

E. MAGGI (*), I. BERTOCCI (*), F. BULLERI (*), L. TAMBURELLO (*), L. BENEDETTI-CECCHI (*)

VENTI ANNI DI ECOLOGIA SPERIMENTALE LUNGO LE COSTE DI CALAFURIA (LIVORNO)

Riassunto - Alla fine degli anni '80, i popolamenti marini del litorale di Calafuria sono stati oggetto dei primi studi sperimentali effettuati in Mediterraneo. A partire dai primi semplici esperimenti di rimozione di specie dominanti nella zona di battigia, l'ecologia marina sperimentale si è poi sviluppata attraverso indagini più complesse, anche in ambiente subtidale. Le conoscenze approfondite dei meccanismi di interazione biotica e dell'influenza dei fattori abiotici sugli organismi ha successivamente permesso di testare ipotesi relative agli effetti dei previsti cambiamenti climatici, della perdita di biodiversità e dell'invasione da parte di specie aliene sul funzionamento dei sistemi marini.

Parole chiave - Coste rocciose, ecologia sperimentale, Mar Mediterraneo, Mar Ligure.

Abstract - *Twenty years of experimental ecology along the coast of Calafuria (Leghorn).* The first experimental studies in the Mediterranean Sea were made along the coast of Calafuria at the end of the '80s. Starting with simple removal experiments of dominant species in the intertidal zone, marine experimental ecology developed through complex investigations, also extending to subtidal habitats. The increasing knowledge of the mechanisms of biotic interactions and the influence of abiotic factors on organisms, subsequently gave the opportunity to test hypotheses on effects of predicted climate changes, loss of biodiversity and invasion by alien species on marine ecosystem functioning.

Key words - Experimental ecology, Mediterranean Sea, rocky shores, Ligurian Sea.

GLI ESORDI DELL'ECOLOGIA SPERIMENTALE

Storicamente, le coste marine rocciose hanno rappresentato un luogo elettivo per lo studio delle modalità di distribuzione degli organismi, nonché delle cause e dei meccanismi che le determinano. In particolare, le zone di marea sono servite da laboratorio naturale per lo sviluppo dell'ecologia sperimentale fin dagli anni '60, con i primi esperimenti di rimozione di specie di Connell (1961) e Paine (1966). In Mediterraneo, tuttavia, un approccio sperimentale allo studio dei popolamenti marini non è comparso fino alla fine degli anni '80, con i primi studi condotti lungo la costa toscana. Il litorale di Calafuria (43°28' N, 10°20' E), a sud di Livorno, è caratterizzato da una costa rocciosa di arenaria che degrada dolcemente fino a profondità di 40-50 m, e rappresenta un sito di facile accesso e un teatro ideale per gli studi di ecologia marina. La zona di battigia ha rappresentato anche in questo caso l'ambiente

ideale per lo sviluppo dei primi esempi di analisi sperimentale di ipotesi.

Il primo studio sperimentale (Benedetti-Cecchi & Cinelli, 1992a) ha avuto come scenario le pozze di scogliera, che, per collocazione sulla costa e morfologia, rappresentano habitat facilmente manipolabili e sono caratterizzati da densi popolamenti macroalgali. In particolare, il ruolo di specie competitivamente dominanti sull'abbondanza e la diversità dei popolamenti algali è stato indagato attraverso la rimozione delle alghe brune arborescenti appartenenti al genere *Cystoseira*. Nonostante la semplicità del disegno sperimentale, lo studio ha rappresentato un primo importante passo per la conoscenza degli effetti di specie dalla morfologia complessa sugli organismi algali che caratterizzano i popolamenti delle zone di battigia, e costituisce di fatto il primo test sperimentale dell'effetto della perdita di queste specie arborescenti, spesso causata da fonti di disturbo antropico (Seapy & Littler, 1982; Rodríguez-Prieto & Polo, 1996), per lo sviluppo dei popolamenti ad alghe ed invertebrati ad esse associati. Tale studio ha rappresentato il punto di partenza per successivi test di ipotesi sul ruolo di queste specie a scale spaziali più ampie (Benedetti-Cecchi *et al.*, 2001).

Negli anni successivi, lo studio del ruolo di specie dominanti, tra cui cirripedi, «tappeti» algali (*turf*, con termine anglosassone), l'alga rossa endemica del Mediterraneo *Rissoella verruculosa*, a diverse altezze sulla costa (Benedetti-Cecchi *et al.*, 1999), è stato utilizzato allo scopo di rifiutare l'ipotesi di una rigida «zonazione» (Stephenson & Stephenson, 1949; Lewis, 1964) degli organismi bentonici, e dimostrare l'importanza delle interazioni tra specie (in termini di prima occupazione del substrato, soprattutto nella porzione inferiore della battigia) per la variabilità spaziale dei popolamenti, dalla scala delle decine di cm a quella dei km (vedi anche Benedetti-Cecchi *et al.*, 2005a, 2006a, sulla variabilità fenotipica di *R. verruculosa*, attraverso esperimenti di trapianto tra le località di Calafuria e Punta Bianca (SP)).

ANALISI DI INTERAZIONI PIÙ COMPLESSE

Ben presto i più semplici esperimenti di rimozione di specie dominanti hanno lasciato spazio ad indagini più complesse, in un habitat in cui l'importanza di erbivoro-predazione e competizione (accanto ai fattori abiotici) erano da tempo stati messi in evidenza in altre

(*) Dipartimento di Biologia, Università di Pisa, CoNISMa, via Derna 1, 56126 Pisa. E-mail: emaggi@biologia.unipi.it

regioni geografiche (tra i primi studi: Connell, 1961; Paine, 1974; Lubchenco, 1980).

A Calafuria, la presenza di erbivori (soprattutto *Patella* spp.) è risultata un importante fattore capace di variare le modalità di reclutamento di *Cystoseira* fra microhabitat diversi (substrati con alghe incrostanti, *turf* o fronde adulte di *Cystoseira*; Benedetti-Cecchi & Cinelli, 1992b), sebbene con effetti variabili nello spazio e nel tempo sulla colonizzazione algale di aree create da fonti di disturbo naturale, quali ad esempio forti mareggiate (Benedetti-Cecchi & Cinelli, 1993, 1994, 1995, 1996a). Alcuni di questi studi sono stati basilari per la creazione di modelli di reti di interazioni tra organismi, capaci di predire complesse relazioni dirette ed indirette durante le fasi della successione biologica, grazie alle approfondite conoscenze dei meccanismi di interazione e della storia naturale delle specie indagate (Fig. 1) (Benedetti-Cecchi, 2000a, 2000b). Al tempo stesso, hanno dato origine a ulteriori modelli volti a predire le dinamiche dei sistemi naturali, attraverso raffinate manipolazioni sia dell'effetto medio che della varianza degli erbivori sulle alghe (Benedetti-Cecchi, 2000c; Benedetti-Cecchi *et al.*, 2005b).

Lo sviluppo dell'ecologia sperimentale a Calafuria non si è tuttavia fermato all'ambiente di battigia. Con solo qualche anno di ritardo, infatti, gli habitat subtidali più superficiali sono stati oggetto del proliferare di studi atti all'identificazione degli effetti delle complesse interazioni tra erbivori (soprattutto ricci delle specie *Arbacia lixula* e *Paracentrotus lividus*) e specie algali sui

popolamenti presenti (Benedetti-Cecchi *et al.*, 1998; Bulleri *et al.*, 1999; Bulleri *et al.*, 2002), evidenziando sia un effetto negativo dei ricci che un effetto specie-specifico delle alghe incrostanti sul *turf* algale.

La riconosciuta maggiore importanza delle interazioni biotiche, rispetto ai fattori ambientali, per i popolamenti subtidali non ha tuttavia impedito l'indagine dell'effetto di questi ultimi, quali fattori in grado influenzare le dinamiche tra organismi. Ne è un esempio lo studio del ruolo della quantità di luce nei meccanismi di *overgrowth* tra specie algali (Bulleri, 2006).

Anche in questo caso, la conoscenza dell'habitat maturata negli anni è stata basilare per lo sviluppo di modelli di interazioni più complesse, quali l'effetto del disturbo naturale e della ricchezza di specie sui mosaici di alghe presenti nelle porzioni subtidali più superficiali, in relazione alla continuità fra chiazze dominate da organismi diversi (Bulleri & Benedetti-Cecchi, 2006).

L'ECOLOGIA SPERIMENTALE E I CAMBIAMENTI CLIMATICI

A partire dalla fine degli anni '90, le prime indagini sulla relazione tra modificazioni climatiche e popolamenti naturali hanno posto l'attenzione sui drastici effetti che i cambiamenti del clima a scala globale possono apportare agli ecosistemi (Kappelle *et al.*, 1999; Hughes, 2000). In particolare, i previsti aumenti dell'intensità e variazioni della modalità temporale di eventi estremi quali mareggiate, periodi di siccità o inondazioni, picchi di temperatura dell'aria e delle acque, hanno richiamato l'attenzione su particolari categorie di fattori di disturbo abiotico, e sugli effetti delle loro previste variazioni nell'ambiente marino.

Dato che lo spazio rappresenta per gli organismi bentonici uno dei più importanti fattori limitanti, l'indagine sperimentale degli effetti del disturbo (inteso come qualsiasi evento che porti alla rimozione di organismi) sulla ricolonizzazione dei popolamenti ha avuto una vasta proliferazione a partire dai primi anni '70 (Dayton, 1971; Sousa, 1979). A Calafuria, accanto agli studi già citati sugli effetti della formazione di aree di substrato libero di diversa taglia e periodo di formazione sui popolamenti macroalgali, l'abrasione (*scouring*) da sedimentazione è stata riconosciuta quale importante fonte di stress in ambiente subtidale (Airoldi *et al.*, 1996), capace di influenzare sia alghe a tallo eretto, in interazione con altre fonti di disturbo meccanico (Airoldi, 1998), che il *turf* algale, in funzione di variazioni in intensità e scala spaziale dello stress (Airoldi & Virgilio, 1998). A profondità maggiori, il sedimentazione è stato indicato in grado di rendere più omogenei i popolamenti del «coralligeno», annullando le differenze causate dalla complessità fisica del substrato (Balata *et al.*, 2007).

Recentemente, l'ecologia sperimentale a Calafuria ha affrontato in modo più specifico lo studio degli effetti del disturbo nel contesto dei previsti cambiamenti climatici, mediante lo sviluppo di modelli innovativi in grado di testare ipotesi sugli effetti non solo di variazioni nell'intensità del disturbo, ma anche dell'interazione con variazioni nelle sue modalità temporali. Espe-

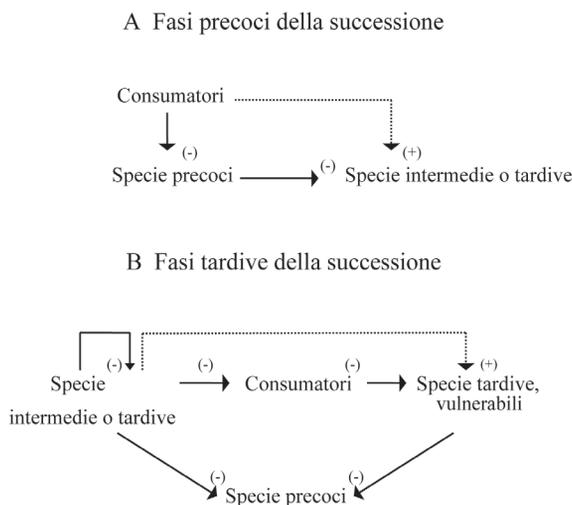


Fig. 1 - Possibili reti di interazione nelle fasi (A) precoci e (B) tardive della successione in un ipotetico popolamento ad alghe ed invertebrati di battigia di costa rocciosa. Interazioni dirette ed indirette sono rappresentate, rispettivamente, da linee continue e tratteggiate. Specie precoci, intermedie e tardive rispetto alla fase della successione biologica (modificato da Fig. 1 in Benedetti-Cecchi, 2000a).

rimenti condotti sulla battigia hanno rivelato un effetto negativo dell'intensità del disturbo meccanico (analogo a quello prodotto da forti mareggiate) sulla stabilità dei popolamenti ad alghe ed invertebrati, mentre l'effetto opposto può essere causato da eventi di disturbo ravvicinati nel tempo e seguiti da lunghi periodi privi di tali fenomeni (Bertocci *et al.*, 2005) (Fig. 2). Variazioni in intensità e modalità di distribuzione temporale, sia di periodi di esposizione all'aria che di eventi di *scouring* da sedimentazione, sono invece risultate agire in modo interattivo sugli stessi popolamenti, suggerendo che una varianza temporale molto alta di tali eventi potrebbe essere in grado di mitigare gli impatti ecologici dei previsti cambiamenti climatici su alcuni organismi (Benedetti-Cecchi *et al.*, 2006b; Bertocci *et al.*, 2007; Vaselli *et al.*, 2008a).

L'analisi sperimentale di modelli sull'innalzamento del livello del mare ha infine evidenziato come, a Calafuria,

il previsto incremento nella disponibilità di substrati verticali (~58% in più rispetto alla situazione attuale), potrebbe portare all'espansione di popolamenti caratterizzati da alghe incrostanti e gasteropodi, a discapito di alghe filamentose e dei cirripedi, senza tuttavia influenzare la capacità di recupero dei popolamenti in seguito ad eventi di disturbo (resilienza) (Vaselli *et al.*, 2008b).

L'ECOLOGIA SPERIMENTALE NELLO STUDIO DELLA BIODIVERSITÀ

Le alterazioni ambientali a scala globale, causate più o meno direttamente dalle attività antropiche, stanno portando all'estinzione di un elevato numero di specie, ad un tasso 100-1000 volte superiore rispetto ai periodi antecedenti l'apparizione dell'uomo sulla Terra (Pimm *et al.*, 1995; Lawton & May, 1995). Ciò ha portato ad un forte interesse della comunità scientifica nei confronti delle conseguenze di tale perdita di biodiversità per il funzionamento degli ecosistemi, anche in ambiente marino (Stachowicz *et al.*, 2007).

A Calafuria, gli studi sulla biodiversità di specie bentoniche hanno utilizzato disegni sperimentali innovativi che includono la manipolazione non solo della ricchezza e dell'identità degli organismi, ma anche della loro abbondanza (Benedetti-Cecchi, 2004, 2006). Nella zona di marea, la manipolazione di specie a morfologia complessa (mitili e *Cystoseira compressa*, le cui interazioni erano già state investigate in passato, Benedetti-Cecchi *et al.*, 1996b) ha evidenziato come variazioni nella densità anche di un numero limitato di specie possa modificare in modo complesso gli effetti della loro diversità sui popolamenti bentonici associati (Maggi *et al.*, 2009). L'importanza di variazioni in abbondanza di questi organismi è stata documentata anche in esperimenti più complessi di manipolazione della biodiversità, in cui Calafuria è stata inclusa quale sito mediterraneo in uno studio sulla perdita di biodiversità a scala europea (Benedetti-Cecchi *et al.*, submitted).

La presenza sempre più diffusa lungo il litorale di Calafuria dell'alga verde invasiva *Caulerpa racemosa*, ha inoltre recentemente determinato una serie di studi volti ad esaminare le interazioni tra tale alga ed i popolamenti residenti. In ambiente subtidale, sono stati individuati inaspettati meccanismi di facilitazione da parte delle specie residenti (*turf* algale, che sta sostituendo sempre più le alghe arborescenti lungo le coste urbanizzate) sull'invasibilità di quest'alga (Bulleri e Benedetti-Cecchi, 2008). La manipolazione della biodiversità degli erbivori presenti (*A. lixula* e *P. lividus*) (Fig. 3) ha tuttavia evidenziato come l'effetto dei ricci, variando in base alla densità relativa e alla direzione e alla forza degli effetti delle specie algali presenti, possa influenzare i tassi locali di espansione di *C. racemosa* (Bulleri *et al.*, 2009). Nelle pozze di scogliera, al contrario, è stata documentata una relazione negativa tra elevate intensità di disturbo meccanico, dovuto all'impatto di massi trasportati dal moto ondoso, e la capacità di *C. racemosa* di invadere i popolamenti residenti (Incerta *et al.*, 2009).

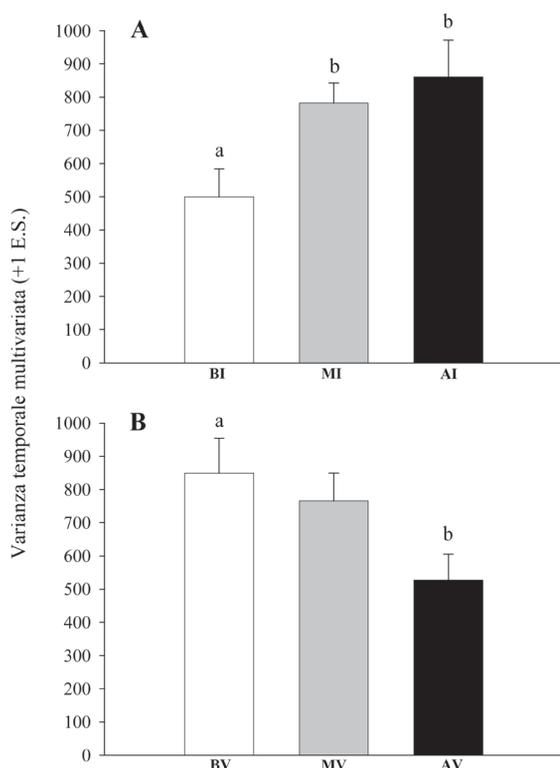


Fig. 2 - Varianza temporale multivariata. Alti valori di varianza temporale corrispondono a bassa stabilità dei popolamenti, e viceversa. A) Effetto dell'intensità del disturbo meccanico (BI = bassa intensità; MI = media intensità; AI = alta intensità). I dati sono mediati su 3 repliche (*patches*), 3 livelli di varianza temporale del disturbo e 2 taglie delle *patches* (n = 18). B) Effetto della varianza temporale del disturbo (BV = bassa varianza; MV = media varianza; AV = alta varianza). I dati sono mediati su 3 repliche, 3 livelli di intensità del disturbo e 3 taglie delle *patches* (n = 18). Lettere uguali indicano trattamenti che non differiscono in modo significativo ($P < 0,05$; SNK test) (modificato da Fig. 1 in Bertocci *et al.*, 2005).

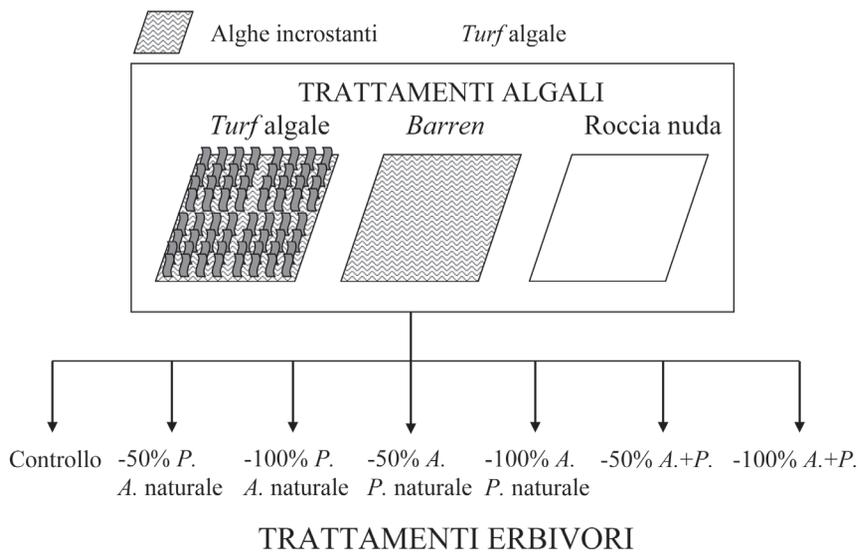


Fig. 3 - Rappresentazione schematica dei trattamenti sperimentali di alghe ed erbivori. *P.* = *Paracentrotus lividus*; *A.* = *Arbacia lixula*; -50% = 50% della densità naturale; -100% = rimozione totale; naturale = densità naturale (modificato da Fig. 1 in Bulleri *et al.*, 2009).

STUDI SPERIMENTALI ATTUALMENTE IN CORSO

La relazione tra biodiversità e funzionamento dei sistemi di costa rocciosa, le risposte degli organismi ai previsti cambiamenti climatici e le modalità di resistenza e resilienza dei popolamenti a fattori ambientali variabili a scala locale e globale sono attualmente oggetto di ulteriori indagini sperimentali lungo il litorale di Calabria.

In particolare, i moderni approcci allo studio della biodiversità (manipolazione del numero, identità e densità degli organismi) saranno applicati alla quantificazione del funzionamento e della stabilità dei popolamenti (anche di livelli trofici differenti da quelli manipolati). Tali studi si avvarranno inoltre di tecniche di manipolazione di eventi di disturbo, secondo le modalità attese dai previsti cambiamenti climatici (variazioni dell'intensità e modalità temporali di eventi estremi, come stress termico o meccanico).

Sarà inoltre esaminato l'effetto, sui popolamenti algali dominati da *Cystoseira compressa*, di eventi di disturbo applicati secondo criteri diversi, in grado di discriminare tra eventi di autorganizzazione e processi di risposta alla variabilità ambientale.

Infine, praterie della fanerogama marina *Posidonia oceanica* sono attualmente oggetto di uno studio volto ad esaminare gli effetti sinergici di disturbi autocorrelati e indipendenti nello spazio (atti a simulare disturbi operanti a grande scala (bassa frequenza)), e improvvisi cambiamenti ambientali locali (alta frequenza), sulla capacità dei popolamenti di resistere e recuperare da perturbazioni. Il risultato atteso è l'identificazione di principi generali alla base delle risposte dei popolamenti ad un aumento delle fluttuazioni ambientali, indi-

pendentemente dallo specifico fattore in gioco, al fine di prevederne le conseguenze sulla biodiversità e da fornire indicazioni per possibili interventi di gestione, volti a limitare l'estinzione di specie e ad assicurare il funzionamento dell'ecosistema nel contesto del previsto incremento di variabilità del clima.

BIBLIOGRAFIA

- Airolidi L., 1998. Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. *Ecology* 79: 2759-2770.
- Airolidi L., Virgilio M., 1998. Responses of turf-forming algae to spatial variations in the deposition of sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 165: 271-282.
- Airolidi L., Virgilio M., Cinelli F., 1996. Sediment deposition and movement over a turf assemblage in a shallow rocky coastal area of the Ligurian Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 133: 241-251.
- Balata D., Piazza L., Benedetti-Cecchi L., 2007. Sediment disturbance and loss of beta diversity on subtidal rocky reefs. *Ecology* 88: 2455-2461.
- Benedetti-Cecchi L., 2000a. Predicting direct and indirect effects during succession in a midlittoral rocky shore assemblage. *Ecol. Monogr.* 70: 45-72.
- Benedetti-Cecchi L., 2000b. Priority effects, taxonomic resolution, and the prediction of variable patterns of colonisation of algae in littoral rock pools. *Oecologia* 123: 265-274.
- Benedetti-Cecchi L., 2000c. Variance in ecological consumer-resource interactions. *Nature* 407: 370-374.
- Benedetti-Cecchi L., 2004. Increasing accuracy of causal inference in experimental analyses of biodiversity. *Funct. Ecol.* 18: 761-768.
- Benedetti-Cecchi L., 2006. Understanding the consequences of changing biodiversity on rocky shores: how much have we learned from past experiments? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 338: 193-204.
- Benedetti-Cecchi L., Cinelli F., 1992a. Canopy removal experiments in *Cystoseira* dominated rockpools from the Western coast of the Mediterranean (Ligurian Sea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 155: 69-83.

- Benedetti-Cecchi L., Cinelli F., 1992b. Effects of canopy cover, herbivores and substratum type on patterns of *Cystoseira* spp. settlement and recruitment in littoral rockpools. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 90: 183-191.
- Benedetti-Cecchi L., Cinelli F., 1993. Seasonality and reproductive phenology of algae inhabiting littoral pools in the Western Mediterranean. *P.S.Z.N.I. Mar. Ecol.* 14: 147-157.
- Benedetti-Cecchi L., Cinelli F., 1994. Recovery of patches in an assemblage of geniculate coralline algae: variability at different successional stages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 110: 9-18.
- Benedetti-Cecchi L., Cinelli F., 1995. Habitat heterogeneity, sea urchin grazing and the distribution of algae in littoral rock pools on the west coast of Italy (western Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 126: 203-212.
- Benedetti-Cecchi L., Cinelli F., 1996a. Patterns of disturbance and recovery in littoral rock pools: nonhierarchical competition and spatial variability in secondary succession. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 135: 145-161.
- Benedetti-Cecchi L., Nuti S., Cinelli F., 1996b. Analysis of spatial and temporal variability in interactions among algae, limpets and mussels, in low shore habitats on the west coast of Italy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 144: 87-96.
- Benedetti-Cecchi L., Bulleri F., Cinelli F., 1998. Density dependent foraging in two species of sea urchins in shallow subtidal reefs on the west coast of Italy (western Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 163: 203-211.
- Benedetti-Cecchi L., Menconi M., Cinelli F., 1999. Pre-emption of the substratum and the maintenance of spatial pattern on a rocky shore in the northwest Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 181: 13-23.
- Benedetti-Cecchi L., Pannacciulli F., Bulleri F., Moschella P.S., Airolidi L., Relini G., Cinelli F., 2001. Predicting the consequences of anthropogenic disturbance: large-scale effects of loss of canopy algae on rocky shores. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 214: 137-150.
- Benedetti-Cecchi L., Bertocci I., Vaselli S., Maggi E., 2005a. Determinants of spatial pattern at different scales in two populations of the marine alga, *Rissoella verruculosa* (Bertoloni) J. Agardh. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 293: 37-47.
- Benedetti-Cecchi L., Vaselli S., Maggi E., Bertocci I., 2005b. Interactive effects of spatial variance and mean intensity of grazing on algal cover in rock pools. *Ecology* 86: 2212-2222.
- Benedetti-Cecchi L., Bertocci I., Vaselli S., Maggi E., 2006a. Morphological plasticity and variable spatial patterns in different populations of the red alga *Rissoella verrucosa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 315: 87-98.
- Benedetti-Cecchi L., Bertocci I., Vaselli S., Maggi E., 2006b. Temporal variance reverses the ecological impact of high mean intensity of stress in climate change experiments. *Ecology* 87: 2489-2499.
- Benedetti-Cecchi L., Arenas F., Maggi E., Molis I., Sousa Pinto I., Valdivia N., Vaselli S., Abundance matters: partitioning richness and density-dependent effects in biodiversity experiments. *Ecology* (submitted).
- Bertocci I., Maggi E., Vaselli S., Benedetti-Cecchi L., 2005. Contrasting effects of mean intensity and temporal variation of disturbance on assemblages of rocky shores. *Ecology* 86: 2061-2067.
- Bertocci I., Vaselli S., Maggi E., Benedetti-Cecchi L., 2007. Changes in temporal variance of rocky shore organism abundances in response to manipulation of mean intensity and temporal variability of aerial exposure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 338: 11-20.
- Bulleri F., 2006. Duration of overgrowth affects survival of encrusting coralline algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 321: 79-85.
- Bulleri F., Benedetti-Cecchi L., 2006. Mechanisms of recovery and resilience of different components of mosaics of habitats on shallow rocky reefs. *Oecologia* 149: 482-492.
- Bulleri F., Benedetti-Cecchi L., 2008. Facilitation of the introduced green alga, *Caulerpa racemosa*, by resident algal turfs: experimental evaluation of underlying mechanisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 364: 77-86.
- Bulleri F., Benedetti-Cecchi L., Cinelli F., 1999. Grazing by the sea urchins *Arbacia lixula* L. and *Paracentrotus lividus* Lam. in the northwest Mediterranean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 241: 81-95.
- Bulleri F., Bertocci I., Micheli F., 2002. Interplay of encrusting coralline algae and sea urchins in maintaining alternative habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 243: 101-109.
- Bulleri F., Tamburello L., Benedetti-Cecchi L., 2009. Loss of consumers alters the effects of resident assemblages on the local spread of an introduced macroalga. *Oikos* 118: 269-279.
- Connell J.H., 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710-722.
- Dayton P.K., 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 41: 351-389.
- Hughes L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *TrEE* 15: 56-61.
- Incera M., Bertocci I., Benedetti-Cecchi L., 2009. Effects of mean intensity and temporal variability of disturbance the establishment of the invasive alga *Caulerpa racemosa* var. *Cylindracea* (Caulerpales) in littoral rock pools. *Biol. Inv.*, in stampa.
- Kappelle L., Van Vuuren M.M.I., Baas P., 1999. Effects of climate change on biodiversity: a review and identification of key research issues. *Biodiv. Conserv.* 8: 1383-1397.
- Lawton J.H., May R.M., 1995. Extinction rates. Oxford University Press, Oxford.
- Lewis J.R. 1964. The Ecology of Rocky Shores. English University Press, London.
- Lubchenco J., 1980. Algal zonation in the New England rocky intertidal community: an experimental analysis. *Ecology* 61: 333-344.
- Maggi E., Bertocci I., Vaselli S., Benedetti-Cecchi L., 2009. Effects of changes in number, identity and abundance of habitat-forming species on assemblages of rocky seashores. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 381: 39-49.
- Paine R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-75.
- Paine R.T., 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15: 93-120.
- Pimm S.L., Russel G.J., Gittleman J.L., Brooks T.M., 1995. The future of biodiversity. *Science* 269: 347-350.
- Rodríguez-Prieto C., Polo L., 1996. Effects of sewage pollution in the structure and dynamics of the community of *Cystoseira mediterranea* (Fucales, Phaeophyceae). *Sci. Mar.* 60: 253-263.
- Seapy R.R., Littler M.M., 1982. Population and species diversity fluctuations in a rocky intertidal community relative to severe aerial exposure and sediment burial. *Mar. Biol.* 71: 87-96.
- Sousa W.P., 1979. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.* 49: 227-254.
- Stachowicz J.J., Bruno J.F., Duffy J.E., 2007. Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 739-766.
- Stephenson T.A., Stephenson A., 1949. The universal feature of zonation between tidemarks on rocky shores. *J. Ecol.* 38: 289-305.
- Vaselli S., Bertocci I., Maggi E., Benedetti-Cecchi L., 2008a. Effects of mean intensity and temporal variance of sediment scouring events on assemblages of rocky shores. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 364: 57-66.
- Vaselli S., Bertocci I., Maggi E., Benedetti-Cecchi L., 2008b. Assessing the consequences of sea level rise: effects of changes in the slope of the substratum on sessile assemblages of rocky seashores. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 368: 9-22.

