

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



Patricia Prado Villegas

2006

## RESUM GLOBAL I DISCUSSIÓ DELS RESULTATS

Els resultats obtinguts durant el desenvolupament d'aquesta tesi doctoral aporten una nova visió sobre la importància i el funcionament de l'herbivorisme en les praderies de *Posidonia oceanica* que s'ha obtingut gràcies a (i) la incorporació conceptual de processos relacionats amb el control per recursos i per depredació, amb el reclutament i amb l'ecologia del paisatge (veure esquema a Fig. 1); (ii) l'aplicació de tècniques d'estima directa de l'herbivorisme i (iii) l'obtenció de dades en escales espacials i temporals adients. Els principals resultats obtinguts, i les seves implicacions, es resumeixen a continuació.

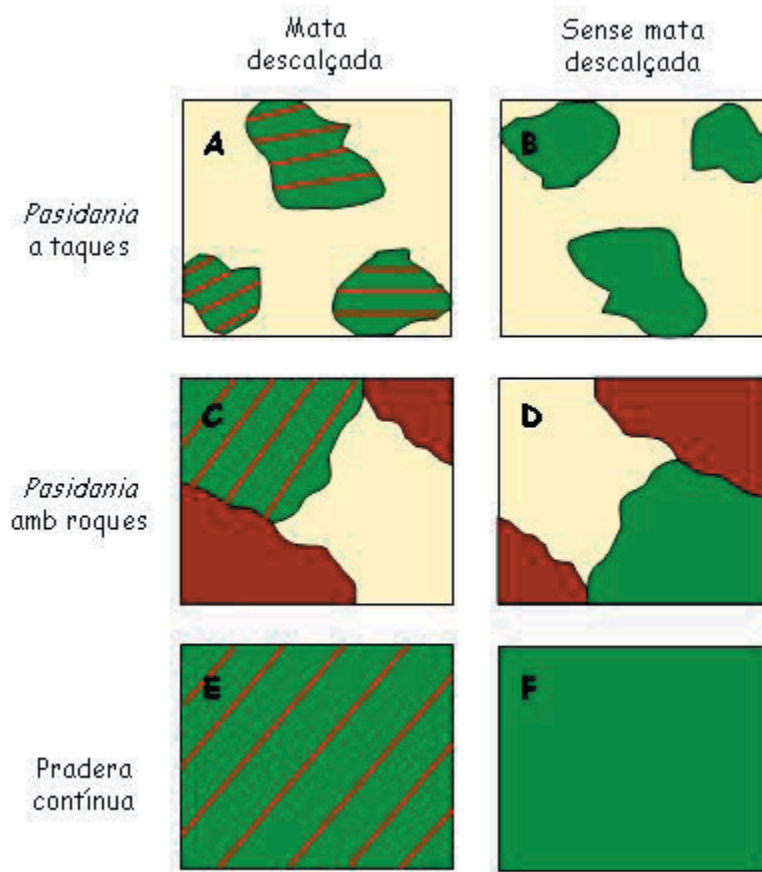


Figura 1. Combinacions possibles dels dos aspectes estructurals i de connectivitat de les praderies de *Posidonia oceanica* que en tenen un major pes en la determinació de las abundàncies de la garota *Paracentrotus lividus*.

## **1. Magnitud de l'herbivorisme (Capítols 1 i 2)**

La pressió de l'herbivorisme investigada a gran escala mitjançant mètodes d'avaluació directa va mostrar, en herbeis superficials, valors promig anuals de consum equivalents al 57% de la producció foliar, encara que molt variables (interval del 23 al 85 %), un fet que confirma els estudis previs realitzats a les Illes Medes amb la mateixa metodologia (Tomas et al. 2005a) i, a la vegada, evidencia la considerable infravaloració que proporcionen els mètodes indirectes basats en la freqüència de les marques d'acció (2% de la producció foliar segon Cebrián et al. 1996). En conseqüència, aquest estudi indica que l'herbivorisme no és un procés d'importància marginal, o merament limitat a episodis aïllats, sinó que pot esdevenir un factor clau per al control de l'ecosistema de *Posidonia oceanica* a algunes regions, al menys a aigües somes. El peix *Sarpa salpa* es destaca com l'herbívor més important, ja que explica el 70% de la pressió total de l'herbivorisme (40% de la producció foliar primària consumida), mentre que la garota, *Paracentrotus lividus* és responsable de la resta d'aquest consum (17% de la producció primària foliar i 30% del total de l'herbivorisme). Les taxes d'herbivorisme més elevades es produeixen durant l'estiu, coincidint així amb les majors abundàncies anuals de *S. salpa* (Harmelin-Vivien 1983, Harmelin-Vivien & Francour 1992, Francour 1997, Tomas et al. 2005a), i poden arribar a valors d'un 300% de la producció foliar en algunes localitats. Les altes taxes d'herbivorisme a l'estiu, la gran variabilitat espacial i el protagonisme de *S. salpa* trobades al principi de l'estudi (capítol 1) es varen confirmar un any després emprant també una metodologia que valora el consum també de forma directa (capítol 2) però que difereix amb l'anterior per que els feixos no s'arranquen i per tant permet allargar el temps d'exposició dels feixos als herbívors (major capacitat d'integració temporal).

## **2. Factors que controlen la pressió d'herbivorisme de *Paracentrotus lividus* (Capítol 2 i 3)**

Com hem vist en l'apartat anterior, existeix una gran variació espacial en les taxes d'herbivorisme. Aquestes taxes d'herbivorisme es relacionen directament amb la densitat



dels adults que, en el cas de *Paracentrotus lividus*, té un valor que van des de 2 fins a 20 individus per m<sup>2</sup>. Tres factors s'identifiquen, en ordre d'importància, com a principals controls de les poblacions de *P. lividus* en praderies de *Posidonia oceanica*: la presència d'un hàbitat rocós connectat com a font d'individus, la disponibilitat de mata descalçada per reclutar i la depredació (veure Figura 1). Altres factors com la disponibilitat d'aliment (és a dir, el FSH integrat per l'àrea de praderia, densitat de feixos i cobertura) o la seva qualitat (Kirkman & Young 1981, Cambridge et al. 1986, Ruiz et al. 2001) no semblen exercir un paper important en el control de les poblacions ni en les seves taxes d'herbivorisme.

***El reclutament en praderies de posidònia.*** Malgrat que trobem individus postmetamòrfics als col·lectors de totes les praderies estudiades, l'èxit de reclutament és francament escàs (veure també Azzolina & Willsie 1984, Tomás et al. 2004). La presència de juvenils sembla estar totalment condicionada per la existència de mata descalçada de *Posidonia oceanica*. Aquesta estructura juga, probablement, un paper de refugi (i potser també d'alimentació) que permet als juvenils superar una fase crítica on són més vulnerables a la depredació. La seva escassetat a les estacions estudiades pot explicar el poc èxit del reclutament in situ.

***La importància de les connexions entre hàbitats.*** En absència de reclutament indica que l'entrada d'individus a les praderies es produeix a través de la migració des d'altres hàbitats. Efectivament, on trobem una major densitat de garotes és en praderies amb una elevada connexió amb roques. Igualment, sempre trobem un gradient en l'abundància de garotes entre les roques i el centre de les praderies, i per tant, tot i no haver mesurat de forma directa la migració, podem concloure que la possibilitat de migració a partir del substrat rocós juga un paper fonamental en la determinació de la densitat de les garotes dels herbeis. De fet, en els substrats rocosos, les densitats de *Paracentrotus lividus* són, sovint, més altes que en les praderies de *Posidonia oceanica* (Boudouresque & Verlaque 2001), fet que pot provocar un efecte de sobreiximent (*spillover*). Aquest efecte s'acostuma a produir quan els



individus es dispersen a un nou hàbitat des del seu hàbitat “preferit” (Shmida & Wilson 1985) i està per tant relacionat amb les propietats dels dos ecosistemes en contacte (Ries & Sisk 2004) i amb característiques inherents al cicle vital de les espècies (Wiens et al. 1985, Lidiker 1999). A més, el fet que *P. lividus* no travessi els espais sorrencs sense cobertura vegetal explica que aquesta migració de tipus unidireccional estigui associada amb la longitud de la línia de contacte entre els dos hàbitats. Per tant, com ja ha estat indicat per altres autors, la estructura del paisatge en termes de fragmentació i/ o heterogeneïtat pot augmentar (Donovan et al. 1997) o disminuir (Kremsater & Bunnell 1992) la mobilitat dels individus. Els exemples extrems els tindríem en els casos de praderies amb molta interacció roca – praderia (Giverola i Torredembarra) i a les praderies o bé molt extenses (Illes Balears – dades no incloses a la tesi) o per la seva estructura fragmentada i aïllada sense mata descalçada a Fenals). Tal com hem exposat a la tesi, les primeres es caracteritzen per un nombre molt elevat de garotes, i les segones per un nombre baix.

***El paper de la depredació.*** Nombroses espècies de peixos i invertebrats han estat documentades com depredadores habituals de la garota *Paracentrotus lividus* (Sala & Zabala 1996, Sala 1997). Als ecosistemes de *Posidonia oceanica*, l'efecte de la depredació es va detectar només a les praderies petites, totes elles amb estructura de mata descalçada i reclutament in situ. En concret, el número de individus de *P. lividus* a la reserva marina de Banyuls va ser significativament inferior al d'altres àrees no protegides, indicant l'efecte de la major abundància d'espècies depredadores (veure també Bell 1983). Pel que fa a les praderies de mida mitjana (reserva marina de les Illes Medas), si bé l'efecte no va estar significatiu en termes de densitat d'individus, els valors de distribució de talles exposades al capítol 3 (dominància de les talles més grans) suggereixen també la presència de processos de depredació que operen, principalment, sobre individus de mida petita (Sala 1997, Guidetti 2004). L'absència de mata descalçada en aquesta localitat condiona que la reposició d'individus a la praderia sigui per migració, mentre que el reclutament, aparentment abundant, estigui relegat al substrat rocós (Tomas et al. 2004). En conjunt, tot això indica

que la depredació de *P. lividus* és quelcom habitual, encara que potser no es manifesti per l'existència d'altres característiques, més rellevants, com presència de mata i de connexions.

### 3. Factors que controlen la pressió d'herbivorisme de *Sarpa salpa* (Capítol 2 i 5)

Al igual que en el cas de les garotes, les densitats i biomasses de *Sarpa salpa* varien molt entre localitats. Aquesta variació de *S. salpa* és la que determina gran part de les diferències trobades en la pressió d'herbivorisme. Tres factors s'identifiquen, en ordre d'importància decreixent, com a principals controls de la pressió d'herbivorisme d'aquests peixos en praderes de *Posidonia oceanica*: la sobrepesca, la disponibilitat d'aliment en un context ampla (el FSH integrat per l'àrea de praderia, densitat de feixos i cobertura) i la qualitat de l'aliment.

**L'efecte de la sobrepesca.** L'explotació pesquera té un clar efecte de disminució de les densitats d'individus i de les biomasses de *Sarpa salpa*. En concret, a les dues reserves marines estudiades – Banyuls-sur-Mer i Illes Medes – s'hi van trobar biomasses de *S. salpa* amb valors que doblaven aproximadament els valors mitjans obtinguts a la resta de les localitats. Ambdues reserves marines han estat espais protegits durant més de vint anys, temps suficient per revertir localment els efectes de la pesca (McClanahan & Graham 2005). Aquests efectes s'han observat sobretot en els individus de major tamany (Rakitin & Kramer 1996, Willis et al. 2003). Per tant, la eliminació de la pressió de pesca augmenta l'herbivorisme per motius fisiològics (relacions talla – consum), havent obtingut valors de consum per peixos 2.4 vegades més alts a les reserves que a zones no protegides. Pot semblar paradoxal trobar d'aquests efectes de la sobrepesca en una espècie com *S. salpa* sense gaire interès comercial, almenys a Catalunya (García-Rubies 1997); probablement, les salpes es capturen només de manera accidental. Ara bé, cal preguntar-se quin efecte pot tenir la pesca en la biomassa i en la pressió de l'herbivorisme a d'altres zones de la Mediterrània on aquesta espècie sí que és un objectiu directe del esforç pesquers (Abdallah 2002, Akyol 2003), o quines són les possibles conseqüències de la regressió de les poblacions de *S. salpa* en favor



dels migrants lessepsians *Siganus luridus* i *S. rivulatus* (Okus 2005).

**La disponibilitat d'aliment.** A banda de l'efecte de la pesca, una de les contribucions més importants d'aquest estudi és la detecció d'una relació inversa i altament significativa entre l'abundància de *Sarpa salpa* i la "mida tròfica del hàbitat" de *Posidonia oceanica* (el FHS com a variable integrativa de la biomassa, cobertura i superfície de la praderia), particularment pel que fa als individus adults (Figura 2).

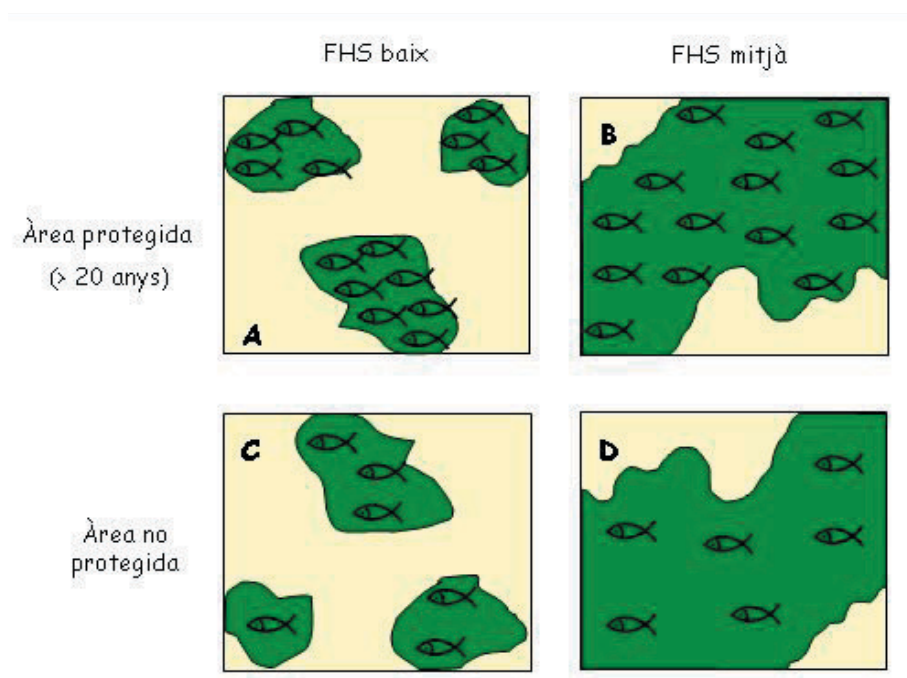


Figura 2. Efecte de la restricció pesquera i de la disponibilitat de *Posidonia oceanica* en la abundància local de *Sarpa salpa*.

Aquesta relació pot ser explicada per alguns dels aspectes de l'ecologia de *Sarpa salpa* com la seva mobilitat i un comportament de recerca aleatòria de l'aliment, amb identificació visual dels recursos, que pot permetre un efecte de concentració en el recurs preferit. *S. salpa* assoleix les majors taxes de consum de posidònia durant l'estiu, presumiblement en previsió dels requeriments energètics necessaris per al període de



reproducció hivernal a zones de més fondària (Laevastu & Hayes 1981). Sota aquest punt de vista, l'abundància de salpes a una praderia determinada no és tant la conseqüència de les característiques específiques d'aquella praderia, sinó, al menys en part, de l'extensió de la praderia en un tram concret de costa, prenent com a referència l'àrea que els bancs d'aquest peix recorren habitualment (unes 4.3 ha segons Jadot et al. 2002). Sembla, doncs, que una pèrdua d'hàbitat superficial de *Posidonia oceanica* donaria lloc a una major pressió de herbivorisme per un efecte de concentració dels individus, que, en praderies a taques o disperses, podria arribar a tenir efectes negatius. Una pèrdua de l'hàbitat podria alterar també les connexions amb les àrees de reclutament i/ o les zones de reproducció, si bé donat l'extensió del radi d'acció de *S. salpa* això sembla poc probable, almenys a la costa catalana. Pel moment, si bé el llinard de possibles efectes negatius del consum per peixos no ha estat encara establert, les dades de progressió temporal existents (Romero 2004) semblen indicar que aquest no és encara el cas.

***Els nutrients i la qualitat de l'aliment.*** El increment de nutrients en l'ecosistema de *Posidonia oceanica* sembla repercutir en un canvi de pressió d'herbivorisme en *Sarpa salpa* a través de l'anticipació, uns dos mesos, del pic d'herbivorisme de finals d'estiu. En aquest període (estiu), un augment (experimental) de la disponibilitat de nutrients causa modificacions importants en l'estructura de les comunitats d'epífits (dominància de les espècies *Sphacelaria cirrosa* i *Dictyota* spp.), incrementant-se alhora el contingut de nitrogen a la planta. Per tant es difícil establir quin dels dos efectes és el responsable del increment d'herbivorisme. Aquests resultats confirmen que, com en d'altres espècies de peixos (Goecker et al. 2005), els factors de tipus qualitatiu – composició d'epífits i/ o contingut de nutrients – tenen una clara repercussió en les preferències dels herbívors. No obstant, aquest efecte va tenir una durada curta en el temps, suggerint així que d'altres factors com l'aspecte de la planta (fulles curtes versus fulles llargues) o la creixent dominància de certes espècies d'epífits podrien jugar-hi també un paper important. La interacció estacional entre la disponibilitat de nutrients i la pressió de l'herbivorisme modifica de manera important





la biomassa foliar i altera processos fisiològics de la planta, com ara l'emmagatzemament de carbohidrats i el creixement foliar. Altres efectes com ara l'ombregat pels epífits (Orth & Moore 1983) o de les comunitats de macroalgues (Cambridge & McComb 1984), sovint rellevants a zones sotmeses a aportacions importants de nutrients, van ser en aquest cas poc o gens significatives.

En conjunt, aquest treball indica que per entendre millor els ecosistemes (en general, i en aquest cas concret, els ecosistemes de *Posidonia oceanica*) cal integrar el control per recursos, la depredació i el reclutament. A més, la incorporació de conceptes propis de l'ecologia del paisatge (fronteres entre hàbitats, tamany de l'hàbitat) ofereix noves perspectives d'interès indubtable. En el cas de *Sarpa salpa* la pressió d'herbivorisme sembla estar majoritàriament influenciada per factors relacionats amb la quantitat de recursos disponibles i la sobrepesca, mentre que factors de tipus qualitatiu (nutrients) tenen un paper més puntual. En el cas de *Paracentrotus lividus*, el control es produeix sobretot, per les migracions d'individus des del substrat rocós, un procés vinculat amb l'estructuració del paisatge en termes de connectivitat entre els hàbitats. Aquest control diferencial explica perquè les majors taxes d'herbivorisme es produeixen a praderes petites i amb un grau de connectivitat elevat, mentre que a d'altres zones de la Mediterrània (ex. Illes Balears), on les praderies són molt més extenses i les connexions entre els hàbitats són menys importants o bé estan més allunyades, l'efecte dels herbívors quedi molt diluït (observacions personals no incloses a la tesi; ara bé, altres aspectes, per exemple, els vinculats a la major oligotròfia als medis insulars, podrien també estar-hi implicats). Des d'un punt de vista pràctic, la identificació d'aquests mecanismes de funcionament de l'ecosistema pot esdevenir molt útil per a la implementació de zones protegides que integrin comunitats de substrat dur i una extensió de *Posidonia oceanica* suficient per tal d'evitar possibles fenòmens de sobrepasturatge per part de l'herbívor *S. salpa*.

## CONCLUSIONS

1.– El consum de *Posidonia oceanica* pels herbívors té una importància molt més gran de la que fins ara es creia, resultant ingerida pels herbívors vora el 57% de la producció foliar anual en herbassars superficials. No obstant, s'evidencia l'existència de diferències molt importants en l'espai, que van des de localitats amb un consum molt modest a d'altres amb valors de consum que arriben al 85% de la biomassa foliar anual.

2.– El peix *Sarpa salpa* és l'espècie amb major pes en aquest consum, ja que contribueix, per terme mig, a un 70% del consum total (40% de la producció foliar anual ingerida), si bé de la seva baixa taxa d'assimilació en resulta una menor incorporació de carboni a la cadena tròfica que en el cas de la garota *Paracentrotus lividus*.

3.– L'activitat pesquera és responsable d'una considerable disminució en l'abundància i biomassa poblacional de *Sarpa salpa* que s'evidencia, sobre tot, en els individus més grans (>30 cm) i que resulta en una reducció de la pressió de l'herbivorisme.

4.– Les poblacions de *Sarpa salpa* (sobretot els individus de > 30 cm) presenten una tendència a agregar-se a les praderies existents dins el seu àmbit territorial (aproximadament 4.3 ha). Per tant, la pressió de l'herbivorisme es concentra a les praderies petites o disperses, amb poca biomassa de *Posidonia oceanica*.

5.– El reclutament de *Paracentrotus lividus* dins les praderies està condicionat a l'existència de mata descalçada de *Posidonia oceanica* (> 40 cm), estructura que es va trobar a molt poques de les localitats avaluades a la costa catalana, encara que es sap que és més freqüent a d'altres indrets.

6.– En absència de reclutament local, el procés més important d'entrada d'individus de *Paracentrotus lividus* a la praderia és la migració des de el substrat rocós adjacent. Per tant, la magnitud d'aquest procés està condicionada a l'existència de connexions entre els dos hàbitats, en termes de longitud de la línia de contacte entre la praderia i el substrat rocós.

7.– L'efecte reserva a les poblacions de *Paracentrotus lividus* és molt menys clar que en el cas dels peixos. Això evidencia que la depredació dins les praderies té una importància secundària, en comparació amb la influència exercida pels processos de migració i reclutament in situ.

8.– L'estructura de les comunitats d'epífits de *Posidonia oceanica* és molt sensible a la disponibilitat dels nutrients de la columna d'aigua, si bé la resposta es limita als períodes primaveral i estival. Aquests canvis poden modificar les preferències de *Sarpa salpa* i alterar les seves taxes de consum. L'efecte directe sobre els teixits de les fulles d'un augment de nutrients pot canviar la seva palatabilitat, tot influint també en les preferències i taxes de consum dels herbívors.

**BIBLIOGRAFIA**

- Abdallah M (2002) Length-weight relationship of fishes caught by trawl off Alexandria, Egypt. Naga ICLARM Quartely 25 (1)
- Akyol O (2003) Retained and trash fish catches of beach-seining in the Aegean coast of Turkey. J Vet Anim Sci 27: 1111-1117
- Alcoverro T, Duarte CM, Romero J (1995) Annual growth dynamics of *Posidonia oceanica*: contribution of large-scale versus local factors to seasonality. Mar Ecol Prog Ser 120: 203-210
- Alcoverro T, Duarte CM, Romero J (1997a) Spatial and temporal variations in nutrient limitation of seagrass *Posidonia oceanica* growth in the NW Mediterranean. Mar Ecol Prog Ser 146: 155-161
- Alcoverro T, Duarte CM, Romero J (1997b) The influence of herbivores on *Posidonia oceanica* epiphytes. Aquat Bot 56: 93-104
- Alcoverro T, Manzanera M, Romero J (2001a) Annual metabolic carbon balance of the seagrass *Posidonia oceanica*: the importance of carbohydrate reserves. Mar Ecol Prog Ser 211: 105-116
- Alcoverro T, Cebrián E, Ballesteros E (2001b) The photosynthetic capacity of the seagrass *Posidonia oceanica*: influence of nitrogen and light. J Exp Mar Biol Ecol 261: 107-120
- Alcoverro T, Mariani S (2002) Effects of searching grazing on seagrass (*Thalassodendron ciliatum*) beds of a Keyan lagoon. Mar Ecol Prog Ser 226: 255-263
- Azzolina JF, Willsie (1987) Abondance des juvéniles de *Paracentrotus lividus* au sein de l'herbier a *Posidonia oceanica*. In: Boudouresque C.F. (ed.). Colloque International sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. GIS Posidonie publ, pp 159-167
- Ballesteros E (1987) Estructura i dinamica del poblament algal de les fulles de *Posidonia oceanica* (L.) Delile als herbeis de Tossa de mar (Girona). Butll Inst Cat Hist Nat, Vol 54, Sec Bot 6: 13-30



- Beddingfield SD, McClintock JB (1998) Differential survivorship, reproduction, growth and nutrient allocation in the regular echinoid *Lytechinus variegatus* (Lamarck) fed natural diets. *J Exp Mar Biol Ecol* 226: 195-215
- Bell JD (1983) Effects of depth and marine reserve fishing restrictions on the structure of a rocky reef fish assemblage in the north-western Mediterranean Sea. *J Appl Ecol* 20: 357-369
- Ben D (1969) Les épiphytes des feuilles de *Posidonia oceanica* sur les côtes françaises de la Méditerranée. *Proc Intl Seaweed Symp* 6: 79-84
- Bender DJ, Contreras TA, Fahrig L (1998) Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the match size effect. *Ecology* 79: 517-533
- Bini G (1968) Atlante dei pesci delle coste italiane. *Mondo Sommerso* 8: 1-164
- Bologna PAX, Heck KL (1999) Differential predation and growth rates of bay scallops within a seagrass habitat. *J Exp Mar Biol Ecol* 239: 299-314
- Bologna PAX, Heck KL (1999) of seagrass habitat architecture on bivalve settlement. *Estuaries* 23: 449-457
- Bologna PAX, Heck KL (1999) Impact of habitat edges on density and secondary production of seagrass-associated fauna. *Estuaries* 25: 10033-10044
- Borum J (1985) Development of epiphytic communities on eelgrass (*Zostera marina*) along a nutrient gradient in a Danish estuary. *Mar Biol* 87: 211-218
- Borum J (1987) Dynamics of epiphyton on eelgrass (*Zostera marina* L.) leaves: Relative roles of algal growth, herbivory, and substratum turnover. *Limnol Oceanogr* 32: 986-992
- Boudouresque CF, Verlaque M (2001) Ecology of *Paracentrotus lividus*. In: Lawrence JM (ed). *Edible sea urchins: biology and ecology*. Elsevier, p 177-216
- Bukovinszky T, Potting RPJ, Clough Y, van Lenteren JC, Vet LEM (2005) The role of pre- and post- alighting detection mechanisms in the responses to patch size by specialist herbivores. *Oikos* 109: 435-446
- Buia MC, Gambi MC, Zupo V (2000) Structure and functioning of Mediterranean seagrass



- ecosystems: an overview. *Biol Mar Medit* 7: 167-190
- Cambridge ML, McComb AJ (1984) The loss of seagrass in Cockburn sound, Western Australia. I. The time course and magnitude of seagrass decline in relation to industrial development. *Aquat Bot* 20: 229-243.
- Cambridge ML, Chiffings AW, Brittan C, Moore L, McComb AJ (1986) The loss of seagrass in Cockburn Sound, Western Australia. II Possible Causes of seagrass decline. *Aquat Bot* 24: 269-285
- Cebrian J, Duarte CM, Marbà N, Enríquez S, Gallegos M, Olesen B (1996) Herbivory on *Posidonia oceanica*: magnitude and variability in the Spanish Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* 130: 147-155
- Cebrián J (1999) Patterns in the fate of production in plant communities *Amer Nat* 154: 449-468
- Coleman LV, Burkholder JM (1995) Response of microalgal epiphyte communities to nitrate enrichment in an eelgrass (*Zoostera marina*) meadow. *J Phycol* 31: 36-43
- Criscoli A, Colloca F, Carpentieri P, Belluscio A, Ardizzone G (2006) Observations on the reproductive cycle, age and growth of the salema, *Sarpa salpa* (Osteichthyes: Sparidae) along the western central coast of Italy. *Sci Mar* 70: 131-138
- Cronin G, Hay ME (1996) Within plant variation in seaweed palatability and chemical defenses: Optimal defense theory versus the growth differentiation balance hypothesis. *Oecologia* 105: 361-368
- Cruz-Rivera E, Hay ME (2002) Prey nutritional quality interacts with chemical defenses to affect consumer feeding and fitness. *Ecol Monogr* 73: 483-506
- Cyr H, Pace ML (1993) Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature* 361: 148-150
- Dalla Via J, Sturmbauer C, Schönweger G, Sötz E, Mathekowitsch M, Stifter M, Rieger R (1998) Light gradients and meadow structure in *Posidonia oceanica*: ecomorphological and functional correlates. *Mar Ecol Prog Ser* 163: 267-278
- Dance C (1987) Patterns of activity of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the Bay of Port-



- Cros (Var, France, Mediterranean). *PSZNI Mar Ecol* 8: 132-142
- Danovarro D (1996) Detritus-bacteria-meiofauna interactions in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the NW Mediterranean. *Mar Biol* 127: 1-178
- Donovan TM, Jones PW, Annand EM, Thompson FR (1997) Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context. *Ecology* 78: 2064-2075
- Drake IA, Dobbs FC (2003) Effects of epiphyte load on optical properties and photosynthetic potential of the seagrass *Thalassia testudinum* banks ex König and *Zostera marina* L. *Limnol Oceanogr* 48: 456-463
- Duarte CM (1990) Seagrass nutrient content. *Mar Ecol Prog Ser* 67: 201-207
- Estes JA, Tinker MT, Williams TM, Doak DF (1998) Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282:473-376
- Falcón JM, Bortone SA, Brito A, Bundrick CM (1996) Structure of and relationships within and between the littoral, rock-substrate fish communities off four islands in the Canarian Archipelago. *Mar Biol* 125: 215-231
- Fernandez C (1997) Effect of diet on the biochemical composition of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) under natural and rearing conditions (Effect of diet on biochemical composition of urchins). *Comp Biochem Physiol* 118A: 1377-1384
- Ferrell DJ, McNeill SE, Worthington DG, Bell JD (1993) Temporal and spatial variation in the abundance of fish associated with the seagrass *Posidonia australis* in Southeastern Australia. *Aust J Mar Freshw Res* 44: 881-899
- Forman RTT (1995) Some general principles of landscape and regional ecology. *Landsc Ecol* 10: 133-142
- Francour P (1997) Fish assemblages of *Posidonia oceanica* beds at Port-Cros (France, NW Mediterranean): assessment of composition and long-term fluctuations by visual census. *PSZN: Mar Ecol* 18: 157-173
- Frankovich TA, Fourqurean JW (1997) Seagrass epiphyte loads along a nutrient availability gradient, Florida Bay, USA. *Mar Ecol Prog Ser* 159: 37-50
- Frantzis A, Gremare A (1992) Ingestion, absorption, and growth rates of *Paracentrotus*



- lividus* (Echinodermata: Echinoidea) feeding on different macrophytes. *Mar Ecol Progr Ser* 95: 169-183
- Gacia E, Duarte CM (2001) Sediment retention by a Mediterranean *Posidonia oceanica* meadow: the balance between deposition and resuspension. *Estuar Coast Shelf Sci* 52: 505-514
- Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG, Loison A, Toigo C (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Ann Rev Ecol Syst* 31: 367-393
- Ganter B (2000) Seagrass (*Zostera* spp.) as food for brent geese (*Branta bernicla*): an overview. *Helgol Mar Res* 54: 63-70
- García-Rubies A (1997) Estudi ecològic de les poblacions de peixos litorals sobre substrat rocós a la Mediterrània Occidental: efectes de la fondària, el substrat, l'estacionalitat i la protecció. Ph.D thesis. Universitat de Barcelona.
- Goecker ME, Heck KL, Valentine JF (2005) Effects of nitrogen concentrations in turtlegrass *Thalassia testudinum* on consumption by the bucktooth parrotfish *Sparisoma radians*. *Mar Ecol Prog Ser* 286: 239-248
- Gotceitas V, Colgan P (1989) Predator foraging success and habitat complexity: quantitative test of the threshold hypothesis. *Oecologia* 80: 158-166
- Guidetti P (2000) Differences among fish assemblages associated with nearshore *Posidonia oceanica* seagrass beds, rocky algal reefs and unvegetated sand habitats in the Adriatic Sea. *Estuar Coast Shelf Sci* 50: 515-529
- Guidetti P (2004) Consumers of sea urchins, *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula*, in shallow Mediterranean rocky reefs. *Helgol Mar Res* 58: 110-116
- Harmelin-Vivien ML (1983) Étude comparative de l'ichtyofaune des herbiers de fanerogames marines en milieux tropical et tempéré. *Rev Ecol (Terre Vie)* 38: 179-210
- Harmelin-Vivien ML, Francour P (1992) Trawling or visual censuses? Methodological bias in the assessment of fish populations in seagrass beds. *PSZN: Mar Ecol* 13: 41-51
- Hay ME (1996) Marine chemical ecology: what's known and what's next?. *J Exp Mar Biol*



Ecol 200:103-134

Hays CG (2005) Effect of nutrient availability, grazer assemblage and seagrass source population on the interaction between *Thalassia testudinum* (turtle grass) and its algal epiphytes. *J Exp Mar Biol Ecol* 314: 53-68

Heck KL, Pennock JR, Valentine JF, Coen LD, Sklenar SA (2000) Effects of nutrient enrichment and small predator density on seagrass ecosystems: an experimental assessment. *Limnol Oceanogr* 45: 1041-1057

Heck KL, Orth RJ (2006) Predation in seagrass meadows. In: Larkum AWD, Orth RJ, Duarte CM (eds) *Seagrasses: biology, ecology, and conservation*. Springer, New York, p 537-550

Heck KL, Valentine JF (2006) Plant-herbivore interactions in seagrass meadows. *J Exp Mar Biol Ecol* 330: 420-436

Hovel KA, Lipcius RN (2001) Habitat fragmentation in a seagrass landscape: Patch size and complexity control blue crab survival. *Ecology* 82: 1814-1829

Hutchings K, Lamberth SJ (2002) Likely impacts of an eastward expansion of the inshore gill-net fishery in the Western Cape, South Africa: implications for management. *Mar Fresh Res* 54: 39-56

Hyndes GA, Kendrick AJ, MacArthur LD, Stewart E (2003) Differences in the species- and size-composition of fish assemblages in three distinct seagrass habitats with differing plant and meadow structure. *Mar Biol* 142: 1195-1206

Irlandi EA (1994) Large- and small-scale effects of habitat structure on rates of predation: hoe percent coverage of seagrass affects rates of predation and siphon nipping on an infaunal bivalve. *Oecologia* 98: 176-183

Irlandi EA, Ambrose WG, Orlando BA (1995) Landscape ecology and the marine environment: how spatial configuration of seagrass habitat influences growth and survival of the bay scallop. *Oikos* 72: 307-313

Jackson JBC (2001) Measuring past biodiversity. *Science* 293: 2401-2404

Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Bostford LW, Bourque BJ (2001)

- Historical overfishing and recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 629-638
- Jadot C, Ovidio M, Voss J (2002) Diel activity of *Sarpa salpa* (Sparidae) by ultrasonic telemetry in a *Posidonia oceanica* meadow of Corsica (Mediterranean Sea). *Aquat Living Resour* 15: 343-350
- Jernakoff P, Brearley A, Nielsen J (1996) Factors affecting grazer-epiphyte interactions in temperate seagrass meadows. *Oceanogr. Mar Biol Ann Rev* 34: 109-162
- Jernakoff P, Nielsen J (1998) Plant-animal associations in two species of seagrasses in Western Australia. *Aquat Bot* 60: 359-376
- Jonsson P, Carman R (1994) Changes in deposition of organic matter and nutrients in the Baltic Sea during the twentieth century. *Mar Poll Bull* 28: 417-426
- Kirkman H, Young PC (1981) Measurement of health, and echinoderm grazing on *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Aquat Bot* 10: 329-338
- Kirsch KD, Valentine JF, Heck KL (2002) Parrotfish grazing on turtlegrass *Thalassia testudinum*: evidence for the importance of seagrass consumption in food web dynamics of the Florida Keys National Marine Sanctuary. *Mar Ecol Prog Ser* 227: 71-85
- Kitting CL, Fry B, Morgan MD (1980) Detection of inconspicuous epiphytic algae supporting food webs in seagrass meadows. *Oecologia* 62: 145-149
- Klumpp DW, Salita-Espinosa JT, Fortes MD (1993) Feeding ecology and trophic role of sea urchins in a tropical seagrass community. *Aquat Bot* 45: 205-229
- Kondoh M (2003) Habitat fragmentation resulting in overgrazing by herbivores. *J Theor Biol* 225: 453-460
- Kremsater LL, Bunnell FL (1992) Testing responses to forest edges: The example of black-tailed deer. *Can J Zool* 70: 2426-2435
- Kruess A, Tschardtke T (1994) Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science*. 264: 1581-1584
- Laevastu T, Hayes ML (1981) Fisheries oceanography and ecology. Fishing News Books



LTD, Farnham (UK)

- Lipcius RN, Eggleston DB, Miller DL, Luhrs TC (1998) The habitat-survival function of Caribbean spiny lobster: an invert size effect and non-linearity in mixed algal and seagrass habitats. *Mar Freshw Res* 49: 807-816
- López S, Turón X, Montero E, Palacín C, Duarte CM, Tarjuelo I (1998) Larval abundance, recruitment and early mortality in *Paracentrotus lividus* (Echinoidea). Intra-annual variability and plankton-benthos coupling. *Mar Ecol Prog Ser* 172: 239-251
- Louda SM, Collinge SK (1992) Plant resistance to insect herbivores: a field test of the environmental stress hypothesis. *Ecology* 73: 153-169
- Lozano J, Galera J, López S, Turón X, Palacín C, Morera G (1995) Biological cycles and recruitment of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: echinoidea) in two contrasting habitats. *Mar Ecol Prog Ser* 122: 179-191
- Lubchenco J, Gaines SD (1981) A unified approach to marine plant-herbivore interactions: I. Populations and communities. *Ann Rev Ecol Syst* 12:405-437
- McClanahan TR (1995) Fish predators and scavengers of the sea urchin *Echinometra mathaei* in Kenyan coral reef marine parks. *Environ Biol Fish* 43: 187-193
- McClanahan TR (1999) Predation and the control of the sea urchin *Echinometra viridis* and fleshy algae in the patch reefs of Glovers Reef, Belice. *Ecosystems* 2: 511-523
- Maciá S, Robinson MP (2005) Effects of habitat heterogeneity in seagrass beds on grazing patterns of parrotfishes. *Mar Ecol Prog Ser* 303: 113-121
- Madsen J (1998a) Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. I. Baseline assesment of the disturbance effects of recreational activities. *J Applied Ecol* 35: 386-397
- Madsen J (1998b) Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. II. Test of hunting disturbance effects. *J Applied Ecol* 35: 398-417
- Marbà N, Duarte CM, Cebrian J, Gallegos M, Olesen B, Sand-Jensen K (1996) Growth and population dynamics of *Posidonia oceanica* on the Spanish Mediterranean coast: elucidating seagrass decline. *Mar Ecol Prog Ser* 137: 203-213



- Mateo MA, Cebrian J, Dunton K, Mutchler T (2006) Carbon flux in seagrass ecosystems.  
In: Larkum AWD, Orth RJ, Duarte DM (eds) *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, p 159-192
- Mazzella L, Russo GF (1989) Grazing effect of two *Gibbula* species (mollusca, archaeogastropoda) on the epiphytic community of *Posidonia oceanica* leaves. *Aquat Bot* 35: 357-373
- Mazzella L, Buia MC, Gambi MC, Lorenti M, Russo GF, Scipione MB, Zupo V (1992) Plant-animal trophic relationships in the *Posidonia oceanica* ecosystem of the Mediterranean Sea: a review. In: John DM, Hawkins SJ, Price JH (eds) *Plant-animal interactions in the marine benthos*. Syst Assoc, Clarendon Press, Oxford, p165-187
- McClanahan TR and Graham NAJ (2005) Recovery trajectories of coral reef fish assemblages within Kenyan marine protected areas. *Mar Ecol Prog Ser* 294: 241–248
- McGlathery KJ (1995) Nutrient and grazing influences on a subtropical seagrass community. *Mar Ecol Prog Ser* 122: 239-252
- McMillan C, Zapata O, Escobar L (1980) Sulphated phenolic compounds in seagrasses. *Aquat Bot* 8: 267–278
- Macpherson E, Biagi F, Francour P, Garcia-Rubies T, Harmelin JG, Harmelin-Vivien M, Jovenel JY, Planes S, Vigliola L, Tunesi L (1997) Mortality of juvenile fishes of the genus *Diplodus* in protected and unprotected areas in the western Mediterranean Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 160: 135-147
- Méndez Villamil M, Lorenzo JM, Pajuelo JG, Ramos A, Coca J (2002) Aspects of the life history of the Salema, *Sarpa salpa* (Pisces, Sparidae), off the Canarian Archipelago (Central-East Atlantic). *Env Biol Fish* 63: 183-192
- Micheli F, Peterson CH (1999) Estuarine vegetated habitats as corridors for predator movements. *Conserv Biol* 13: 869-881
- Montgomery JL, Targett TE (1992) The nutritional role of seagrass in the diet of the omnivorous pinfish *Lagodon rhomboides* (L.). *J Exp Mar Biol Ecol* 158: 37-57
- Morales-Nin B, Moranta J, Gracia C, Tgores MP, Grau AM, Riera F, Cerdà M (2005) The



- recreational fishery off Majorca Island (western Mediterranean): some implications for coastal resource management. *ICES J Mar Sci* 62: 727-739
- Moran K, Bjorndal KA, Bolten AB (2002) Green turtle grazing: effects on structure and productivity in seagrass ecosystems. Final project report. September 2002
- Naeem S, Li S (1998) Consumer species richness and autotrophic biomass. *Ecology* 79: 2603-2615
- Nakaoka, M, Aioi K (1999) Growth of seagrass *Halophila ovalis* at dugong trails compared to existing within-patch variation in a Thailand intertidal flat. *Mar Ecol Prog Ser* 184: 97-103
- Neckles HA, Wetzel RL, Orth RJ (1993) Relative effects of nutrient enrichment and grazing on epiphyte-macrophyte (*Zostera marina* L.) dynamics. *Oecologia* 93: 285-295
- Nienhuis PH, Groenendijk AM (1986) Consumption of eelgrass (*Zostera marina*) by birds and invertebrates: an annual budget. *Mar Ecol Prog Ser* 29: 29-35
- Okus E (2004) Marine biological diversity assessment. Final report, Istanbul University, Institute of Marine Sciences, p 1-84
- Orth RJ, Moore KA (1983) Chesapeake Bay: An unprecedented decline in submersed aquatic vegetation. *Science* 222: 51-52
- Orth RJ, van Montfrans J (1984) Epiphyte-seagrass relationships with an emphasis on the role of micrograzing: a review. *Aquat Bot* 18: 43-69
- Ott J, Maurer L (1977) Strategies of energy transfer from marine macrophytes to consumer levels: The *Posidonia oceanica* example. In: Keegan B (ed) *Biology of benthic organisms*. Pergamon Press, Oxford, p 493-502
- Palacín C, Giribet G, Turón X (1997) Patch recolonization through migration by the echinoid *Paracentrotus lividus* in communities with high algal cover and low echinoid densities. *Cah Biol Mar* 38: 267-271
- Peirano A, Niccolai I, Mauro R, Bianchi CN (2001) Seasonal grazing and food preference of herbivores in a *Posidonia oceanica* meadow. *Sci Mar* 65: 367-374
- Pergent G, Romero J, Pergent-Martini C, Mateo MA, Boudouresque CF (1994) Primary



- production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. Mar Ecol Prog Ser 106: 139-146
- Peterson BJ, Rose CD, Rutten LM, Fourqurean JW (2002) Disturbance and recovery following catastrophic grazing: studies of a successional chronosequence in a seagrass bed. Oikos 97: 361-370
- Preen A (1995) Impacts of dugong foraging on seagrass habitats: observational and experimental evidence for cultivation grazing. Mar Ecol Prog Ser 124: 201-213
- Procaccini G, Buia MC, Gambi MC, Perez M, Pergent P, Pergent-Martini C, Romero J. (2003) Seagrasses of the Western Mediterranean. In: Green EP, Short FT (eds) World atlas of seagrasses. UNEP Marine Programme, Cambridge, p 48-58
- Rakitin A, Kramer DL (1996) Effect of a marine reserve on the distribution of coral reef fishes in Barbados. Mar Ecol Prog Ser 131: 97-113
- Ries L, Sisk TD (2004) A predictive model of edge effects. Ecology 85: 2917-2926
- Robbins BD, Bell SS (1994) Seagrass landscapes: a terrestrial approach to the marine subtidal environment. Tree 9: 301-304
- Roland J (1993) Large-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. Oecologia. 93: 25-30
- Romero J, Pergent G, Pergent-Martini C, Mateo MA, Regnier C (1992) The detritic compartment in a *Posidonia oceanica* meadow: litter features, decomposition rates and mineral stocks. PSZN Mar Ecol 13: 69-83
- Romero J (2004). Posidònia: els prats del fons del mar. La mirada del biòleg a un ecosistema mediterrani. Col·lecció Norai, Ajuntament de Badalona, Badalona, 2004
- Romero J, Lee KS, Pérez M, Mateo MA, Alcoverro T (2006) Nutrient dynamics in seagrass ecosystems. In: Larkum AWD, Orth RJ, Duarte DM (eds). Seagrass biology, Springer, p 227-254
- Rose CD, Sharp WC, Kenworthy WJ, Hunt JH, Lyons WG, Prager EJ, Valentine JF, Hall MO, Whitfield PE, Fourqurean JW (1999) Overgrazing of a large seagrass bed by the sea urchin *Lytechinus variegatus* in outer Florida Bay. Mar Ecol Prog Ser 190: 211-

- Ruitton S, Francour P, Boudouresque CF (2000) Relationships between algae, benthic herbivorous invertebrates and fishes in rocky sublittoral communities of a temperate sea (Mediterranean). *Estuar Coast Shelf Sci* 50: 217-230
- Ruiz JM, Pérez M, Romero J (2001) Effects of fish farm loadings on seagrass (*Posidonia oceanica*) distribution, growth and photosynthesis. *Mar Pollut Bull* 42: 749-760
- Sala E, Zabala M (1996) Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* 140: 71-81
- Sala E (1997) Fish predators and scavengers of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in protected areas of the north-west Mediterranean Sea. *Mar Biol* 129: 531-539
- Sala E, Boudouresque CF, Harmelin-Vivien M (1998) Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos* 82: 425-439
- Sánchez-Jerez P, Ramos Esplá AA (1996) Detection of environmental impacts by bottom trawling on *Posidonia oceanica* (L.) Delile meadows: sensitivity of fish and macroinvertebrate communities. *J Aquat Ecosys Heal* 5: 239-253
- Sánchez-Jerez P, Ramos-Esplá A (2000) Changes in fish assemblages associated with the deployment of an antitrawling reef in seagrass meadows. *Tran Amer Fish Soc* 129: 1150–1159
- Sand-Jensen K (1977) Effect of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquat Bot* 3: 55-63
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv Biol* 5: 18-32
- Shimida A, Wilson MV (1985) Biological determinants for species diversity. *J Biogeogr* 12: 1-20
- Scheltema RS (1986) On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: An eclectic overview and summary of problems. *Bull Mar Sci* 39: 290-322
- Strong DR (1992) Are trophic cascades all wet? differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* 73: 747-754



- Thayer GW, Bjorndal KA, Ogden JC, Williams SL, Zieman JC (1984) Role of larger herbivores in seagrass communities. *Estuaries* 7: 351-376
- Tomas F, Romero J, Turón X (2004) Settlement and recruitment of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in two contrasting habitats in the Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* 282: 173-184
- Tomas F, Turon X, Romero J (2005a) Seasonal and small-scale variability of herbivory pressure on the temperate seagrass *Posidonia oceanica* (L.). *Mar Ecol Prog Ser* 301: 95-107
- Tomas F, Turon X, Romero J (2005b) Effects of herbivores on *Posidonia oceanica* seagrass meadow: importance of epiphytes. *Mar Ecol Prog Ser* 287: 115-125.
- Tortonese E (1975). Fauna d'Italia "Osteichthyes." Pesci Ossei, Vol XI. Calderini, Bologna, p 82–122
- Triay R (2005) Águila pescadora – *Pandion haliaetus* In: Enciclopedia virtual de los vertebrados españoles. Carrascal LM and Salvador A (eds). Museo Nacional de Ciencias Naturales. <http://www.vertebradosibericos.org>
- Turón X., Giribet G, López S, Palacín C (1995) Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: echinoidea) in two contrasting habitats. *Mar Ecol Prog Ser* 122: 193-204
- Valentine JF, Heck KL (1991) The role of sea urchin grazing in regulating subtropical seagrass meadows: evidence from field manipulations in the northern Gulf of Mexico. *J Exp Mar Biol Ecol* 154: 215-230
- Valentine JF, Heck KL, Busby JJ (1997) Experimental evidence that herbivory increases shoot density and productivity in a subtropical turtlegrass (*Thalassia testudinum*) meadow. *Oecologia* 112: 193-200
- Valentine JF, Heck KL (2001) The role of leaf nitrogen content in determining turtlegrass (*Thalassia testudinum*) grazing by a generalized herbivore in the northeastern Gulf of Mexico. *J Exp Mar Biol Ecol* 258: 65-86



- Valentine JF, Duffy JE (2005) The central role of grazing in seagrass ecology. In: Larkum AWD (ed) *Seagrass Biology*. Springer, p: 463-501
- Valiela I, McClelland J, Hauxwell J, Behr PJ, Hersh D, Foreman K (1997) Macroalgal blooms in shallow estuaries: controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnol Oceanogr* 42: 1105-1118
- van Soest PJ (1982) *Nutritional ecology of the ruminant*. O & B Books, Corvallis, Oregon
- Vergés A, Becerro MA, Alcoverro T, Romero J (in press) Variation in multiple traits of vegetative and reproductive seagrass tissues influences plant–herbivore interactions. *Oecologia*
- Verlaque M (1987) Relations entre *Paracentrotus lividus* (Lamarck) et le phytobenthos de Méditerranée occidentale. In: Boudouresque CF (eds) *Colloque International sur Paracentrotus lividus et les oursins comestibles*. GIS Posidonie publ, France, p 5-36
- Verlaque M (1990) Relations entre *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) (Teleosteen, Sparidae), les autres poissons brouteurs et le phytobenthos algal Méditerranéen. *Oceanol Acta* 13: 373-388
- Wear DJ, Sullivan MJ, Moore AD, Millie DF (1999) Effects of Water-column enrichment on the production dynamics of three seagrass species and their epiphytic algae. *Mar Ecol Prog Ser* 179: 201-213
- Wiens JA, Crawford CS, Gosz JR (1985) Boundary dynamics: A conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos* 45: 421-427
- Willis TJ, Millar RB, Babcock RC (2003) Protection of exploited fish in temperate regions: high density and biomass of snapper *Pagrus auratus* (Sparidae) in northern New Zealand marine reserves. *J Appl Ecol* 40: 214-227
- Worm B, Myers RA (2003) A meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology* 84: 162-173
- Zabel J, Tschardtke T (1998) Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially?. *Oecologia* 116: 419-425
- Zapata O, McMillian C (1979) Phenolic acids in seagrasses. *Aquat Bot* 7: 307–317



Zimmerman R, Steller DL, Kohrs DG, Alberte RS (2001) Top-down impact through a bottom-down mechanism. In situ effects of limpet grazing on growth, light requirements and survival of the seagrass *Zostera marina*. Mar Ecol Prog Ser 218: 127-140

