

# PRADERAS DE *CYMODOCEA NODOSA* DEL PN ARCHIPIÉLAGO DE CABRERA: EL PAPEL DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA EN EL FUNCIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA Y SUS IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

FIONA TOMAS<sup>1</sup>, LAURA ROYO<sup>1</sup>, ÁNGEL MATEO-RAMÍREZ<sup>1,2</sup>,  
JULIA MÁÑEZ-CRESPO<sup>1</sup>, LETICIA CURBELO<sup>3</sup>, MARÍA AMIGO<sup>1</sup>, LAURA ANTICH<sup>1</sup>,  
SEBASTIÀ CAPÓ-BAUÇÀ<sup>4</sup>, INÉS CASTEJÓN<sup>1</sup>, GEMMA HERNAN<sup>1,5</sup>,  
CONCEPCIÓN ÍÑIGUEZ-MORENO<sup>4</sup>, LAURA PEREDA-BRIONES<sup>1</sup>, MARC VILLASEVIL<sup>1</sup>,  
GABRIELE PROCACCINI<sup>6</sup>, JORGE TERRADOS<sup>1</sup>, FERNANDO TUYA<sup>3</sup>

## RESUMEN

La variación genética es esencial para la persistencia de las poblaciones frente a cambios ambientales. En especies "fundadoras", la diversidad genética puede ser una fuente importante de variación ecológica, análoga a la diversidad de especies en otros sistemas.

Las praderas de fanerógamas marinas son ecosistemas costeros que prestan servicios clave a la Sociedad. Como resultado de numerosas actividades humanas, están disminuyendo en todo el mundo y son el foco de numerosas acciones de protección. El cambio climático y las especies invasoras son problemas añadidos para su conservación. Las praderas marinas son ecosistemas emblemáticos del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera y prioritarios en la Directiva Habitat 92/ 43 /UE. Estudios con *Zostera marina* y algunas plantas clonales terrestres han mostrado una relación positiva entre la diversidad genética y las propiedades ecológicas del sistema (productividad, diversidad de especies asociadas, resiliencia a perturbaciones). En este proyecto se lleva a cabo una primera exploración de tales relaciones en praderas de *Cymodocea nodosa* del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera. Las distintas praderas se separan genéticamente, con un patrón claro en relación a localización geográfica. La producción de semillas (indicativo de reproducción sexual) en las praderas estudiadas es muy baja en comparación con praderas de la isla de Mallorca, y nula en dos de ellas. *Cymodocea nodosa* es bastante resistente al aumento de temperatura, contribuyendo la identidad y diversidad genética a dicha resistencia. Por otro lado, la resistencia a invasiones no parece estar relacionada con la variación genética de la pradera. Destaca la presencia

<sup>1</sup> Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados, IMEDEA (CSIC-UIB), C/ Miquel Marquès, 21 - 07190 Esporles, Islas Baleares, Spain. fiona@imedea.uib-csic.es

<sup>2</sup> Centro Oceanográfico de Málaga, Instituto Español de Oceanografía, Puerto Pesquero, s/n, Fuengirola, Málaga 29640, Spain.

<sup>3</sup> Grupo en Biodiversidad y Conservación, IU-ECOQUA, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas, 35017, Canary Islands, Spain.

<sup>4</sup> Research group on Plant Biology under Mediterranean Conditions, Universitat de les Illes Balears-INAGEA, Ctra. Valldemossa km 7.5, 07122, Palma, Balearic Islands.

<sup>5</sup> Department of Biological Science, Florida State University, 319 Stadium Dr, Tallahassee, FL, USA.

<sup>6</sup> Stazione Zoologica Anton Dohrn, 80121, Napoli, Italy.

de una nueva alga invasora (*Halimeda incrassata*) no descrita anteriormente y de reciente aparición en el Mediterráneo, la cual tiene, de momento, impactos en las comunidades de epifauna, favoreciendo especialmente la presencia de poliquetos y gammáridos.

**Palabras clave:** fanerógamas marinas, cambio global, diversidad genética, biodiversidad, conservación

## **CYMODOCEA NODOSA MEADOWS OF CABRERA NATIONAL PARK: THE ROLE OF PLANT GENETIC DIVERSITY IN DETERMINING ECOSYSTEM FUNCTIONING AND IMPLICATIONS FOR CONSERVATION**

### **SUMMARY**

Genetic variation is essential for population persistence as the environment changes. In foundation species, genetic variation may be an important source of ecological variation analogous to species diversity in other systems. Seagrass meadows are critical coastal ecosystems that provide key ecosystem services to humans. As a result of numerous anthropogenic activities, seagrass beds are declining worldwide and are now the focus of numerous protection activities. Climate change and invasive species are further appearing as other important concerns for seagrass conservation. Seagrass meadows are iconic ecosystems of the Cabrera Archipelago National Park and “priority” habitats for Habitats Directive 92/43/EEC. Studies with *Zostera marina* and some terrestrial clonal plants have shown positive relationships between genetic variations and ecological properties of the system (e.g., productivity, species diversity, resilience to disturbances). In this project, we aim to conduct the first exploration of the existence of such relationships in *Cymodocea nodosa* beds, one of the two main seagrass species of the Mediterranean Sea and a key yet largely understudied component of Cabrera Archipelago National Park. The different *Cymodocea nodosa* meadows studied are genetically separated, with a clear pattern related to geographic location. Seed production (indicative of sexual reproduction) in the studied meadows is very low compared to meadows on the island of Mallorca, and no seeds have been found in two of the meadows. *Cymodocea nodosa* is quite resistant to temperature increases, contributing the genetic identity and diversity to such resistance. On the other hand, resistance to invasions does not seem to be related to the genetic variation of the meadow. Especially noteworthy is the presence of a new invasive algae (*Halimeda incrassata*) not previously described and recently appearing in the Mediterranean, which, so far, has impacts on epifauna communities, especially favoring the presence of polychaetes and gammaridae.

**Keywords:** seagrasses, global change, genetic diversity, biodiversity, conservation

## INTRODUCCIÓN

El dominio humano de muchos ecosistemas está causando una importante pérdida de diversidad de especies a nivel mundial y, en muchos casos, acelerando gravemente las tasas de extinción de especies (VITOUSEK *et al.* 1997). Frente a esta pérdida de biodiversidad mundial, la sociedad ha respondido a través de múltiples propuestas para disminuir estas pérdidas, así como para crear zonas de especial protección de diversidad, como son los espacios naturales protegidos.

Una de las cuestiones fundamentales que surgen como respuesta a estas pérdidas de biodiversidad es entender cuáles son las consecuencias ecológicas de la diversidad en el funcionamiento de los ecosistemas (ej. CHAPIN *et al.* 2000, LO-REAU *et al.* 2001).

Aunque los resultados no son universales, se han observado numerosos efectos positivos de la diversidad de especies en el funcionamiento de los ecosistemas (ej. producción primaria, reciclaje de nutrientes en algunos sistemas de praderas terrestres; HECTOR *et al.* 1999, LOREAU *et al.* 2001). Además de estos efectos positivos en varias propiedades funcionales de los ecosistemas, la diversidad de especies también puede ser importante en atenuar los efectos de perturbaciones y aumentar la estabilidad de los sistemas (ej. TILMAN & DOWNING 1994, STACHOWICZ *et al.* 2002).

Además, las relaciones positivas observadas en varios sistemas entre diversidad de especies y diversidad genética (BOOTH & GRIME 2003, JOHNSON *et al.* 2006) enfatizan la potencial generalidad de los efectos de la biodiversidad a distintos niveles de organización ecológica. En efecto, existen cada vez más ejemplos del importante papel que la diversidad intra-específica puede tener a nivel funcional o fisiológico cuando se da en especies dominantes o clave (ej. NEUHAUSER *et al.* 2003, WHITHAM *et al.* 2003, BAKER *et al.* 2004). Muchas comunidades marinas (ej. praderas de fanerógamas, bosques de algas pardas, arrecifes de coral, etc.) están dominadas por una sola (o muy pocas) especies que controlan los procesos ecológicos del ecosistema. Estas "especies fundadoras" (*sensu* DAYTON 1972) no sólo tienen un papel fundamental pro-

porcionando alimento para numerosas especies, sino que tienen también un rol crítico en generar el hábitat del cual depende toda la comunidad.

En este tipo de ecosistemas, la diversidad genética en las especies fundadoras podría jugar un papel similar al de la diversidad de especies en otros sistemas, favoreciendo procesos ecológicos clave a nivel de comunidad y ecosistema (NEUHAUSER *et al.* 2003, WHITHAM *et al.* 2003). La diversidad genética también puede contribuir a la estabilidad de los sistemas y favorecer la resistencia o recuperación frente a una perturbación: a mayor diversidad de genotipos, mayor posibilidad de adaptación y resistencia frente a perturbaciones ambientales. Por ejemplo, las diferencias en tolerancia a la temperatura y a la luz entre distintos tipos genéticos de simbiontes de corales está ligada a la gravedad de los eventos de "bleaching" (BAKER *et al.* 2004). Además, en comunidades experimentales de plantas se ha observado que la diversidad genética en especies clave media la pérdida de diversidad de otras especies de plantas (BOOTH & GRIME 2003) y también regula la diversidad de fauna asociada (CRUTSINGER *et al.* 2006).

Las praderas de fanerógamas marinas son uno de los ecosistemas marinos más productivos y extendidos en el mundo y desempeñan un papel clave en las zonas costeras. Las fanerógamas marinas son plantas clonales que tienen importantes funciones ecológicas (ej. reciclaje de carbono y nutrientes, hábitat para muchas especies) y que ofrecen servicios cruciales para el ser humano (ej., sumidero de carbono, pesquerías, calidad del agua, protección de la costa; ORTH *et al.* 2006, FOURQUREAN *et al.* 2012). La utilización de las praderas de angiospermas marinas como indicadores de calidad del medio costero por la legislación (p. ej. Directiva Marco del Agua 2000/60/CE, Directiva Marco de Estrategia Marina 2008/56/CE) es consecuencia del reconocimiento de su importancia en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas costeros. Debido a su localización costera, estos ecosistemas se encuentran sometidos a múltiples perturbaciones humanas (ej., eutrofización, sobrepesca, contaminación), que han causado su deterioro y desaparición en muchas partes del mundo (WAYCOTT *et al.* 2009).

En fanerógamas marinas, puesto que pueden reproducirse tanto sexual como asexualmente (generando clones, es decir unidades genéticamente idénticas), el término diversidad genética abarca la diversidad genotípica (es decir diversidad clonal), la riqueza de alelos y la heterocigosidad. Todos estos aspectos de la diversidad son importantes a considerar en cuanto a su papel en el funcionamiento de estos ecosistemas (ej. REYNOLDS *et al.* 2012). Sorprendentemente, y a pesar de la relevancia de las fanerógamas marinas, el estudio del papel de la diversidad genética en la funcionalidad del ecosistema se ha abordado principalmente en una especie, *Zostera marina* (ver no obstante PROCACCINI & PIAZZI 2001, y ARNAUD-HAOND *et al.* 2010 para *Posidonia oceanica* y MASSA *et al.* 2013 para *Zostera noltii*).

Los estudios realizados con *Z. marina* destacan que, como también se ha observado a nivel de diversidad de especies, la diversidad genética es crucial en determinar propiedades ecológicas clave del ecosistema como la productividad o la diversidad de fauna asociada (HUGHES & STACHOWICZ 2009, REUSCH *et al.* 2005, REYNOLDS *et al.* 2012). Es más, la diversidad genotípica en *Z. marina* contribuye significativa y positivamente a la recuperación del sistema después de una perturbación (HUGHES & STACHOWICZ 2004, REUSCH *et al.* 2005). Estos resultados destacan la importancia de examinar la existencia de estos procesos en otras especies de fanerógamas marinas y tienen especial relevancia en términos de conservación, pues resaltan el papel clave de la diversidad genética en determinar la resiliencia de los ecosistemas de fanerógamas marinas ante eventos que erosionen la estructura y función de estos ecosistemas (PROCACCINI *et al.* 2012).

Debido a la importancia ecológica y socioeconómica de las fanerógamas marinas en el Mediterráneo y a su vulnerabilidad a impactos humanos, su conservación se ha convertido en una prioridad en muchos países de la ribera mediterránea. Efectivamente, en Europa y en España varias especies están protegidas, y en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera (PNMTAC) encontramos un foco importante para su conservación. Las praderas de fanerógamas marinas (*Posidonia oceanica* y *Cymodo-*

*cea nodosa*) del PNMTAC son un patrimonio muy valioso para el Parque y son objeto de importante protección. Mientras que en el PNMTAC las praderas de fanerógamas están protegidas de muchas de las perturbaciones humanas que causan su degradación (contaminación, fondeo de embarcaciones, etc.), desafortunadamente no se encuentran a salvo de los posibles efectos del cambio climático y las especies invasoras. El cambio climático está emergiendo como una importante amenaza a la biodiversidad. Además de un aumento en las temperaturas medias globales del océano (IPCC 2007), los modelos climáticos también prevén un aumento en la intensidad y frecuencia de eventos de calentamiento extremo (olas de calor), como la que sufrió Europa durante el verano de 2003 (EASTERLING *et al.* 2000, SCHÄR *et al.* 2004, BENISTON *et al.* 2007). El mar Mediterráneo es especialmente vulnerable al cambio climático, con tasas superiores a las del océano global (IPCC 2007, VARGAS-YÁÑEZ *et al.* 2007). Por ejemplo, las anomalías de temperatura del agua de mar observadas en 1999, 2003 y 2006, no tienen precedentes en los últimos 50 años (COMA *et al.* 2009), y consisten en un aumento de la temperatura media anual, así como en el incremento (en intensidad y duración) de la estratificación del agua (termoclina) y la prolongación de las condiciones de verano (COMA *et al.* 2009). Por otro lado, las especies invasoras son, después de la destrucción de hábitat, la segunda causa de pérdida de biodiversidad mundial (VI-TOUSEK *et al.* 1997).

Trabajos recientes sugieren que las fanerógamas marinas también pueden ser vulnerables al calentamiento global y a las algas invasoras. Por ejemplo, en *P. oceanica* se han observado respuestas como la disminución en las tasas de crecimiento (MAYOT *et al.* 2005) y el aumento de la mortalidad de haces (MARBÁ & DUARTE 2010) en relación a las olas de calor de 1999, 2003 y 2006. Sin embargo, los posibles impactos del calentamiento en *Cymodocea nodosa* no han sido prácticamente examinados. Asimismo, algas invasoras como *Caulerpa cylindracea* y *Lophocladia lallemandii* (ambas presentes en PNMTAC; TOMAS *et al.* 2011), pueden tener fuertes impactos negativos sobre la fisiología, vitalidad, supervivencia y dinámica poblacional de *C. nodosa* y *P. oceanica* (CECCHERELLI & CAMPO 2002; DU-

MAY *et al.* 2002, RANIELLO *et al.* 2007, BALLESTEROS *et al.* 2007).

Comprender la capacidad de los ecosistemas marinos de resistir, tolerar y adaptarse a los efectos de estos impactos es una cuestión central no sólo desde el punto de vista ecológico, sino para predecir adecuadamente, manejar y conservar los ecosistemas marinos bajo escenarios futuros de cambio global. En el caso de las fanerógamas marinas del PNMTAC es necesario incorporar el estudio a nivel molecular para avanzar sustancialmente en entender los procesos que regulan el funcionamiento de estos sistemas y su posible papel en atenuar los efectos negativos del cambio climático y las especies invasoras.

Así pues, teniendo en cuenta la importancia de la diversidad (inter e intra-específica) en determinar propiedades ecológicas de los ecosistemas (y particularmente su resiliencia a perturbaciones), la importancia ecológica de las praderas de fanerógamas marinas en el PNMTAC, y la vulnerabilidad de las fanerógamas marinas al cambio global, en este estudio se ha pretendido caracterizar la diversidad genética de las poblaciones de *C. nodosa* del PNMTAC y examinar su influencia en determinar propiedades fundamentales ecológicas del ecosistema, así como la resiliencia a perturbaciones humanas. Para ello, se han realizado seguimientos en el campo así como experimentos en mesocosmos para cuantificar la diversidad genética de las poblaciones e investigar cómo estas variaciones contribuyen al funcionamiento de los ecosistemas, su resistencia a las especies invasoras y su capacidad de respuesta al calentamiento.

En este estudio nos hemos enfocado en la fanerógama *Cymodocea nodosa* como especie modelo por varios motivos. En primer lugar, por la falta de conocimiento sobre esta especie en comparación con la otra fanerógama marina del Parque (*Posidonia oceanica*). Esto es particularmente relevante, ya que ambas especies de fanerógamas presentan ciclos de vida distintos: *P. oceanica* es una especie 'clímax', mientras que *C. nodosa* se comporta más bien como 'colonizadora', siendo más dinámica y resistente a perturbaciones. En segundo lugar, por las características de la reproducción sexual de *C. nodosa*, especie que florece

y fructifica con mayor frecuencia y abundancia que *P. oceanica*, pero que por ser dioica potencialmente puede formar praderas de alta diversidad de genotipos (aquellas integradas por plantas femeninas y masculinas) y praderas de baja diversidad de genotipos (aquellas integradas por plantas de un sólo sexo o donde los sexos estén segregados espacialmente, o suficientemente distanciados, para que la eficiencia de la polinización se vea reducida (VERMAAT *et al.* 2004)). Además, este trabajo permitirá identificar las praderas con mayor riqueza genotípica, que podrían ser praderas donantes en futuras acciones de restauración.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Zona de estudio

Durante la primavera de 2016 se muestrearon 6 praderas de *Cymodocea nodosa* (Tabla 1, Figura 1) situadas en tres bahías del Parque: Es Port, Cala Santa María y Es Burrí. Posteriormente, teniendo en cuenta los resultados genéticos obtenidos (ver más adelante) se escogieron 4 de estas 6 praderas para el estudio de su funcionalidad ecológica.

### Recolección de muestras y genotipado

La recolección de muestras para el genotipado se realizó en primavera de 2016 siguiendo los métodos de ALBERTO *et al.* 2005. En cada pradera continua, en una superficie de 60 m × 14 m, se recolectaron de forma manual mediante buceo con escafandra autónoma haces de *C. nodosa* (n = 40) en coordenadas pre-determinadas y aleatorias X e Y para cada unidad de muestra. Cada réplica se componía de 3 a 5 haces foliares verticales contiguos de un mismo rizoma horizontal. Cada unidad (trozo de hojas limpia de epífitos) fue preservada en gel de sílice dentro de una bolsa de plástico con cierre hermético, hasta la extracción de ADN. El genotipado y el análisis genético se realizaron en los laboratorios de la ULPGC (Universidad de Las Palmas de Gran Canaria). Para el genotipado de las muestras se seleccionaron 15 microsátélites del total disponible para *C. nodosa* (ALBERTO *et al.* 2003). Se genotiparon un total de 236 muestras provenientes de las seis

Localidad	Código	Latitud N	Longitud E	Profundidad (m)
Es Port	ES1	39° 08,846	2° 56,021	15,9
* Cala Santa María	SMA	39° 9,012	2° 56,947	8,9
Es Burri-L'Olla (z_prof)	BURR1	39° 8,756	2° 57,839	21,7
* Es Burri-L'Olla (z_medio)	BURR2	39° 8,620	2° 57,552	12,8
* Es Port	ES3	39° 8,978	2° 56,013	14,3
* Es Port-Sa Platgeta	ES2	39° 8,666	2° 56,218	2,6

Tabla 1. Localidades muestreadas en el PNMTAC. El asterisco (\*) indica las praderas seleccionadas para el estudio posterior de funcionalidad ecológica.

Table 1. Locations sampled at PNMTAC. The asterisk (\*) indicates the meadows selected for the study of ecological functioning.

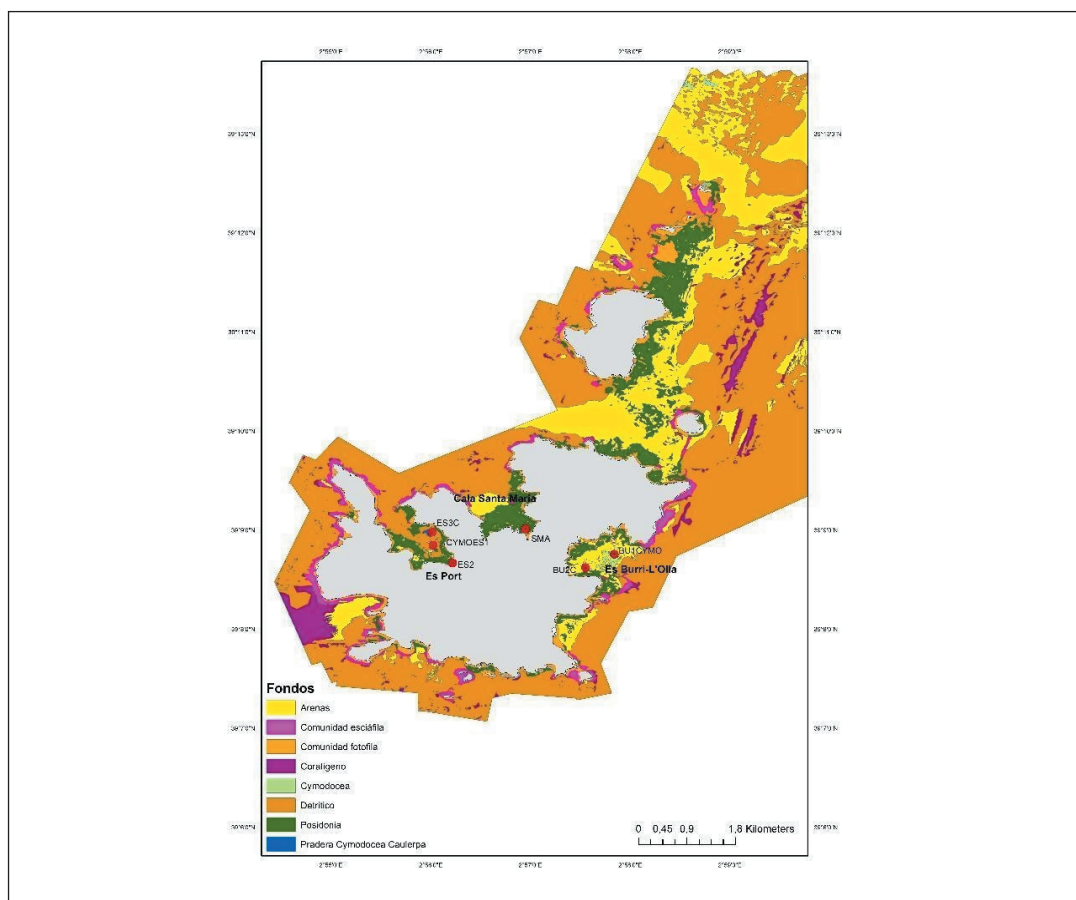


Figura 1. Mapa del PNMTAC donde se indican las praderas de *Cymodocea nodosa* muestreadas para caracterizar su diversidad genética. Los distintos colores representan distintos tipos de hábitats del parque.

Figure 1. Map of the PNMTAC highlighting the *Cymodocea nodosa* meadows sampled to characterize their genetic diversity. The different colours represent different habitats within the park.

praderas de *C. nodosa* seleccionadas. De dichas muestras, se obtuvo un éxito de genotipificación de aproximadamente el 75% de individuos (es decir unos 30 genotipados) para todas las poblaciones excepto para la población ES3, para la cual se genotiparon exitosamente 19 individuos. A partir de estos individuos genotipados se usó el software GenAlex (Peakall y Smouse 2012) para estimar varias medidas de diversidad genética, así como para realizar los tests estadísticos.

### Estudio de la funcionalidad ecológica

Se realizaron muestreos estacionales (primavera, verano y otoño de 2017, e invierno, primavera, y verano de 2018) para determinar el funcionamiento ecológico de las cuatro praderas seleccionadas de *Cymodocea nodosa* del PNMTAC (Tabla 1). En cada pradera y tiempo, se cuantificó la densidad de haces de *Cymodocea nodosa* (N=10 cuadrados de 20 x 20 cm) y la cobertura algas invasoras (N=20 cuadrados de 20 x 20 cm divididos en 25 subcuadrados).

También se recolectaron muestras para tipificar las comunidades de epifauna asociadas a las praderas de *C. nodosa*, realizando un muestreo con una malla de 500 micras de espesor y con una abertura de boca de 21 cm de diámetro (N= 5 réplicas por pradera y estación del año muestreada).

Finalmente, se instalaron sensores de temperatura y luz (HOBO UA-002-08) en cada pradera, los cuales tomaron datos de temperatura y luz en continuo en una frecuencia de 15 minutos.

### Evaluación experimental del papel de las variaciones genéticas en la respuesta al incremento de la temperatura.

Para examinar el papel de las variaciones genéticas en determinar la respuesta de las praderas de *Cymodocea nodosa* al calentamiento, se realizó un experimento de mesocosmos en el cual se manipuló la temperatura y la diversidad de genotipos de *C. nodosa*. Se recolectaron un total de 9 clones provenientes de diferentes praderas de la costa de Mallorca sometidas a unas condiciones ambientales similares (praderas poco profundas en las Bahías de Alcudia y Pollença). Distintas

combinaciones de estos clones (monocultivo, policultivos de 3 y de 6 clones) fueron sometidas a distintos tratamientos de temperatura (control a 28°C, ola de calor a 31°C y ola de calor a 34°), siguiendo un periodo de aclimatación, otro de ola de calor y otro de recuperación (volviendo a las condiciones iniciales control). La duración del experimento fue de 3 meses (septiembre - noviembre 2018). Se utilizaron 12 mesocosmos disponiéndose, en el interior de cada uno, 6 recipientes iguales (uno por réplica). Cada uno de estos recipientes contenía 4 L de agua de mar filtrada por UV y un aireador, cuyo flujo era controlado mediante una llave de paso. Para la iluminación se utilizaron lámparas de acuario con fluorescentes de luz blanca y 54 W. El fotoperiodo fue de 12:12 h luz: oscuridad (SAVVA *et al.*, 2018). La intensidad lumínica para cada mesocosmos se midió con un sensor fotométrico (DIVING-PAM) y se mantuvo a 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Tanto la intensidad lumínica como la temperatura fue monitoreada con un registrador de datos (HOBO UA-002-08). En cada recipiente de 5 L se plantaron 6 haces. Se utilizó un diseño factorial de tres factores fijos y cruzados; calentamiento (temperatura ambiente, ola de calor 1 y ola de calor 2) y diversidad genotípica de los clones (1, 3, 6 genotipos) (EHLERS *et al.*, 2008), teniéndose en cuenta una distribución al azar para cada una de las réplicas dentro de cada mesocosmos. En total se realizaron 36 combinaciones de monocultivos, 18 de policultivos de 3 genotipos y 18 de policultivos de 6 genotipos.

Una vez superada la fase de aclimatación, en 8 de los doce mesocosmos se fue aumentando la temperatura a razón de 1.5°C por día quedando 4 mesocosmos a 28°C (control), 4 mesocosmos a 31°C (ola de calor moderada) y 4 mesocosmos a 34°C (ola de calor severa). La fase de ola calor tuvo una duración de 22 días. Posteriormente, se inició el periodo de recuperación en el que la temperatura del agua de mar se fue disminuyendo a la misma velocidad, 1.5°C por día, hasta que todos los mesocosmos estuvieron a una temperatura de 28°C durante 17 días.

El desarrollo de haces fue evaluado al final de cada fase midiendo los siguientes rasgos morfológicos: número de hojas, longitud y anchura de cada hoja, número de raíces y longitud del ri-

zoma vertical. La fotosíntesis neta (evolución O<sub>2</sub>) fue medida al final de la fase de ola de calor en los monocultivos. El área total de hoja, tanto necrótica como verde, para cada hoja fue calculada para cada una de las fases experimentales.

### Análisis estadísticos

En relación al estudio del funcionamiento ecológico de las praderas de *Cymodocea nodosa*, se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) de dos factores (localidad y estación) para determinar si las diferencias en densidad de haces estaban relacionadas con las diferencias entre localidades y/o estaciones.

En lo que se refiere al estudio del efecto del incremento de la temperatura, se realizó un Análisis canónico de los Componentes Principales (ACP; ANDERSON & WILLIS, 2003) como procedimiento de ordenación constreñida para visualizar las diferencias entre praderas de *Cymodocea nodosa* del PNMTAC con respecto a las características genéticas.

Para cada variable respuesta (área total foliar-necrosada y verde-, número de hojas, longitud y anchura, número de raíces y longitud del rizoma vertical, así como la fotosíntesis neta) y en cada una de las fases del experimento (aclimatación, AC; ola de calor, OC y recuperación, REC) se realizó una normalización de los datos con respecto al control (1/promedio control\*nivel de T). Posteriormente se calculó el "ratio" para cada una de las variables en cada una de las fases del experimento (OC vs AC, REC vs OC y REC vs AC). Para analizar la respuesta de la diversidad genética frente a las diferentes temperaturas se compararon los valores de estos ratios mediante una ANOVA de 2 vías con los factores fijos y cruzados: diversidad genética (6 niveles: A, B, C, D, P3 y P6) y temperatura (2 niveles: 31°C y 34°C), se analizó si existían diferencias significativas para cada una de las variables respuesta.

En todos los análisis de la varianza (ANOVA) realizados, se comprobaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad del ajuste de los modelos y, cuando no se cumplieron se utilizó la transformación log (x).

## RESULTADOS

### Diversidad genética en las praderas de *Cymodocea nodosa* del PNMTAC

En lo que se refiere a cada población por separado, encontramos distintos patrones de diversidad genética en las distintas poblaciones (Tabla 2, Figura 2). Tanto a nivel de individuo como a nivel poblacional, podemos observar que las praderas de Es Burrí se agrupan por un lado, mientras que dos de las praderas del Puerto y la de Santa María se agrupan por otro. Por otro lado, la pradera ES3, una de las praderas de Es Port, es genéticamente muy distinta al resto de praderas analizadas.

Todas las poblaciones	Locus	FIS	FST
	<b>Cn2-14</b>	-0,028	0,504
	<b>Cn2-38</b>	-0,329	0,253
	<b>Cn2-16</b>	-0,227	0,361
	<b>Cn2-18</b>	0,189	0,647
	<b>Cn2-45</b>	-0,127	0,378
	<b>Cn4-29</b>	0,574	0,465
	<b>Cn2-86</b>	-0,287	0,221
	<b>Cn2-24</b>	0,594	0,061
	<b>Cn4-19</b>	-0,018	0,549
	<b>Cn4-6</b>	0,395	0,503
	<b>Cy18</b>	-0,340	0,141
	<b>Cy16</b>	0,443	0,293
	<b>Cy1</b>	-0,028	0,194
	<b>Cy3</b>	-0,511	0,341
	<b>Cy4</b>	0,301	0,469
Total	<b>Media</b>	0,040	0,359
	<b>SE</b>	0,092	0,043

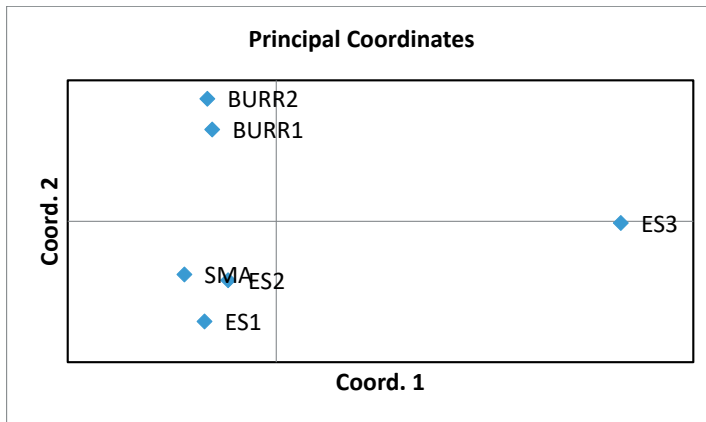
**Tabla 2.** Valores de FIS y FST para los 15 loci de las 6 praderas de *C. nodosa* del PNMTAC

**Table 2.** FIS and FST values for the 15 loci of the 6 *C. nodosa* meadows sampled at PNMTAC.

Como proxy para la diversidad genética podemos comparar los valores de heterocigosidad observada (H<sub>o</sub>, Figura 3). Como vemos, H<sub>o</sub> es mayor en las poblaciones de Cala Santa María, ES1 y ES2, y es un poco menor en las dos poblaciones de Es Burrí (BURR1 y BURR2) y sustancialmente menor en la pradera ES3.

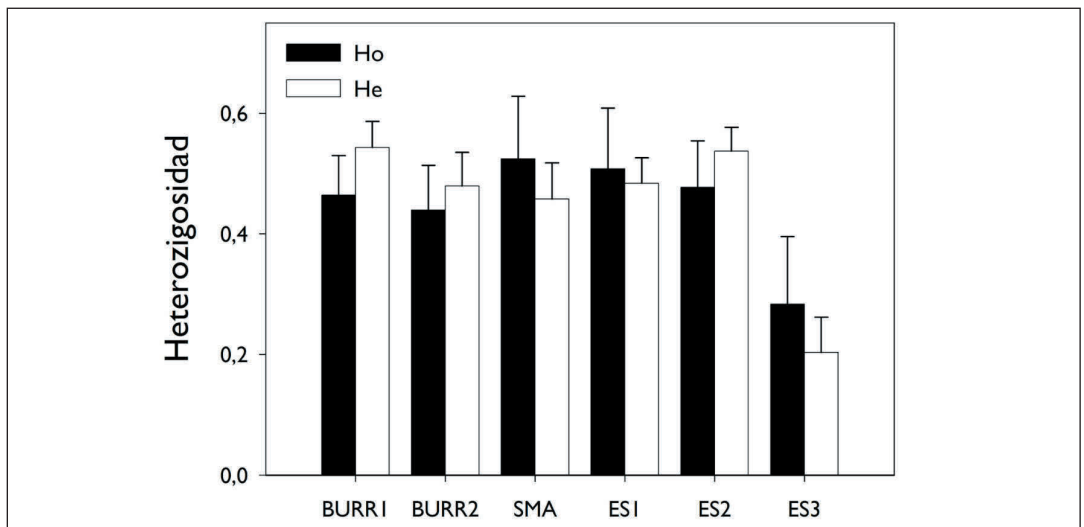


Praderas de *cymodocea nodosa* del PN Archipiélago de Cabrera: el papel de la diversidad genética en el funcionamiento del ecosistema y sus implicaciones para la conservación



**Figura 2.** Análisis de Coordenadas Principales de las características genéticas de las seis praderas de *Cymodocea nodosa* del PN-MTAC. El primer eje explica un 46,2% de la varianza, mientras que el segundo eje explica un 28% de la varianza. Ver Tabla 1 para los códigos de las distintas poblaciones.

**Figure 2.** Analysis of Principal Coordinates on the genetic traits examined for the six *Cymodocea nodosa* meadows of PNMTAC. The first axis explains 46,2% of the variance, whereas the second axis explains 28% of the variance. See Table 1 for the codes of the different seagrass populations.

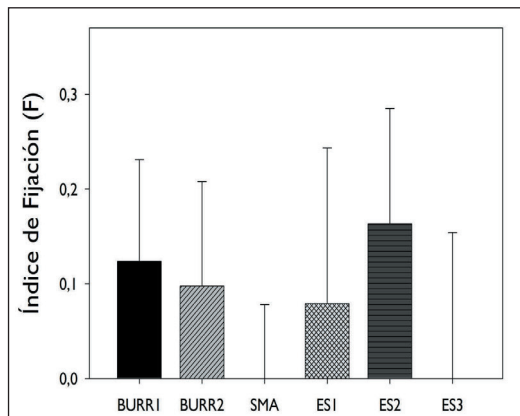


**Figura 3.** Heterocigosidad Observada (Ho) y Heterocigosidad Esperada (He) en las seis poblaciones de *Cymodocea nodosa* del PN-MTAC. Ver Tabla 1 para los códigos de las distintas poblaciones.

**Figure 3.** Observed (Ho) and Expected (He) heterozygosity of the six *Cymodocea nodosa* meadows sampled at PNMTAC. See Table 1 for the codes of the different seagrass populations.

El Índice de Fijación (F), que se usa para detectar el nivel de diferenciación genética, a nivel de Cabrera es relativamente bajo (0,065), lo que indica que las praderas de Cabrera son una unidad genética bastante parecida. No obstante, dentro de

esta unidad, observamos diferencias entre poblaciones (Figura 4). Las más diferentes dentro de esta homogeneidad son las dos poblaciones de Es Burri (BURR1 y BURR2), y dos de las praderas de Es Port (ES1 Y ES2).



**Figura 4.** Índice de Fijación en las seis poblaciones de *Cymodocea nodosa* del PNMTAC. Ver Tabla 1 para los códigos de las distintas poblaciones.

**Figure 4.** Fixation index for the six *Cymodocea nodosa* meadows sampled at PNMTAC. See Table 1 for the codes of the different seagrass populations.

Fuente de variación	dF	SS	F	Sig.(p)
<b>Densidad</b>				
Pradera	3	779024	6.91	0.002
Estación	6	9777	1.85	0.14
Prad*Est	6	10534	5.84	0.045
Error	23	864451	37585	

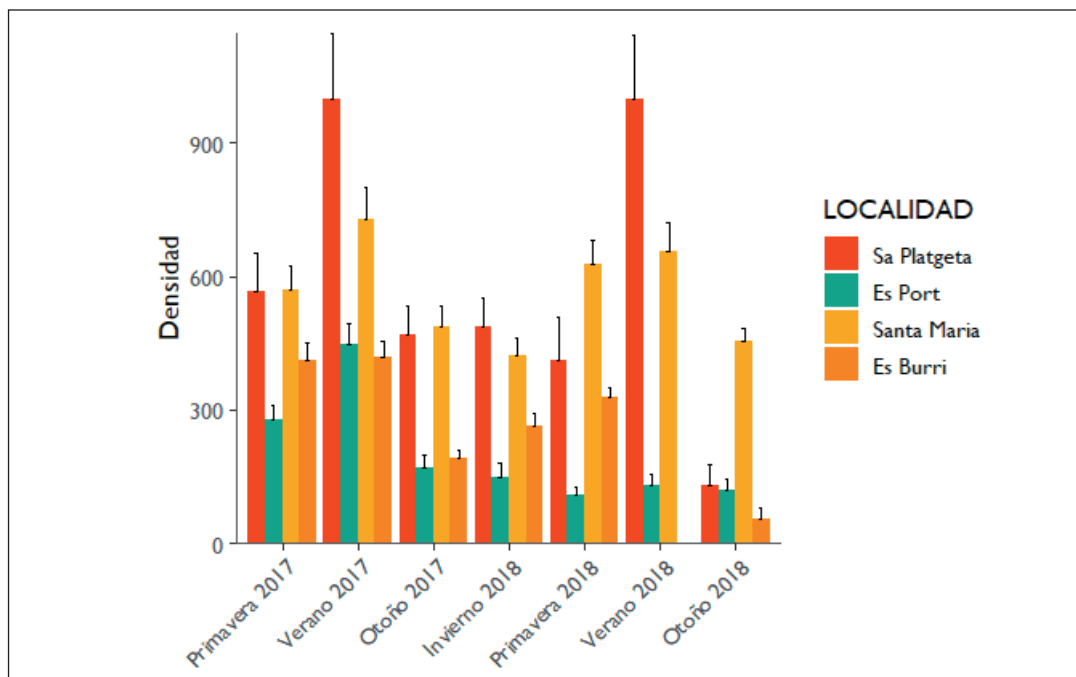
**Tabla 3.** Resultado del ANOVA de dos factores examinando posibles diferencias en densidad de haces (ind. m<sup>2</sup>) de *C. nodosa* entre praderas y estaciones del año.

**Table 3.** Results of the Two-Way ANOVA examining differences in shoot density (ind. m<sup>2</sup>) for *C. nodosa* across sites (Pradera) and seasons (Estación).

### Funcionamiento ecológico

#### 1. Abundancia de *C. nodosa*

Se detectaron diferencias significativas (interacción localidad x tiempo; Tabla 3, Figura 5) en la



**Figura 5.** Variación temporal en la densidad de *C. nodosa* en las cuatro praderas estudiadas.

**Figure 5.** Seasonal variation in shoot density of *C. nodosa* at each of the studied meadows.

densidad de haces de *C. nodosa*, con un claro pico de abundancia en julio. Además, se observaron dos grupos separados de praderas; mientras que Santa María y la Platgeta de Es Pagès exhiben densidades altas (de más de 500 haces por metro cuadrado), las otras dos praderas (Es Port y Es Burri) tienen densidades de aproximadamente la mitad. No se detectó producción de semillas ni en Santa María ni en la pradera de Es Port, pero sí en Sa Platgeta ( $2,07 + 1,17$  (SE) semillas  $m^{-2}$ ) y Es Burri ( $3,45 + 3,45$  semillas  $m^{-2}$ ).

## 2. Algas invasoras

En septiembre de 2016, se observó por primera vez *Halimeda incrassata* en Sa Platgeta des Pagès. Había pocos individuos presentes, que se encontraban a poca profundidad (1 - 2m) colonizando zonas de arena (Figura 6). *H. incrassata* es una especie tropical, y se trata una nueva alga invasora no detectada antes en el Mediterráneo (ALOS *et al.* 2016), encontrándose ahora en la costa sur de Mallorca i el PNMTAC. La presencia de esta especie ha ido en aumento desde su introducción inicial, presentando un pico de abundancia a finales de verano-otoño (Figura 7).



Figura 6. Ejemplares del alga invasora *Halimeda incrassata* en sa Platgeta d'es Pagès, detectada en septiembre de 2016.

Figure 6. Pictures of specimens of the invasive alga *Halimeda incrassata* at the Platgeta d'es Pagès detected in September 2016.

Por otro lado, no se detecta la presencia de *Lophocladia lallemandii* en ninguna de las cuatro estaciones muestreadas. Asimismo, en Es Burri y Santa María no se encuentra tampoco *Caulerpa cylindracea*. Por otro lado, *Caulerpa cylindracea* está presente en la pradera de La Platgeta d'es Pagès, aunque es muy escasa (con un máximo de

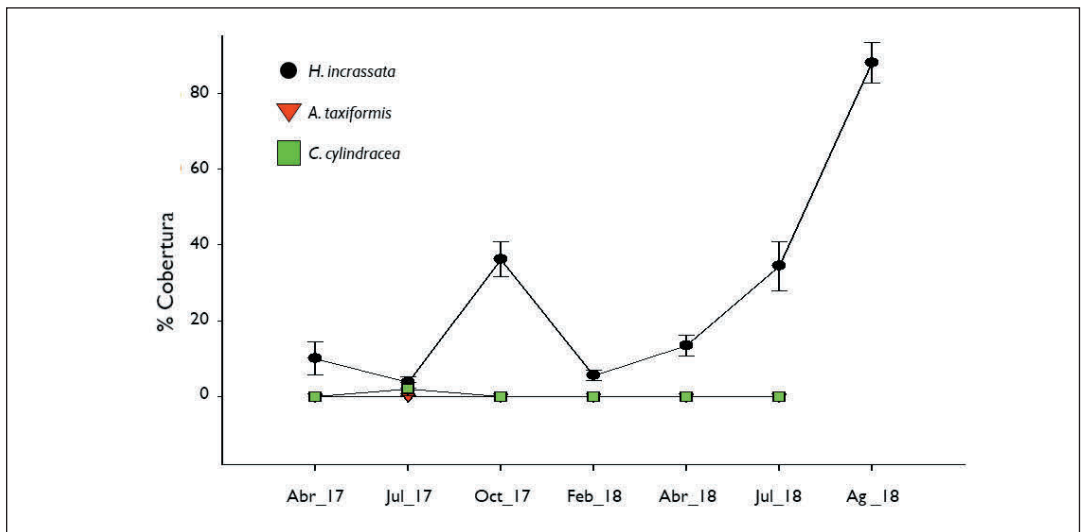


Figura 7. Cobertura de las principales especies de algas invasoras en Sa Platgeta.

Figure 7. Cover of the main invasive algae found at Sa Platgeta.

cobertura de 2,0 + 1,7% en julio). Por otro lado, *C. cylindracea* está presente y de manera mucho más conspicua en la pradera profunda d'Es Port, con una mayor cobertura en abril (42,8 + 7,7%) y en agosto (36,0 + 4,7%), y disminuyendo considerablemente en octubre (8,1 + 2,4%) (Figura 8).

### 3. Comunidades de epifauna

Se observa que los valores más altos de abundancia y riqueza de taxones se encuentran en las praderas de Es Port y Es Burri, y los valores mayores de diversidad de Shanon-Wiener también se observan en las comunidades de Es Port. Por otro lado, la pradera de Santa María presenta una mayor equi-repartición (Figura 9).

Asimismo, observamos que cada pradera presenta una estructura de la comunidad propia que cambia a lo largo del año (Figura 10). Por ejemplo, en Es Burri los anfípodos gammaridos son dominantes, en sa Platgeta los poliquetos aportan una mayor contribución a la caracterización de la comunidad, y en Es Port los copépodos y los tanaidáceos son mucho más dominantes que en las otras praderas.

### 4. Patrones ambientales

Se observan claras diferencias en los regímenes de temperatura y luz entre praderas, exhibien-

do la pradera de Sa Platgeta temperaturas más elevadas que las otras localidades. También se observa un claro incremento de la temperatura de primavera a verano, detectándose temperaturas de 30°C o superiores en Sa Platgeta en verano (agosto de 2017 y 2018; Figura 11). Dicha pradera experimentó temperaturas iguales o mayores de 29°C durante 8 días en verano de 2017, 26 días entre julio y septiembre de 2018, y 5 días en julio de 2019. También cabe destacar que el resto de las praderas también experimentaron valores de 29°C o superiores durante agosto de 2018.

La pradera de Sa Platgeta también tiene los valores de luz más elevados (Figura 12), siendo las diferencias especialmente fuertes en primavera e inicios de verano, mientras que las praderas de Es Port y Es Burri reciben considerablemente menos luz.

### Evaluación experimental del papel de las variaciones genéticas en la respuesta al incremento de la temperatura

El número de hojas, porcentaje necrosado, la longitud del rizoma vertical y la longitud máxima de las raíces mostraron diferencias significativas entre temperaturas y diversidad genotípica (Tabla 4). Estas diferencias se dieron, principalmente, durante la fase de recuperación. En cuanto a la diversidad genotípica, los mayores valores en número de hojas, lon-

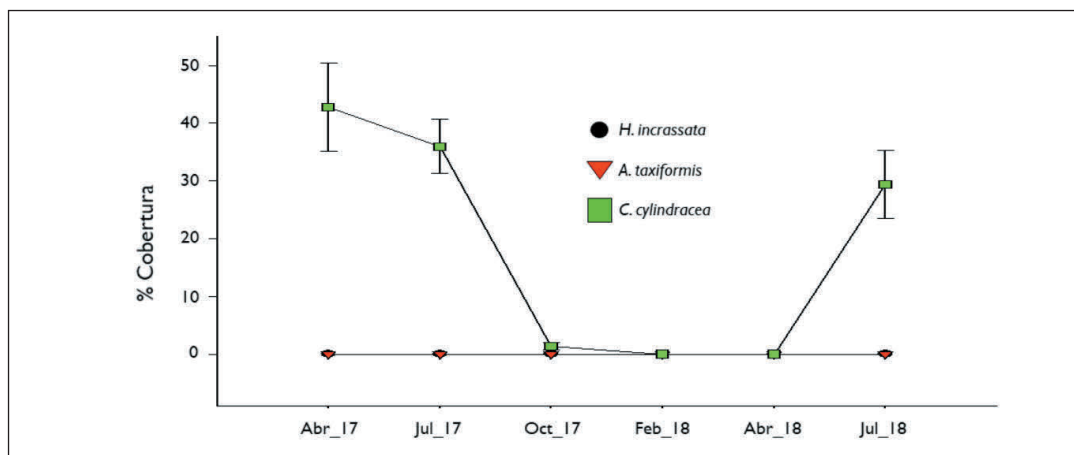


Figura 8. Cobertura de las principales especies de algas invasoras en Es Port.

Figure 8. Cover of the main invasive algae found at Es Port.

Praderas de *cymodocea nodosa* del PN Archipiélago de Cabrera: el papel de la diversidad genética en el funcionamiento del ecosistema y sus implicaciones para la conservación

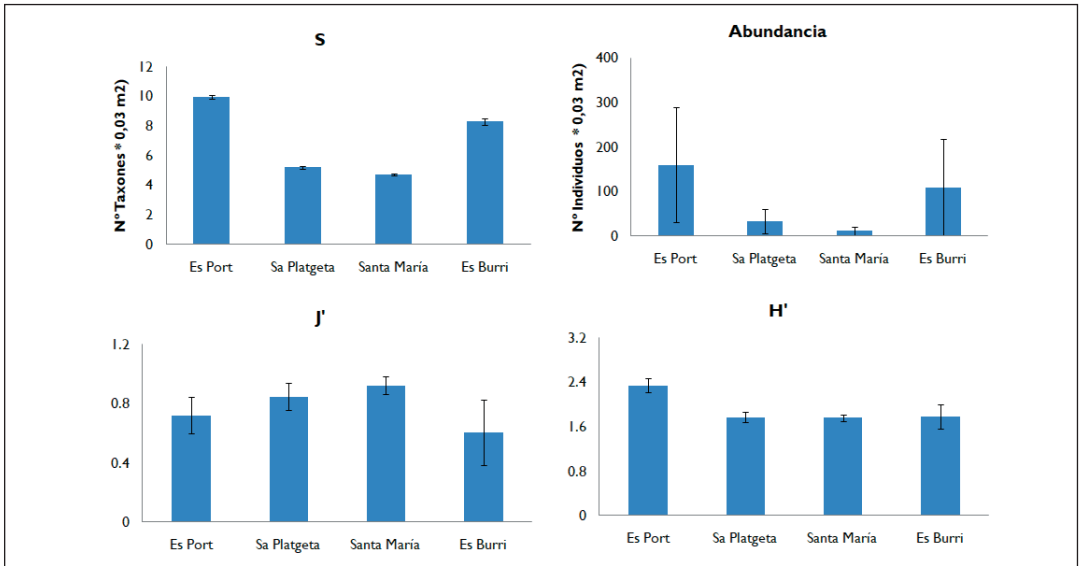


Figura 9. Epifauna: Riqueza de taxones (S), Abundancia, equirrepartición (J'), diversidad Shannon-Wiener (H') en las cuatro praderas de *C. nodosa*.

Figure 9. Epifauna: Taxon Richness (S), Abundance, Evenness (J') and Shannon-Wiener Diversity (H') in the four *C. nodosa* meadows.

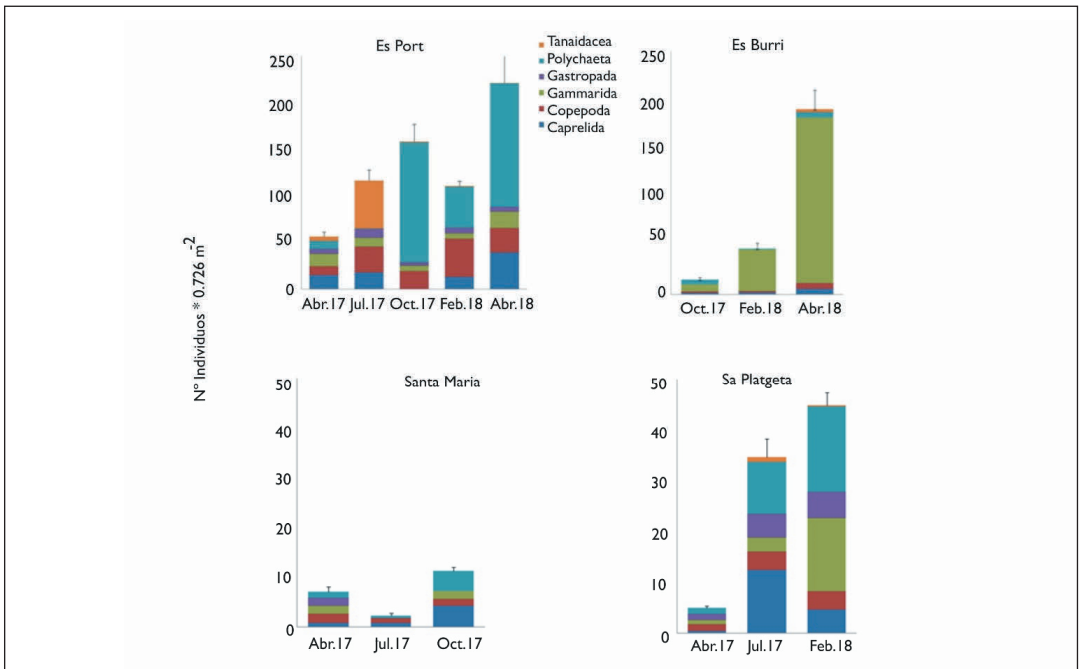
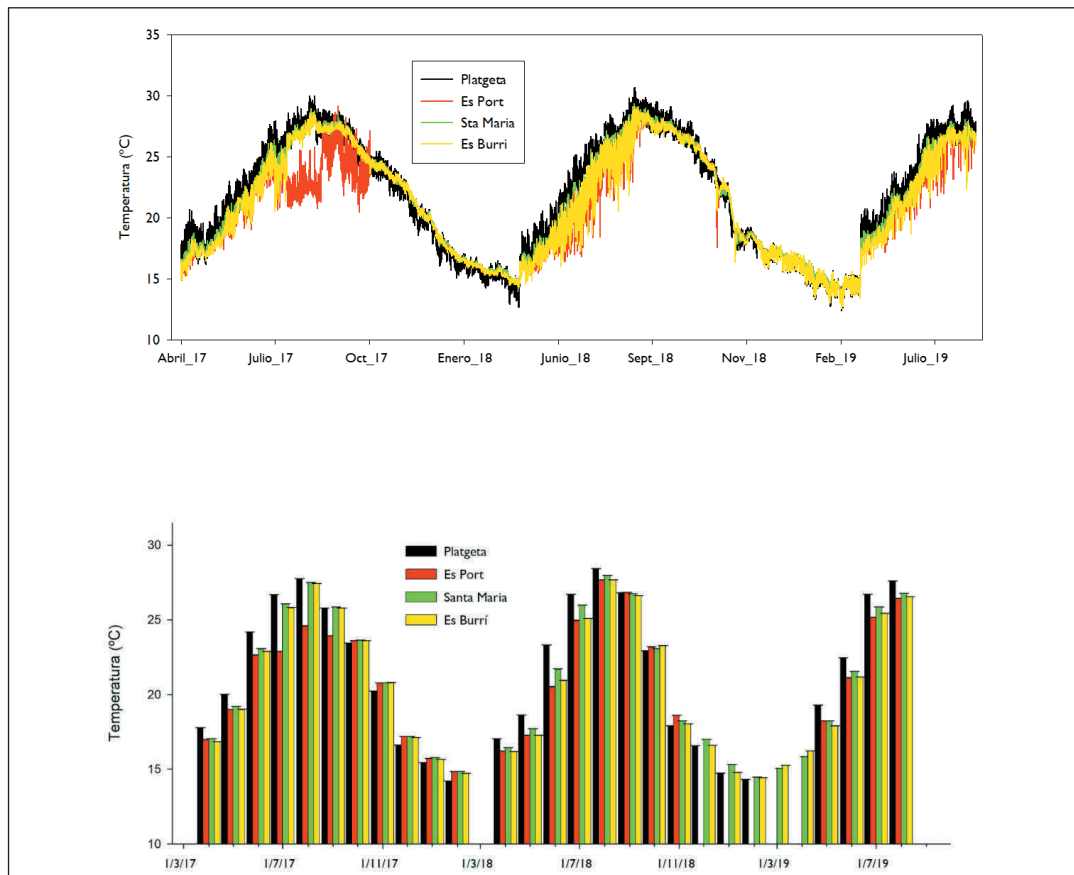


Figura 10. Patrones temporales de abundancia de los grupos de epifauna en las distintas praderas de *C. nodosa*.

Figure 10. Temporal patterns of abundance of the main groups of epifauna found in the different *C. nodosa* meadows.



**Figura 11.** Patrones temporales de temperatura media in situ en las cuatro praderas de *C. nodosa* estudiadas. Valores promedios por hora (arriba) y mensuales (abajo).

**Figure 11.** Temporal patterns of in situ sea water temperature values in the four *C. nodosa* meadows studied. Mean hourly values (above) and monthly values (below)

gitud del rizoma vertical y longitud máxima de las raíces se detectó en los tratamientos de policultivo, además, algunos tratamientos de monocultivo, como para el genotipo A, también mostraron mayores valores para algunas variables morfológicas en comparación al resto de mono como policultivos (Figura 13E, O). También encontramos diferencias significativas en la tasa fotosintética entre genotipos, siendo la producción de oxígeno ( $\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) del genotipo D significativamente mayor a la del genotipo A bajo condiciones control (Figura 13). No obstante, estas diferencias no se encontraron durante la fase de recuperación. Al respecto de los efectos de la temperatura,

observamos un incremento considerable del área foliar durante la fase de recuperación para el policultivo P6 para el tratamiento de temperatura de 34°C (Figura 13 A, B, C). Los mayores valores de porcentaje de necrosis, longitud de raíces y longitud del rizoma vertical también se obtuvieron a 34°C. La tasa fotosintética sufrió un decrecimiento durante la OC (34°C), no obstante, esta tendencia fue sólo significativa para los genotipos C y D con respecto a la OC (31°C) (Figura 6).

El número de hojas para los monocultivos B y D sufrieron una disminución tras la ola de calor, de la cual no se recuperaron (Figura 13 E y F).

Praderas de *cymodocea nodosa* del PN Archipiélago de Cabrera: el papel de la diversidad genética en el funcionamiento del ecosistema y sus implicaciones para la conservación

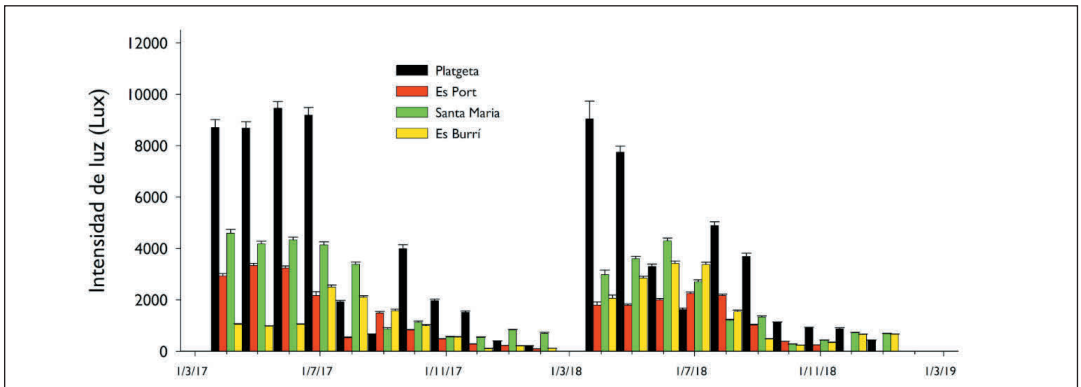


Figura 12. Valores promedio mensuales de los patrones temporales de luz en las cuatro praderas de *C. nodosa* estudiadas.

Figure 12. Mean monthly light values observed in the four *C. nodosa* meadows studied.

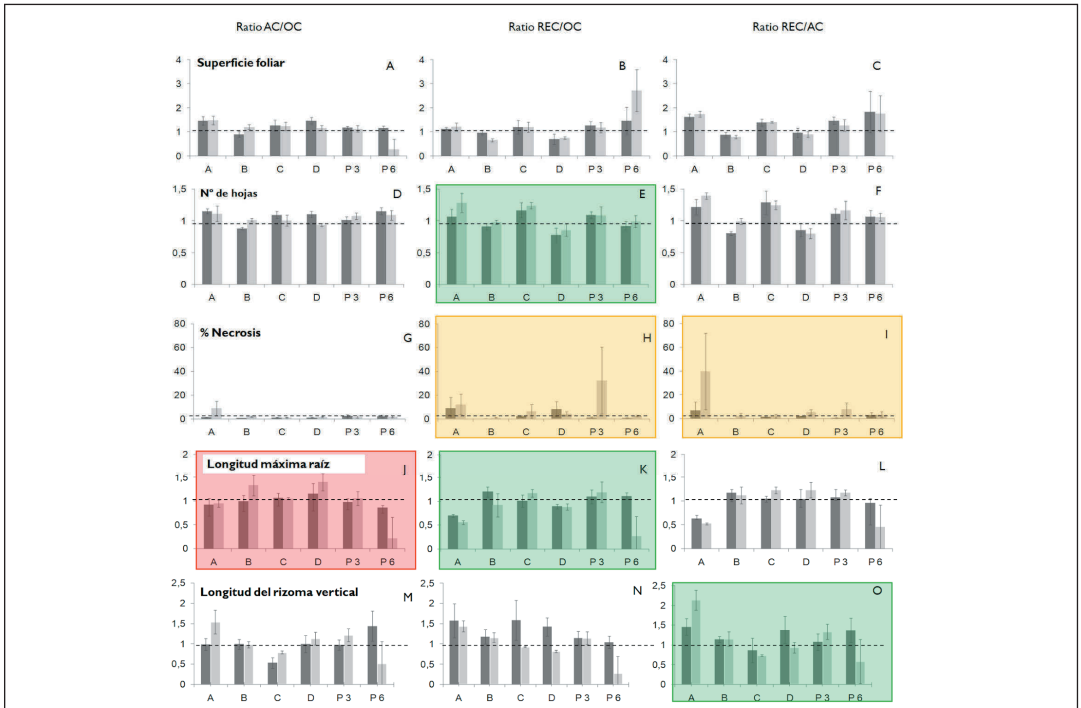


Figura 13. Ratio Acimatación / Ola de Calor (AC/OC), Ratio Recovery / Ola de Calor (REC/OC) y Ratio Recovery / Acimatación (REC/AC) de las respuestas de *C. nodosa* al calentamiento de los monocultivos (genotipos A-D) y policultivos de 3 (P3) y 6 (P6) genotipos. Los recuadros verdes indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) para el factor diversidad genética; los recuadros rojos indican diferencias para el factor temperatura; recuadros naranjas indican diferencias para la interacción de los factores diversidad genética y temperatura.

Figure 13. Ratio responses between Acclimation and Heat Wave (AC/OC), Recovery and Heatwave (REC/OC), and Recovery and Acclimation (REC/AC) of *C. nodosa* responses to warming by monocultures (genotypes A - D), and polycultures of 3 (P2) and 6 (P6) genotypes. Green squares highlight statistically significant differences ( $P < 0,05$ ) for the genetic diversity factor. Red squares

Fuente de variación	df	AC/OC	F	sig. (p)	df	REC/OC	F	sig. (p)	df	REC/AC	F	sig. (p)
<b>Área foliar</b>												
Div. Gen	5	0.84305	2.4279	0.0538	5	6.412	0.9184	0.480	5,00	5.879	1.0426	0.4079
T	1	0.02881	0.4148	0.5236	1	0.184	0.1319	0.718	1,00	0.036	0.0317	0.8597
Div. Gen* T	5	0.30209	0.87	0.5107	5	1.347	0.1929	0.963	5,00	0.115	0.0203	0.9998
Error	36	2.50015			36	50.271			36,00	40.597		
<b>Número de hojas</b>												
Div. Gen	5	0.16156	1.3866	0.252	5	0.72153	3.2885	<b>0.015</b>	5,00	1.14215	4.826	0.00177
T	1	0.00662	0.2841	0.597	1	0.0635	1.447	0.237	1,00	0.02545	0.5378	0.46811
Div. Gen* T	5	0.12242	1.0506	0.403	5	0.12074	0.5503	0.737	5,00	0.09167	0.373	0.85418
Error	36	0.82895			36	1.57975			36,00	1.70402		
<b>Porcentaje necrosis</b>												
Div. Gen	5	2242.8	2.0974	0.088	5	6.0897	2.6827	<b>0.046</b>	5,00	605966,00	3.7295	<b>0.011673</b>
T	1	570.5	2.6676	0.111	1	2.3153	5.0997	<b>0.033</b>	1,00	3.04	8.5936	<b>0.007114</b>
Div. Gen* T	5	1272.1	1.1896	0.333	5	2.0365	0.8971	0.498	5,00	1.8614	1.0524	0.409695
Error	36	7698.9			24	10.8961			24,00	8.8438		
<b>Porcentaje área verde</b>												
Div. Gen	5	0.32006	1.0244	0.417	5	0.21387	0.9799	0.443	5,00	0.88876	2.1593	0.08047
T	1	0.01352	0.2163	0.644	1	0.00568	0.1301	0.720	1,00	0.03263	0.3963	0.53296
Div. Gen* T	5	0.22483	0.7196	0.613	5	0.12472	0.5714	0.721	5,00	0.05542	0.1346	0.98328
Error	36	2.24953			36	1.05148			36,00	2.96355		
<b>Longitud rizoma vertical</b>												
Div. Gen	5	2.3456	2.1246	0.084	5	0.11446	1.1235	0.365	5,00	0.45037	3.4765	<b>0.01151</b>
T	1	0.2705	1.2249	0.257	1	0.00252	0.1239	0.726	1,00	0.01184	0.4568	0.50343
Div. Gen* T	5	0.5234	0.4741	0.793	5	0.06211	0.6096	0.693	5,00	0.10024	0.7738	0.57497
Error	36	7.9489			36	0.73352			36,00	0.93273		



Praderas de *cymodocea nodosa* del PN Archipiélago de Cabrera: el papel de la diversidad genética en el funcionamiento del ecosistema y sus implicaciones para la conservación

Fuente de variación		dF	AC/OC	F	Sig. (p)	dF	REC/OC	F	Sig. (p)	dF	REC/AC	F	Sig. (p)
			SS				SS				SS		
<b>Longitud máxima de raíz</b>													
Div. Gen		5	0.58141	2.1993	0.075	5	1.27055	3.064	<b>0.0210</b>	5,00	1.5322	3.05	0.02139
T		1	0.25019	4.732	<b>0.036</b>	1	0.01025	0.1236	0.727	1,00	0.0957	0.9521	0.3357
Div. Gen* T		5	0.16179	0.612	0.691	5	0.22489	0.5423	0.742	5,00	0.1305	0.2598	0.93197
Error		36	1.90341			36	2.9856			36,00	3.6171		
<b>Supervivencia</b>													
Div. Gen		5	0.005573	0.3315	0.890	5	0.24434	1.2161	0.321	5,00	0.11592	0.5054	0.7702
T		1	0.011204	3.3322	0.076	1	0.00014	0.0035	0.952	1,00	0.03615	0.7881	0.3806
Div. Gen* T		5	0.020185	1.2007	0.385	5	0.12083	0.6014	0.699	5,00	0.09314	0.4061	0.8413
Error		36	0.12042			36	1.44655			36,00	1.65132		

**Tabla 4.** Resultados del ANOVA para las diferentes variables respuesta y cada uno de los ratios que se representan en la figura 14. Los números en negrita representan las diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). Factores: diversidad genética "Div. Gen.", temperatura "T" e interacción diversidad genética y temperatura "Div. Gen. \* T".

**Table 4.** ANOVA analysis results for the different response variables and each ratio represented in figure 14. Numbers in bold highlight a statistically significant difference ( $P < 0.05$ ). Factors: genetic diversity "Div. Gen.", temperature "T" and interaction between genetic diversity and temperature "Div. Gen. \* T".

## DISCUSIÓN

Tras los muestreos y análisis genéticos realizados podemos indicar que se dispone de información novedosa sobre los patrones de diversidad genética de las praderas de *Cymodocea nodosa* del PNMTAC, observándose un claro patrón espacial. La Heterocigosidad observada (indicador de la variación genética) de las praderas es mayor en las poblaciones de Cala Santa María, ES1 y ES2 (Platgeta), que en la pradera ES3 (Es Port). Por otro lado, las poblaciones de Es Burrí son genéticamente muy parecidas entre sí y diferentes de las praderas de la cara norte de la isla de Cabrera.

Asimismo, observamos que el FST (la varianza en las frecuencias alélicas entre dos poblaciones normalizada por la frecuencia alélica media), varía entre 0,674 y 0,061, con un promedio para todos los loci de 0,378. Al tratarse de valores mayores a 0,25, esto nos indica que las poblaciones se pueden considerar fuertemente diferenciadas genéticamente (HARTL & CLARK, 1997; SOSA *et al.*, 2002). Curiosamente, el rango de distribución geográfica no se encuentra relacionado con la distribución de la variabilidad interpoblacional; así que otros factores como la capacidad de migración de la especie o la existencia de barreras geográficas y/o ecológicas deben ser considerados como responsables de esta variable (HAMRICK & GODT, 1989; FRANKHAM *et al.*, 2009). Además, el FIS (o coeficiente de endogamia de un individuo respecto a la subpoblación), el cual es una medida de la extensión del "inbreeding" en las subpoblaciones, presenta valores muy cercanos a 0 (0,04), lo cual sugiere que la proporción de individuos heterocigotos es intermedia.

Cabe destacar la baja diversidad de la población de Es Port. Al encontrarse cerca del muelle y el puerto, una hipótesis para explicar esta diversidad tan baja sería que, debido a la construcción de dicho muelle, esa pradera sufriera un evento de mortalidad importante que hubiera causado una reducción fuerte del tamaño poblacional, generando un posible cuello de botella en la población. Este cuello de botella explicaría que la población actual se hubiera recuperado a partir de un número reducido de genotipos, creando esta baja heterocigosidad que observamos ahora.

También es de interés destacar la baja producción de semillas (indicativo de reproducción sexual) observada en las praderas estudiadas del PNMTAC. En dos praderas (Santa María y Es Port ES3) no se ha detectado la presencia de semillas, y en las otras dos donde sí se han observado (Platgeta y Es Burrí), los valores son muy bajos (2-3 semillas m<sup>2</sup>) en comparación con la producción de semillas detectadas en otras praderas de la isla de Mallorca, tales como en praderas de la Bahía de Pollensa y Alcudia (con valores entre aproximadamente 40 y 100 semillas m<sup>2</sup>; MÁÑEZ-CRESPO *et al.* 2020). La baja diversidad genética (que disminuye la capacidad de responder a perturbaciones) y dicha baja producción de semillas podría tener implicaciones importantes a nivel de gestión, pues si se diera algún evento de mortalidad masiva, el banco de semillas podría ser insuficiente para permitir la recolonización natural en esas praderas (y particularmente en las que no se han encontrado ninguna semilla; Santa María y Es Port ES3). La falta de semillas en Es Port también apoyaría la hipótesis propuesta anteriormente en referencia a la posible mortalidad de muchos genotipos.

Además de observar diferencias genéticas entre praderas, también observamos diferencias en su funcionamiento ecológico. En efecto, las praderas de Sa Platgeta y Santa María tienden a ser más productivas que las otras dos praderas, observándose una mayor densidad de haces. Estas diferencias, podrían estar influenciadas por diferencias en diversidad genética entre praderas (ej. HUGHES & STACHOWICZ 2009), pues la pradera con menor densidad es también la de menor Ho. No obstante, también parece que diferencias ambientales a las que se ven sometidas las distintas praderas están influenciando dicha productividad. En efecto, la pradera de Es Pagès es la que se encuentra a menos profundidad y, consecuentemente recibe más luz y está sometida a mayores temperaturas, dos factores que influyen muy significativamente en la producción de fanerógamas marinas en general y de *C. nodosa* en particular (ej. PÉREZ & ROMERO 1992, OLESEN *et al.* 2002, PAGÈS *et al.* 2018).

Es notable destacar no solamente la baja densidad de *C. nodosa* en la pradera de Es Port, sino su tendencia a la baja, lo cual podría estar indicando

una regresión de la misma (aunque es necesario un seguimiento a más largo plazo para verificar si dicha pradera está en regresión). Teniendo en cuenta la baja diversidad genética, la ausencia de semillas en esta pradera, y su posible regresión, dicha pradera sería la más vulnerable a desaparecer, pues se encuentra, además, en la zona de mayor influencia humana del parque. Es más, esta pradera presenta una importante diversidad de epifauna asociada, por lo que el interés de su conservación es aún mayor.

En efecto, observamos que la composición y diversidad de epifauna asociada a *C. nodosa* difiere notablemente entre las praderas del PNMTAC, siendo los valores más altos de abundancia y riqueza de taxones observados en las praderas de Es Port y Es Burrí. Esto podría deberse a varios factores. Uno es la profundidad a la que se encuentran estas dos praderas, entre los 12-14 m, la cual es una zona de transición entre el infralitoral superior, donde el hidrodinamismo es mayor y hay una mayor inestabilidad, y aquellas zonas más profundas donde las condiciones ambientales son más estables. Estas condiciones intermedias hacen que se puedan encontrar especies de ambos pisos batimétricos (GARCÍA RASO 1990, RUSSO *et al.* 1993, GARCÍA MUÑOZ *et al.* 2008), aumentando la abundancia y diversidad de especies. Además, hay que tener en cuenta las migraciones de especies provenientes de hábitats colindantes, por ejemplo, ciertas especies de decápodos asociados a fondos aledaños se desplazan hasta praderas de *C. nodosa* cercanas para alimentarse y/o reproducirse (GARCÍA RASO *et al.* 2006, MATEO-RAMÍREZ & GARCÍA RASO 2012).

La complejidad del hábitat también podría estar afectando las comunidades de epifauna. Por ejemplo, la pradera de Es Port, si bien presenta la densidad de haces de *C. nodosa* más baja de todas las praderas, tiene asociada una de las comunidades de epifauna más abundantes y diversas. Esta pradera es una pradera mixta en la que además de *C. nodosa* aparecen otros macrófitos como las macroalgas *Osmundaria volubilis* o *Rytiphlaea tinctoria*, las cuales aportan complejidad añadida al hábitat. De manera similar se ha observado este efecto en praderas de *Zostera marina* invadidas por la macroalga *Gracilaria vermiculophylla*,

la cual aporta un nuevo sustrato que soporta un plus de nueva fauna nativa (THOMSEN *et al.* 2010).

Mientras que la diversidad de especies se ha relacionado con la resistencia de una comunidad a ser invadida (tanto negativa como positivamente ej., FRIDLEY *et al.* 2007, CEBRIAN *et al.* 2018) la capacidad de resistir invasiones no parece estar correlacionada con la diversidad genética de las praderas de *C. nodosa*, siendo la pradera de Sa Platgeta y la de Es Port las únicas que presentan algas invasoras. Ambas praderas se encuentran en la Bahía del Puerto de Cabrera, que es la zona con más afluencia humana, así como de embarcaciones, las cuales son uno de los principales vectores de introducción de especies invasoras (SEEBENS *et al.* 2013). Mientras que ya se conocía la presencia de algas invasoras como *C. cylindracea* o *L. lallemandii* en el PNMTAC (ej. CEBRIAN *et al.* 2011, 2018, TOMAS *et al.* 2011), cabe destacar la detección de una nueva especie de alga invasora, *Halimeda incrassata*, en la Platgeta de Es Pagès.

Al tratarse *H. incrassata* de una especie nueva para el Mediterráneo (de momento solamente se encuentra en la costa sur de Mallorca y en el PNMTAC, ALÓS *et al.* 2016, este estudio), los conocimientos sobre sus impactos son muy escasos, y esta falta de conocimiento debería mejorar sustancialmente para una adecuada gestión en el PNMTAC y Baleares. Este estudio ha detectado que el alga invasora *H. incrassata* tiene un impacto en las comunidades de epifauna, especialmente durante los meses de invierno, donde parece que proporciona hábitat que no estaría disponible (pues la biomasa de *Cymodocea nodosa* se reduce sustancialmente). Asimismo, en un seguimiento que se está realizando en la Reserva Marina de la Bahía de Palma desde su llegada en 2011, donde ha invadido comunidades de fondos arenosos, ha permitido detectar que dicha invasión está afectando sustancialmente a diferentes especies de peces, incluyendo peces de interés comercial como el "raor" (*Xyrichtys novacula*), o el "pedaç" (*Bothus podas*) (VIVÓ-PONS *et al.* 2020).

Además de la posible relación entre diversidad genética y capacidad de resistencia a invasiones, este estudio también ha examinado el posible rol

de las variaciones genéticas en determinar la respuesta de *C. nodosa* al incremento de temperatura. Los resultados de los experimentos, en los cuales las plantas fueron sometidas a olas de calor a 31°C y 34°C, indican que esta especie es bastante resistente al aumento de la temperatura (ver también PAGÈS *et al.* 2018, SAVVA *et al.* 2018). Si bien los genotipos usados en este experimento no se obtuvieron del PNMTAC, donde las temperaturas pueden superar los 30°C en la pradera menos profunda (Es Pagès, 2,6 m) durante el verano, los genotipos utilizados provienen de praderas poco profundas (entre 2 y 3,5 m de profundidad aproximadamente) que también están sometidas a elevadas temperaturas medias estacionales (MAÑEZ-CRESPO *et al.* 2020), habiéndose detectado períodos donde las altas temperaturas han superado los 34°C en verano (registro satelital de la base de datos GIOVANNI-NASA <https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>).

Asimismo, nuestros resultados también demuestran que tanto la identidad como la riqueza de genotipos en *C. nodosa* contribuyen a dicha resistencia al calentamiento, tal como se ha observado para *Z. marina* (ej. REUSCH *et al.* 2005, REYNOLDS *et al.* 2016, DUBOIS *et al.* 2021). Cabe destacar que el tamaño de la respuesta en los policultivos frente a los monocultivos A y C ha sido menor del teóricamente esperado. Estos genotipos se ven favorecidos por el aumento de los dos niveles de temperatura, mostrando un crecimiento superior al de los controles desde el inicio del experimento. Por el contrario, los genotipos B y D parecen sufrir el estrés térmico en su desarrollo y no presentaron la capacidad de volver a las condiciones previas al calentamiento. Esto se podría deber a un posible efecto de selección (DUBOIS *et al.* 2021), ya que el rendimiento promedio de los monocultivos A y C fue mayor que el del resto de tratamientos de un genotipo. Cuando sucede una perturbación, es probable que dominen los individuos con un alto crecimiento inicial y tasas de reproducción

clonal, a priori más resistentes al calentamiento. Sin embargo, algunos estudios sugieren que es probable que estos individuos sean competidores más deficientes en condiciones estresantes de temperatura. Por lo tanto, las temperaturas estresantes episódicas pueden cambiar la ventaja competitiva y permitir una mayor coexistencia y una mayor diversidad genética (REYNOLDS *et al.*, 2016, DUBOIS *et al.* 2021) a nivel intraespecífico.

A nivel de gestión, se recomienda al PNMTAC realizar un seguimiento de la pradera de Es Port, para constatar si dicha pradera está en regresión y poder dilucidar las posibles causas. Asimismo, teniendo en cuenta la novedad de la invasión de *H. incrassata*, y los múltiples impactos que esta especie podría tener (ej. compitiendo con *C. nodosa*, modificando las características del sedimento, afectando las comunidades de peces), se recomienda realizar un seguimiento de su distribución e impactos, un estudio de posible erradicación en zonas de nueva colonización, así como tareas de divulgación para evitar la llegada de especies invasoras a través de embarcaciones.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la financiación del proyecto "Praderas de *Cymodocea nodosa* del PN Archipiélago de Cabrera: el papel de la diversidad genética en el funcionamiento del ecosistema y sus implicaciones para la conservación" financiado por el OAPN. Este trabajo se ha beneficiado de los trabajos de TFG de Albert Sasplugas y Laura Carreras, y de los TFMs de Inés Gonzalez, María Amigo, Marc Villasevil. Agradecemos la colaboración y apoyo de los gestores, guardas, guías y personal del PNMTAC. También agradecemos el soporte logístico de Cayetana Casas, José Escaño, Martín Colognoli, Andrea García, Andrea Gros, Rocío Jiménez-Ramos y Luis G. Egea por apoyo de campo y laboratorio.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBERTO, F., GOUVEIA, L., ARNAUD-HAOND, S., PÉREZ-LLORENS, J. L., DUARTE, C. M. & SERRAO, E. A. 2005. Within-population spatial genetic structure, neighborhood size and clonal subrange in the seagrass *Cymodocea nodosa*. *Molecular Ecology* 14: 2669-2681.
- ALBERTO, F., CORREIA, L., BILLOT, C., DUARTE, C. M., & SERRÃO, E. 2003. Isolation and characterization of microsatellite markers for the seagrass *Cymodocea nodosa*. *Molecular Ecology Notes*, 3(3), 397-399. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2003.00463.x>
- ALÓS, J., TOMAS, F., TERRADOS, J., VERBRUGGEN, H., & BALLESTEROS, E. 2016. Fast-spreading green beds of recently introduced *Halimeda incrassata* invade Mallorca island (NW Mediterranean Sea). *Marine Ecology Progress Series*, 558, 153-158.
- ANDERSON, M. J., & WILLIS, T. J. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, 84(2), 511-525. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0511:CAOPCA\]2.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0511:CAOPCA]2.CO;2)
- ARNAUD-HAOND, S., MARBÀ, N., DIAZ-ALMELA, E., SERRÃO, E. A., & DUARTE, C. M. 2010. Comparative analysis of stability—genetic diversity in seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows yields unexpected results. *Estuaries and Coasts*, 33(4), 878-889.
- BAKER, A. C., STARGER, C. J., MCCLANAHAN, T. R., GLYNN, P. W. 2004. Coral reefs: corals' adaptive response to climate change. *Nature* 430: 741-741.
- BALLESTEROS, E., CEBRIAN, E., & ALCOVERRO, T. 2007. Mortality of shoots of *Posidonia oceanica* following meadow invasion by the red alga *Lophocladia lallemandii*. *Botanica Marina* 50 (2007): 8-13
- BENISTON, M., STEPHENSON, D. B., CHRISTENSEN, O. B., FERRO, C. A., FREI, C., GOYETTE, S., ... & WOTH, K. 2007. Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Climatic change*, 81(1), 71-95.
- BOOTH, R. E., & GRIME, J. P. 2003. Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *Journal of Ecology*, 91(5), 721-730.
- CEBRIAN, E., BALLESTEROS, E., LINARES, C., & TOMAS, F. 2011. Do native herbivores provide resistance to Mediterranean marine bioinvasions? A seaweed example. *Biological Invasions*, 13(6), 1397-1408.
- CEBRIAN, E., TOMAS, F., LÓPEZ-SENDINO, P., VILÀ, M. & BALLESTEROS, E. 2018. Biodiversity influences invasion success of a facultative epiphytic seaweed in a marine forest. *Biological Invasions*, 20(10), 2839-2848.
- CECCHERELLI, G. & CAMPO, D. 2002. Different effects of *Caulerpa racemosa* on two co-occurring seagrasses in the Mediterranean. *Botanica Marina* Vol. 45
- CHAPIN, F. S., ZAVALA, E. S., EVINER, V. T., NAYLOR, R. L., VITOUSEK, P. M., REYNOLDS, H. L., DAVID U. HOOPER, D. U., LAVOREL, S., SALA, O. E., HOBBI, S. E., MACK, M. C. & DÍAZ, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234-242.
- COMA, R., RIBES, M., SERRANO, E., JIMÉNEZ, E., SALAT, J. & PASCUAL, J. 2009. Global warming enhanced stratification and mass mortality events in the Mediterranean. *Proc Natl Acad Sci. USA*, 106:6176-6181.
- CRUTSINGER, G. M., COLLINS, M. D., FORDYCE, J. A., GOMPERT, Z., NICE, C. C., & SANDERS, N. J. 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science*, 313 (5789), 966-968.
- DAYTON, P. K. 1972. Towards an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdoch Sound, Antarctica. in B. C. Parker, editor. *Proceedings of the colloquium on conservation problems in Antarctica*. Allen Press, Lawrence.
- DOYLE, JEFF, J. & JANE, L. DOYLE. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. No. RESEARCH.
- DUBOIS, K., WILLIAMS, S. L., & STACHOWICZ, J. J. 2021. Experimental Warming Enhances Effects of Eelgrass Genetic Diversity Via Temperature-Induced Niche Differentiation. *Estuaries and Coasts*, 44, 545-557.
- DUMAY, O., FERNANDEZ, C., & PERGENT, G. 2002. Primary production and vegetative cycle in *Posidonia oceanica* when in competition with the green algae *Caulerpa taxifolia* and *Caulerpa racemosa*. *Marine Biological Association of the United Kingdom. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 82(3), 379.
- EASTERLING, D. R., MEEHL, G. A., PARMESAN, C., CHANGNON, S. A., KARL, T. R. & MEARN, L. O. 2000. Climate extremes: observations, modelling, and Impacts. *Science*, 22:2068-2074.
- EHLERS, A., WORM, B., & REUSCH, T. B. 2008. Importance of genetic diversity in eelgrass *Zostera marina* for its resilience to global warming. *Marine Ecology Progress Series*, 355, 1-7.
- FRANKHAM, R. 2010. Where are we in conservation genetics and where do we need to go? *Conservation Genetics*, 11(2), 661-663.
- FRIDLEY, J. D., STACHOWICZ, J. J., NAEEM, S., SAX, D. F., SEABLOOM, E. W., SMITH, M. D., ... & HOLLE, B. V. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, 88(1), 3-17.

- FOURQUREAN, J. W., DUARTE, C. M., KENNEDY, H., MARBÀ, N., HOLMER, M., MATEO, M. A., ... & SERRANO, O. 2012. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature geoscience*, 5(7), 505-509.
- GARCÍA MUÑOZ, J. E., MANJÓN-CABEZA, M. E. & GARCÍA RASO, J. E. 2008. Decapod crustacean assemblages from littoral bottoms of the Alborán Sea (Spain, west Mediterranean Sea): spatial and temporal variability. *Scientia Marina*, 72 (3), 437-449.
- GARCÍA RASO, J. E. 1990. Study of a crustacea Decapoda taxocoenosis of *Posidonia oceanica* beds from the Southeast of Spain. *P.S.Z.N. I: Marine Ecology*, 11 (4), 309-326.
- GARCÍA RASO, J. E., MARTÍN, M. J., DÍAZ, V., COBOS, V. & MAJÓN-CABEZA, M. E. 2006. Diel and seasonal changes in the structure of a Decapod (Crustacea: Decapoda) community of *Cymodocea nodosa* from Southeastern Spain (West Mediterranean Sea). *Hydrobiologia* 557:59-68.
- HAMRICK, J. L., & GODT, M. W. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351(1345), 1291-1298.
- HARTL, D. L., CLARK, A. G., & CLARK, A. G. 1997. Principles of population genetics (Vol. 116). Sunderland, MA: Sinauer associates.
- HECTOR, A., SCHMID, B., BEIERKUHNEIN, C., CALDEIRA, M. C., DIEMER, M., DIMITRAKOPOULOS, P. G., ... & LAWTON, J. H. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286(5442), 1123-1127.
- HUGHES, A. R., & STACHOWICZ, J. J. 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(24), 8998-9002.
- HUGHES, A. R., & STACHOWICZ, J. J. 2009. Ecological impacts of genotypic diversity in the clonal seagrass *Zostera marina*. *Ecology*, 90(5), 1412-1419.
- IPCC, 2007. Climate Change 2007. The Physical Science Basis. Summary for Policymakers: 1-21.
- JOHNSON, M. T. J. AND A. A. AGRAWAL. 2005. Plant genotype and environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecology* 86:874-885
- JOHNSON, M. T., LAJEUNESSE, M. J., AGRAWAL, A. A. 2006. Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. *Ecology Letters* 9: 24-34
- LOREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P., BENGSSON, J., GRIME, J. P., HECTOR, A., HOOPER, D. U., HUSTON, M. A., RAFFAELLI, D., SCHMID, B., TILMAN, D., & WARDLE, D. A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543), 804-808.
- MÁÑEZ-CRESPO, J., TUYA, F., FERNÁNDEZ-TORQUEMADA, Y., ROYO, L., DEL PILAR-RUSO, Y., ESPINO, F., ... & TOMAS, F. 2020. Seagrass *Cymodocea nodosa* across biogeographical regions and times: Differences in abundance, meadow structure and sexual reproduction. *Marine Environmental Research*, 162, 105159.
- MARBÀ, N. & DUARTE, C. M. 2010. Mediterranean warming triggers seagrass (*Posidonia oceanica*) shoot mortality. *Global Change Biology* 16: 2366-2375
- MASCARÓ, O., OLIVA, S., PÉREZ, M., & ROMERO, J. 2009. Spatial variability in ecological attributes of the seagrass *Cymodocea nodosa*. *Botanica Marina*, 52(5), 429-438. <https://doi.org/10.1515/BOT.2009.055>
- MASSA, S. I., PAULINO, C. M., SERRÃO, E. A., DUARTE, C. M., & ARNAUD-HAOND, S. 2013. Entangled effects of allelic and clonal (genotypic) richness in the resistance and resilience of experimental populations of the seagrass *Zostera noltii* to diatom invasion. *BMC ecology*, 13(1), 1-12.
- MATEO RAMÍREZ, Á., & GARCÍA RASO, J. E. 2012. Temporal changes in the structure of the crustacean decapod assemblages associated with *Cymodocea nodosa* meadows from the Alboran Sea (Western Mediterranean Sea). *Marine Ecology*, 33(3), 302-316.
- MAYOT, N., BOUDOURESQUE, C. F., & LERICHE, A. 2005. Unexpected response of the seagrass *Posidonia oceanica* to a warm-water episode in the North Western Mediterranean Sea. *Comptes Rendus Biologies*, 328(3), 291-296.
- NEUHAUSER, C., ANDOW, D. A., HEIMPEL, G. E., MAY, G., SHAW, R. G., & WAGENIUS, S. 2003. Community genetics: expanding the synthesis of ecology and genetics. *Ecology*, 84(3), 545-558.
- OLESEN, B., ENRÍQUEZ, S., DUARTE, C. M., & SAND-JENSEN, K. 2002. Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 236, 89-97.
- ORTH, R. J., CARRUTHERS, T. J., DENNISON, W. C., DUARTE, C. M., FOURQUREAN, J. W., HECK, K. L., ... & WILLIAMS, S. L. 2006. A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience*, 56(12), 987-996.
- PAGÈS, J. F., SMITH, T. M., TOMAS, F., SANMARTI, N., BOADA, J., DE BARI, H., ... & ALCOVERRO, T. 2018. Contrasting effects of ocean warming on different components of plant-herbivore interactions. *Marine Pollution Bulletin*, 134, 55-65.
- PÉREZ, M., & ROMERO, J. 1992. Photosynthetic response to light and temperature of the seagrass *Cymodocea nodosa* and the prediction of its seasonality. *Aquatic Botany*, 43(1), 51-62.
- PROCACCINI, G., & PIAZZI, L. 2001. Genetic polymorphism and transplantation success in the Mediterranean sea-grass *Posidonia oceanica*. *Restoration Ecology*, 9(3), 332-338.

Praderas de *cymodocea nodosa* del PN Archipiélago de Cabrera: el papel de la diversidad genética en el funcionamiento del ecosistema y sus implicaciones para la conservación

- PROCACCINI, G., BEER, S., BJÖRK, M., OLSEN, J., MAZZUCA, S., & SANTOS, R. 2012. Seagrass ecophysiology meets ecological genomics: are we ready? *Marine Ecology*, 33(4), 522-527.
- RANIELLO, R., MOLLO, E., LORENTI, M., GAVAGNIN, M., & BUIA, M. C. 2007. Phytotoxic activity of caulerpenyne from the Mediterranean invasive variety of *Caulerpa racemosa*: a potential allelochemical. *Biological Invasions*, 9(4), 361-368.
- RASO, J. G., MARTÍN, M. J., DIAZ, V., COBOS, V., & MANJON-CABEZA, M. E. 2006. Diel and seasonal changes in the structure of a Decapod (Crustacea: Decapoda) community of *Cymodocea nodosa* from Southeastern Spain (West Mediterranean Sea). In *Issues of Decapod Crustacean Biology* (pp. 59-68). Springer, Dordrecht.
- REUSCH, T. B., EHLERS, A., HÄMMERLI, A., & WORM, B. 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(8), 2826-2831.
- REYNOLDS, H. L., & D'ANTONIO, C. 1996. The ecological significance of plasticity in root weight ratio in response to nitrogen: Opinion. *Plant and Soil*, 185(1), 75-97. <https://doi.org/10.1007/BF02257566>
- REYNOLDS, L. K., MCGLATHERY, K. J., AND WAYCOTT, M. 2012. Genetic diversity enhances restoration success by augmenting ecosystem services. *PLoS One* 7, e38397–e38397.
- REYNOLDS, L. K., DUBOIS, K., ABBOTT, J. M., WILLIAMS, S. L., & STACHOWICZ, J. J. 2016. Response of a habitat-forming marine plant to a simulated warming event is delayed, genotype specific, and varies with phenology. *PLoS One*, 11(6), e0154532.
- RUSO, G. F., FRESI, E., & VINCI, D. 1983: Distribution and diel variations of Mollusk syntaxon in a *Posidonia oceanica* (L.) DELILE meadow. *Rapp. Comm. int. Mer Medit.*, 28 (3), 139-140.
- SAVVA, I., BENNETT, S., ROCA, G., JORDÀ, G., & MARBÀ, N. 2018. Thermal tolerance of Mediterranean marine macrophytes: Vulnerability to global warming. *Ecology and evolution*, 8(23), 12032-12043.
- SCHÄR, C., VIDALE, P. L., LÜTHI, D., FREI, C., HÄBERLI, C., LINIGER, M. A., & APPENZELLER, C. 2004. The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, 427(6972), 332-336.
- SEEBENS, H., GASTNER, M. T., BLASIUS, B., & COURCHAMP, F. 2013. The risk of marine bioinvasion caused by global shipping. *Ecology letters*, 16(6), 782-790.
- STACHOWICZ, J. J., FRIED, H., OSMAN, R. W., & WHITLATCH, R. B. 2002. Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology*, 83(9), 2575-2590.
- THOMSEN, M. S. 2010. Experimental evidence for positive effects of invasive seaweed on native invertebrates via habitat-formation in a seagrass bed. *Aquatic Invasions*, 5(4), 341-346.
- TILMAN, D., & DOWNING, J. A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367(6461), 363-365.
- TOMAS, F., CEBRIAN, E. & BALLESTEROS, E. 2011. Differential herbivory of invasive algae by native fish in the Mediterranean Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 92(1): 27-34
- VARGAS-YÁÑEZ, M. & SALAT, J. 2007. Cambio climático en el Mediterráneo español.
- VERMAAT, J. E., ROLLON, R. N., LACAP, C. D. A., BILLOT, C., ALBERTO, F., NACORDA, H. M., ... & TERRADOS, J. 2004. Meadow fragmentation and reproductive output of the SE Asian seagrass *Enhalus acoroides*. *Journal of Sea Research*, 52(4), 321-328.
- VITOUSEK, P. M., MOONEY, H. A., LUBCHENCO, J., & MELILLO, J. M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499.
- VIVÓ-PONS, A., ALÓS, J., & TOMAS, F. 2020. Invasion by an ecosystem engineer shifts the abundance and distribution of fish but does not decrease diversity. *Marine Pollution Bulletin*, 160, 111586.
- WAYCOTT, M., DUARTE, C. M., CARRUTHERS, T. J., ORTH, R. J., DENNISON, W. C., OLYARNIK, S., ... & WILLIAMS, S. L. 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the national academy of sciences*, 106(30), 12377-12381.
- WHITHAM, T. G., YOUNG, W. P., MARTINSEN, G. D., GEHRING, C. A., SCHWEITZER, J. A., SHUSTER, S. M., ... & Kuske, C. R. 2003. Community and ecosystem genetics: a consequence of the extended phenotype. *Ecology*, 84(3), 559-573.