pike *et al.* 2004).

Tuttavia la variabilità dei processi ambientali determina risposte diverse nelle modalità di distribuzione e abbondanza di specie nei popolamenti a seconda delle caratteristiche intrinseche delle specie stesse (ad esempio la durata del ciclo vitale, le modalità di riproduzione e la capacità di dispersione; Ripa & Lundberg 1996). Inoltre studi teorici mostrano che lo spettro delle variabili ambientali interagisce con le dinamiche di

popolazione (in particolare con meccanismi di regolazione densità-dipendenti e interazioni intraspecifiche), con effetti importanti della distribuzione spaziale della popolazione sulla sua persistenza (Petchey *et al.* 1997). Tali risultati contraddicono le predizioni di Lawton (1988), mostrando che l'aumento di correlazione delle variabili ambientali può alternativamente aumentare o ridurre il rischio di estinzione dei popolamenti a seconda dell'ecologia delle specie stesse.

Comprendere le caratteristiche delle singole specie da una parte, e la variabilità ambientale dall'altra, è indispensabile per poter sviluppare modelli in grado di fornire predizioni sulle risposte dei popolamenti alla variabilità dei processi ambientali (Boyce *et al.* 1992). Tutto ciò assume particolare rilevanza alla luce dei cambiamenti climatici in atto, in particolare i cambiamenti nell'intensità e nella varianza dei processi che agiscono come forzanti ambientali potrebbero causare variazioni nelle modalità di distribuzione, abbondanza e diversità di specie sia su scala globale, che su scala locale (Easterlings *et al.* 2000). Sono stati condotti studi che hanno evidenziato il recente aumento della variabilità, sia nello spazio che nel tempo, di alcune variabili ambientali come la frequenza delle precipitazioni e la frequenza e la durata delle mareggiate (Karl *et al.* 1995, Easterling *et al.* 2000). Recentemente sono stati realizzati numerosi studi e fornite previsioni a lungo termine sugli effetti delle variazioni dei processi ambientali. Nella maggior parte di questi, gli autori si sono limitati ad analizzare gli effetti dei cambiamenti nell'intensità dei processi ambientali, trascurando gli effetti dell'aumento di variabilità di tali processi sulle modalità di distribuzione abbondanza e diversità di specie su scala globale e locale (Benedetti-Cecchi 2003, Bertocci *et al.* 2005).

1.2 Sistema di studio

In questo studio è stato preso in esame il popolamento epifita dei rizomi di *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Le praterie di fanerogame marine rappresentano uno dei più importanti ecosistemi marini. Esse contribuiscono in maniera rilevante alla produttività delle aree costiere sia in regioni tropicali, che in aree temperate (Pergent *et al.* 1994, Cambridge & Hocking 1997). Nel Mar Mediterraneo, *P. oceanica* è la fanerogama marina più diffusa, e costituisce grandi praterie che si estendono dalla superficie fino a profondità

intorno ai 40 metri. Esse hanno un importante ruolo strutturale e funzionale e sono caratterizzate da elevati tassi di produttività e biodiversità (Mazzella *et al.* 1989, 1992).

Le praterie di *P. oceanica* rappresentano un habitat complesso, a cui sono associati popolamenti epifiti distinti per le foglie e i rizomi. Le prime rappresentano un substrato instabile, a causa del ciclo vitale della specie che risulta caratterizzato da una fase di senescenza annuale. Esse inoltre sono soggette a elevata variabilità delle condizioni abiotiche e ad intenso idrodinamismo. Il popolamento epifita delle foglie presenta pertanto ciclo vitale annuale ed è caratterizzato dalla presenza di specie caratteristiche. I rizomi costituiscono invece una struttura longeva, che favorisce la presenza di specie pluriennali. Inoltre le foglie riducono la penetrazione della luce e smorzano l'intensità del moto ondoso, creando nell'ambiente sottostante un habitat protetto e relativamente stabile per il popolamento epifita (Balata *et al.* 2007), che risulta simile ad altri popolamenti marini tipici di ambienti con ridotta intensità luminosa (Panayotidis 1980)

Alcuni dei taxa più comuni che caratterizzano i popolamenti epifiti dei rizomi sono la Chlorophyta *Flabellia petiolata*, la *Fucophyceae Dictyota* var. *linearis*, inoltre risultano abbondanti Rodophyta del genere *Peyssonellia* e *Rhodymenia*. E' da sottolineare infine la presenza di alghe filamentose appartenenti al Phylum delle Rhodophyta, come *Acrothammium preissi* e *Womersleyella setacea*. Tra gli animali le specie più comuni sono i Porifera *Plakortis simplex*, gli Cnidaria *Laomedea angolata*, i Bryozoa *Aetea truncata* e gli Echinodermata *Paracentrotus lividus* e *Arbacia lixula*.

1.3 Obiettivi

Scopo del presente studio è indagare le modalità di distribuzione, abbondanza e diversità di specie del popolamento epifita dei rizomi di *Posidonia oceanica*, al fine di individuare caratteristiche scale di variabilità naturale. In letteratura vengono presentate differenti metodiche che permettono di analizzare le modalità di distribuzione spaziale di specie sessili. In questo studio sono stati confrontati tre approcci statistici: le componenti di varianza (calcolate da analisi della varianza per disegno gerarchizzato), i variogrammi e l'analisi multilivello (HML).

L'analisi della varianza con disegno di campionamento gerarchizzato rappresenta una tecnica tradizionale per l'ecologia, di facile applicazione, che fornisce risultati chiari e facilmente interpretabili (McMahon & Diez 2007). Il disegno di campionamento prevede di selezionare a priori scale spaziali discrete, pertanto descrive la variabilità imponendo salti di scala. Inoltre, l'analisi della varianza presuppone indipendenza dei campioni e non permette di rilevare pattern di autocorrelazione dei dati. Tuttavia tale approccio consente di quantificare il contributo delle singole scale spaziali alla variabilità totale (Underwood & Chapman 1996).

Il secondo metodo utilizzato è l'analisi della variabilità (semivarianza) e della correlazione spaziale attraverso i variogrammi. Questi permettono di confrontare la varianza tra coppie di campioni a differenti distanze spaziali, evidenziando il grado di correlazione delle variabili alle diverse scale spaziali. Inoltre tale metodo consente di esaminare la variabilità come una funzione continua rispetto alla scala spaziale. (Underwood & Chapman 1996).

Il terzo metodo utilizzato è l'HLM (Hierarchical Linear Model; McMahon & Diez 2007). Questo tipo di analisi combina un insieme di metodi di stima di modelli basati su approcci statistici classici (modelli lineari) e permette di analizzare disegni sperimentali complessi in modo flessibile. Attraverso la stima di equazioni di regressione lineare e di parametri di varianza e covarianza in dati gerarchicamente ordinati consente di analizzare le relazioni tra variabili a differenti scale spaziali (McMahon & Diez 2007). L'HLM è stato poco utilizzato in ambito ecologico, sebbene vi siano alcuni esempi riguardanti le interazioni tra specie all'interno dei popolamenti (Vazquez & Simberloff 2004) e analisi della correlazione spaziale (Gering & Crist 2002, Berk & de Leeuw 2006).

Nel presente studio verranno descritte le peculiarità di ciascun tipo di metodica e la loro sensibilità nel rilevare e descrivere le modalità di distribuzione spaziale del popolamento preso in esame a diverse scale spaziali. Identificare gli approcci più informativi, in grado di rilevare pattern di autocorrelazione nella distribuzione spaziale degli epifiti, fornisce una conoscenza indispensabile per studi futuri, atti ad indagare la relazione tra lo spettro dei processi ambientali e lo spettro di variabilità spaziale dei popolamenti. Ciò faciliterà l'interpretazione di studi di tipo manipolativo, in cui verrà simulato l'effetto di processi abiotici caratterizzati da spettro di variabilità spaziale con differenti caratteristiche al fine di indagarne l'effetto sui popolamenti.