



**UNIVERSITÀ POLITECNICA DELLE MARCHE  
DIPARTIMENTO DI SCIENZE DELLA VITA E DELL'AMBIENTE**

**Corso di Laurea Magistrale in Biologia Marina**

**BIO-RIMODELLAMENTO DELLA COSTA ROCCIOSA  
INTERTIDALE: RUOLO DELL'INTERAZIONE TRA  
MICROFITOBENTOS E GASTEROPODI**

**BIO-REMODELLING OF INTERTIDAL ROCKY SHORES:  
ROLE OF THE INTERACTION BETWEEN  
MICROPHYTOBENTHOS AND GASTROPODS**

**Tesi di Laurea Magistrale di:**

Clarissa Nigiotti

**Relatore:**

Prof.ssa Cinzia Corinaldesi

**Correlatori:**

Prof.ssa Elena Maggi

Prof. Iacopo Bertocci

Sessione Estiva

**Anno Accademico 2021/2022**

## INDICE

RIASSUNTO	4
1. INTRODUZIONE	7
1.1 L'ambiente di costa rocciosa	7
1.2 Bioerosione e bioprotezione	10
1.3 Indagini sul bio-rimodellamento	16
1.4 Il biofilm	20
1.5 Obiettivi	25
2. MATERIALI E METODI	27
2.1 Sito di studio	27
2.2 Disegno di campionamento	29
2.3 Stima della biomassa del microfitobentos	31
2.4 Stima della durezza della roccia	34
2.5 Stima della densità delle littorine	38
2.6 Analisi dei dati	38

3. RISULTATI	40
3.1 Tempo iniziale	40
3.2 Tempo finale: Ripetizione 1	43
3.2.1 Sito 1	43
3.2.2 Sito 2	46
3.3 Tempo finale: Ripetizione 2	49
3.3.1 Sito 1	49
3.3.2 Sito 2	52
3.4 Variabili metereologiche	56
4. DISCUSSIONE	59
5. BIBLIOGRAFIA	67

## RIASSUNTO

La bioerosione e la bioprotezione sono processi esercitati dal biota marino che colonizza gli ambienti di costa rocciosa. Come rappresentante fondamentale degli ecosistemi costieri, il biofilm è ampiamente distribuito su qualsiasi tipo di substrato, assumendo un ruolo rilevante nella modificazione della morfologia costiera. Ricerche precedenti suggeriscono che la comunità di microrganismi epilittici/endolittici che colonizza la zona di battigia possa contribuire ai processi erosivi esercitati dagli agenti atmosferici e marini. Al contempo, creando una pellicola di rivestimento sulla superficie rocciosa, si presume che il biofilm possa compiere anche un'azione protettiva sulla roccia, rallentandone il processo di deterioramento. Il ruolo del biofilm epilittico/endolittico come bio-rimodellatore delle coste rocciose, soprattutto in Mediterraneo, non è ancora stato chiarito, in particolare in interazione con l'azione dei pascolatori.

Il presente lavoro espone i risultati ottenuti da un esperimento manipolativo di esclusione del gasteropode littorinide *Melaraphe neritoides*, pascolatore di biofilm, ripetuto in due diversi periodi dell'anno. Il contributo del biofilm e dell'attività di pascolamento alla bioerosione e alla bioprotezione sono stati testati attraverso la misurazione della durezza della roccia, sia a livello superficiale che sub-superficiale, utilizzando, rispettivamente, due durometri:

Equotip Piccolo e martello di Schmidt. I risultati suggeriscono un potenziale ruolo bioprotettivo dell'EMPB (dal termine anglosassone *epilithic microphytobenthos*) sulla durezza superficiale della roccia, nonché un potenziale ruolo dell'azione di pascolo delle littorine, sia sulla durezza superficiale che sub-superficiale della roccia. È evidente, tuttavia, una variabilità temporale e spaziale di tali effetti tra i siti di studio, oltreché nell'abbondanza del microfitobentos epilitico sulla costa di Calafuria, legata verosimilmente ad effetti variabili e potenzialmente interattivi dell'attività di pascolo e delle condizioni meteo-marine.

I risultati della presente tesi sono rilevanti nel contesto delle numerose minacce insistenti su varie coste mondiali, dall'incremento di fenomeni erosivi, all'innalzamento del livello del mare, alla maggiore incidenza di tempeste, associate ai cambiamenti climatici e alle attività antropiche. Queste attività sono responsabili di profonde alterazioni dell'ambiente naturale, della composizione delle comunità e del funzionamento di interi ecosistemi, prevedibilmente tanto più gravi quanto maggiore sia il loro impatto su organismi, quali quelli del presente studio, normalmente ritenuti poco carismatici, ma capaci di giocare un ruolo chiave nei naturali processi bioerosivi e bioprotettivi.

Questo lavoro mette, infine, in rilievo l'importanza dell'impiego di strategie e studi multidisciplinari che consentano di combinare approcci biologici ed ecologici con quelli geomorfologici come strumento essenziale per la conoscenza di sistemi naturali complessi e per il miglioramento dell'efficacia di eventuali piani di gestione della biodiversità e degli ambienti naturali e di protezione degli ambienti costieri.

## Capitolo primo

### INTRODUZIONE

#### *1.1 L'ambiente di costa rocciosa*

La costa disegna una linea di confine tra l'ambiente terrestre e l'ambiente marino, offrendo un paesaggio continuamente modellato dall'azione del mare, dei venti e di altri fattori abiotici e biotici.

Le coste rocciose, in particolare, sono ambienti altamente erosivi e dinamici, soggetti a fenomeni responsabili della rimozione di porzioni di substrato roccioso, contribuendo così al suo modellamento in svariate forme: ripide scarpate con pareti verticali, sporgenze di roccia e piattaforme dalla superficie orizzontale o leggermente inclinata verso il mare (Kennedy *et al.*, 2014).

Tali fenomeni sono provocati da tutti quegli elementi, quali acqua, ghiaccio e vento, che agiscono sulla superficie terrestre sotto forma di agenti esogeni sub-aerei e marini (Stephenson *et al.*, 2013; Kennedy *et al.*, 2014). I processi fisici e chimici che ne derivano operano in maniera simultanea o in successione e si influenzano vicendevolmente (Naylor *et al.*, 2012). In particolare, vento e precipitazioni esercitano un'azione meccanica di degradazione del substrato roccioso, rendendolo ulteriormente suscettibile all'erosione da parte degli agenti marini (Kennedy *et al.*, 2014).

I mari e gli oceani sono in costante movimento per effetto delle onde, delle correnti e delle maree e contribuiscono a modificare la forma e la struttura della linea di costa, determinando piccoli cambiamenti talvolta difficilmente quantificabili, poiché impercettibili in relazione ai tempi della vita umana (Trenhaile, 2002).

Il livello del mare, l'escursione di marea e i processi onda-vento sono in grado di alterare la roccia anche direttamente, provocandone la rottura fisica in piccoli frammenti (Kennedy *et al.*, 2014). I frammenti separati vengono trasportati dalle onde e rigettati con forza contro la scogliera, un processo che sul lungo periodo riesce a scavare solchi profondi sulle falesie, fino a provocare il distacco di interi blocchi rocciosi e a favorire l'arretramento della linea di costa. Ciò dipende fortemente dalla capacità dell'acqua di mare di penetrare nelle fratture, riuscendo ad aprire nuovi varchi e ad allargare i preesistenti, anche per effetto del sale marino. Infatti, quando l'acqua evapora per l'aumento della temperatura, il sale disciolto precipita sotto forma di cristalli, che, aumentando di volume, generano una spinta che provoca la rottura aloclastica della roccia (Davison, 1986; Cardell *et al.*, 2003; Trenhaile, 2011; Mottershead, 2013).

Altri fattori, quali temperatura, umidità ed essiccamento sono in grado di determinare profonde alterazioni (Kennedy *et al.*, 2014). Le escursioni termiche, così come le variazioni di pressione, possono alterare la roccia fino a



provocarne sfaldature e laminazioni, dovute a ripetuti eventi di espansione e contrazione (ad esempio, Hasley *et al.*, 1998; Gomez-Hares *et al.*, 2006).

L'aumento di pressione si verifica anche nel processo di gelivazione, che consiste nel congelamento dell'acqua all'interno delle fratture, facilitando la frantumazione del corpo roccioso. Questo fenomeno assume grande rilevanza durante il ciclo gelo-disgelo, che può manifestarsi anche quotidianamente in base alla latitudine. Il ghiaccio, mediante un'azione di esarazione, riesce a provocare il distacco e il trasporto di grandi masse rocciose (Cruslock *et al.*, 2010).

La rilevanza dei fattori climatici e dei movimenti marini varia notevolmente in funzione delle caratteristiche del substrato e dell'angolo di inclinazione (Trenhaile, 2002), e dipende dalla composizione chimica e dalle proprietà fisiche della roccia (Naylor *et al.*, 2012).

Altrettanto determinante nei processi di erosione è il ruolo del biota marino, che colonizza l'intertidale e il sopralitorale roccioso (Spencer, 1992; Radtke *et al.*, 1997; Viles, 1988; Kazmere & Tabarosi, 2012; Naylor *et al.*, 2012). La zona di battigia della costa rocciosa offre un substrato duro su cui riescono ad insediarsi organismi marini che hanno sviluppato una serie di adattamenti atti a fronteggiare gli innumerevoli fattori di stress che caratterizzano questo tipo di ambiente.

L'intertidale roccioso, in particolare, corrisponde al tratto di costa compreso tra il più alto e il più basso livello di marea, dove si assiste ad una transizione da un ambiente completamente terrestre ad uno completamente marino. Questa zona è caratterizzata da eventi di stress meccanico, forti variazioni di temperatura, periodica essiccazione, diminuzione della concentrazione di O<sub>2</sub> e ridotta opportunità di alimentazione per alcuni organismi (Danovaro, 2019).

### ***1.2 Bioerosione e bioprotezione***

Il contributo biologico al tasso di erosione e allo sviluppo della morfologia costiera, specialmente nella zona di battigia, non deve essere trascurato. Alcuni organismi sono in grado di modificare le caratteristiche geomorfologiche dello strato superficiale della roccia attraverso la bioerosione (Naylor *et al.*, 2012), che consiste nella rimozione di materiale minerale o litico da substrati duri da parte di agenti biologici (Neumann, 1966). Si tratta di uno specifico processo biogeomorfo, in cui si verifica un'interazione tra organismi e sistemi geologici (Butler, 1995).

Anche il fenomeno di contrasto alla bioerosione, definito bioprotezione, fa parte dell'insieme dei processi biotici e abiotici che interagiscono nel modificare la morfologia delle coste rocciose. Viene utilizzato il termine "bio-

rimodellamento” per descrivere l’azione operata dal biota marino nei processi di bioerosione, bioprotezione e biocostruzione (Pappalardo *et al.*, 2016).

Quando si parla di biocostruzioni, ci si riferisce alle formazioni di origine biogenica, che derivano dalla deposizione di scheletri di carbonato di calcio da parte di animali e alghe, i cui resti permangono anche dopo la morte. Naylor e colleghi (2002) definiscono tali strutture come depositi di sedimenti e accrescimenti di natura organica, che possono svilupparsi secondo diverse modalità: possono essere costituiti dagli scheletri duri di organismi marini, da materiale particolato fissato chimicamente da insiemi organismi, come il biofilm, oppure da materiale inorganico cementificato dagli organismi stessi (Naylor *et al.*, 2002).

Il fenomeno della bioerosione delle coste rocciose è meno studiato rispetto ai processi bioerosivi che si verificano nell’ambito delle biocostruzioni (Spencer, 1988; Tribollet, 2008), nonostante la notevole rilevanza di tale meccanismo a livello ecosistemico. Oltre al compimento di importanti funzioni ecologiche, i bioerosori contribuiscono all’azione degli agenti atmosferici descritti nel precedente paragrafo, partecipando a fenomeni erosivi che si estendono su larga scala (Naylor *et al.*, 2012).

Una scarsa attenzione è stata data al ruolo potenziale dei bioerosori nel facilitare altri processi di alterazione, nonché agli impatti della bioerosione

sulla diversità delle coste rocciose (Naylor, 2001; ma v. anche Coombes *et al.*, 2009 e Moschella *et al.*, 2005 per eccezioni).

L'alterazione fisica provocata dagli organismi a livello della superficie rocciosa comporta modificazioni dell'eterogeneità del substrato che si traducono in un aumento della complessità dell'habitat (Pinn *et al.*, 2008). La maggiore complessità topografica derivante dall'azione bioerosiva su microscala ha conseguenze su modalità e tempi di asciugatura della roccia affiorante quando il livello del mare si abbassa, condizionando la distribuzione e la diversità degli organismi in risposta a potenziali eventi di stress da calore o essiccamento, in cui essi possono incorrere durante periodi prolungati di emersione (Coombes, 2011a).

Gli organismi responsabili dei processi bioerosivi si distinguono principalmente in tre categorie: micro-foratori (cianobatteri, alghe e funghi), macro-foratori endolitici, e pascolatori o brucatori, che asportano il biofilm algale, rimuovendo anche porzioni di materiale litico. L'azione erosiva di perforatori e pascolatori produce effetti diretti su piccola scala (da micron a centimetri) (Naylor *et al.*, 2012), ma poiché questi organismi si distribuiscono spazialmente in maniera non uniforme, l'intensità del pascolo si presenta con una variabilità dipendente dalla disponibilità di cibo e di nutrienti, dalla stagionalità, dalla densità e dalle dimensioni delle specie (Underwood, 1976;

Lubchenco & Cubitt, 1980; Thompson *et al.*, 1997; Wahl & Hoppe, 2002); ciò ha implicazioni anche sulla porzione di roccia interessata dal processo erosivo (Johnson *et al.*, 2008).

I micro-foratori attaccano chimicamente e meccanicamente la superficie rocciosa, mettendo in atto processi di biocorrosione e di bioabrasione, che causano la formazione di spazi vuoti e la riduzione del volume della massa rocciosa, con conseguenze sulla forza di resistenza (Naylor *et al.*, 2012).

Coombes e colleghi (2011) definiscono la superficie alterata da fenomeni erosivi “zona modificata”, su cui continuano ripetutamente ad operare agenti atmosferici, marini e biotici, che interagiscono tra loro (Naylor *et al.*, 2012).

Si ritiene che processi differenti assumano importanza diversa a seconda del livello sulla costa, in quanto il biota marino opera necessariamente ad un'altezza inferiore e in condizioni di maggiore umidità rispetto ad alcuni processi chimici e fisici, che diventano maggiormente rilevanti nelle zone più alte e più asciutte, dove la roccia è soggetta a maggiori variazioni di temperatura dovute all'alternanza di periodiche bagnature ed essiccazioni (Gomez-Pujol & Fornos, 2009). In tali circostanze, diventa necessario un approfondimento sul ruolo del biota marino nel processo erosivo, anche ad altezze maggiori rispetto al livello del mare (Naylor *et al.*, 2012).

Come anticipato, gli organismi marini influenzano la geomorfologia costiera non soltanto attraverso processi bioerosivi. Alcune specie possono infatti limitare la degradazione rocciosa mediante bioprotezione (Naylor *et al.*, 2012; Coombes *et al.*, 2013), moderando gli effetti degli agenti esogeni abiotici (ad esempio Trudgill, 1987, 1988; Viles, 1995; Coombes *et al.*, 2011, 2013). In altre parole, gli organismi bioprotettori hanno la facoltà di limitare l'erosione, anziché favorirla (Naylor *et al.*, 2012).

In particolare, l'incisività dei processi meccanici, chimici e biologici è strettamente legata alla temperatura, che provoca riscaldamento e raffreddamento, e all'umidità, dipendente da umettazione ed essiccazione (Sumner & Loubser, 2008; Angeli *et al.*, 2010; Coombes *et al.*, 2013). Questi fattori possono essere condizionati dalla componente biotica. Ad esempio, Stephenson & Kirk (2000) hanno riconosciuto il ruolo dell'ombreggiatura delle fronde algali nel ridurre le escursioni termiche. Pare evidente, infatti, come il microclima differisca notevolmente sulle superfici rocciose nude, rispetto a quelle colonizzate dalle macroalghe (Coombes *et al.*, 2013).

Gli organismi bioprotettori includono sia specie di grandi dimensioni spesso responsabili della formazione di interi ecosistemi, come mangrovieti e praterie, sia la componente microscopica del biota, come biofilm e licheni, in grado di ridurre processi di degradazione meccanica della roccia dovuti all'azione delle

onde o alle variazioni di temperatura (Naylor *et al.*, 2002). La presenza di microrganismi può ad esempio modificare l'albedo (radiazione solare incidente, riflessa in tutte le direzioni) e influenzare assorbimento ed evaporazione dell'acqua, che può penetrare o ristagnare nelle rugosità superficiali create da processi bioerosivi su microscala (Coombes 2011b; Coombes & Naylor, 2012);

Si ritiene che la mitigazione del microclima ad opera di organismi bioprotettori assuma un'importanza minore dove predominano le forze del moto ondoso (Coombes *et al.*, 2013). Nei casi in cui si verificano eventi di forte disturbo fisico da parte di agenti sub-aerei o marini, infatti, il biota tende ad essere spazzato via, lasciando le superfici nuovamente esposte (Gaylord *et al.*, 2008). Tuttavia, in altri casi il biota contribuisce alla dissipazione dell'energia del moto ondoso (Mendez & Losada, 2004, Mangi *et al.*, 2011). Ne costituiscono un chiaro esempio le praterie di fanerogame, che contribuiscono inoltre alla formazione di habitat caratterizzati da elevati livelli di biodiversità (Naylor *et al.*, 2002).

La bioprotezione è da considerarsi quindi un servizio ecosistemico a tutti gli effetti (Coombes *et al.*, 2013), che richiede indagini approfondite per le importanti implicazioni riscontrabili a livello ecologico e geomorfologico. Ciò evidenzia la necessità di ottenere dati quantitativi sulle interazioni tra i vari

elementi che partecipano ai processi erosivi e bioprotettivi (Coombes *et al.*, 2013; Pappalardo *et al.*, 2016).

### ***1.3 Indagini sul biorimodellamento***

Per valutare il ruolo dell'epibiota nei processi di bioprotezione e di biodegradazione della roccia in aree costiere, sono stati realizzati alcuni studi a partire dagli anni '50 (per la storia delle ricerche si veda Gomez-Pujol *et al.* 2007; Pappalardo *et al.*, 2006).

Non essendo ben chiaro il meccanismo attraverso cui le macroalghe marine possano causare il deterioramento dei substrati rocciosi, è stata posta l'attenzione sugli effetti di alcune specie di alghe appartenenti agli ordini delle Fucales e Corallinales, che, per insediare il tallo nei substrati granitici e calcarei, sfruttano le caratteristiche fisiche dei minerali e facilitano la disgregazione della roccia. La penetrazione delle strutture di adesione all'interno dei piani di scissione dei minerali e delle microfratture favorisce fenomeni bioerosivi (Morrison *et al.*, 2009), facilitati dalla produzione di acidi organici, che causano la decomposizione chimica dei minerali (Griffin *et al.*, 2009).

Al contempo, negli ambienti intertidali le macroalghe agiscono come bioprotettori attraverso la regolazione del microclima, poiché, limitando le



fluttuazioni di temperatura e umidità, riducono il tasso di deterioramento della roccia (Coombes *et al.*, 2013).

Oltre alle macroalghe, i macroinvertebrati pascolatori sono tra i principali protagonisti dell'erosione delle coste calcaree (Trudgill *et al.*, 1987), sebbene relativamente pochi studi siano stati condotti per indagare e quantificare il loro effettivo contributo (McLean, 1967; Toruski, 1979; Trudgill, 1988, Andrews & Williams, 2000). Mentre si nutrono di biofilm algale, raschiando con la radula la superficie rocciosa, i brucatori rimuovono meccanicamente non soltanto i microrganismi, ma anche frammenti di roccia, che vengono successivamente espulsi insieme al materiale fecale (Andrews & Williams, 2000, Donn & Boardman, 1988; Peyrot-Clausade & Brunel, 1990; Toruski, 1979). Studi condotti su molluschi del genere *Monodonta* hanno consentito di approfondire l'indagine sul materiale fecale prodotto da questi animali, con lo scopo di stabilire i tempi di transito dei frammenti di roccia attraverso l'intestino del gasteropode e l'applicabilità di questi dati al calcolo di una stima più precisa della bioerosione (Vidal *et al.*, 2013)

Anche altri molluschi come le patelle contribuiscono alla degradazione del substrato roccioso, servendosi anch'essi della radula durante l'attività di pascolo (Andrews & Williams, 2000; Fornos *et al.*, 2006). Lo stesso vale per altri gasteropodi erbivori come le littorine, che favoriscono l'usura delle

piattaforme utilizzando la stessa strategia alimentare (Fornos *et al.*, 2006). I dati raccolti sulle misure del peso secco del materiale fecale delle littorine (Ginsburg, 1953) hanno consentito di ottenere stime giornaliere sul tasso di erosione (da 0,2 a 2,4 g/anno a individuo per le specie di medie dimensioni), dipendente non soltanto dalle dimensioni dell'animale, ma anche dalla litologia e dalla capacità di penetrazione delle alghe nella roccia (Lowenstam, 1962; McLean, 1967). Durante l'attività di pascolo, oltre a raschiare la superficie del substrato, i gasteropodi talvolta riescono a rimuovere anche le alghe incorporate all'interno della roccia. Le rocce di natura calcarea, infatti, sono spesso perforate da alghe filamentose, che non si limitano a ricoprirne lo strato superficiale, ma penetrano in profondità (Lowestam, 1962). In effetti, microalghe, funghi, batteri e licheni sono organismi parzialmente endolitici, in grado di corrodere la roccia attraverso processi biochimici (Jones, 1989; Viles, 1987; Pohl & Schenider, 2002).

Il duplice ruolo di alcuni organismi bio-rimodellatori è stato approfondito da Pappalardo e colleghi (2018) con uno studio sugli ctamali (*Chthamalus* spp.), crostacei cirripedi sessili che formano una barriera protettiva sulla superficie rocciosa e alterano la temperatura e i livelli di umidità della porzione sub-superficiale (Coombes & Naylor, 2012; Coombes *et al.*, 2017). I risultati ottenuti hanno confermato il ruolo bioprotettivo di *Chthamalus* sulla roccia a

livello sub-superficiale e dimostrato il suo ruolo bioerosivo a livello superficiale. Il rilascio di CO<sub>2</sub> nell'acqua come prodotto della respirazione potrebbe, infatti, favorire la dissoluzione del CaCO<sub>3</sub> presente nello strato superficiale della roccia (Pappalardo *et al.*, 2018). Gli ctamali, inoltre, stabiliscono interazioni sia positive che negative con altri potenziali bio-remodellatori come gasteropodi o biofilm (Maggi *et al.*, 2015), che a loro volta potrebbero influenzarne l'azione sulla roccia, originando una complessità di interazioni tra elementi abiotici e biotici altamente variabili nello spazio e nel tempo (Pappalardo *et al.*, 2018).

Anche i licheni sono in grado di adempiere una simile funzione ambivalente, da un lato compiendo un'azione meccanica di rottura della roccia (Moses & Smith 1993) e un'azione chimica, attraverso escrezione di acidi organici (Chen *et al.*, 2000) e produzione di CO<sub>2</sub> respiratoria (Gomez-Pujol *et al.*, 2007), dall'altro lato riuscendo a trattenere l'umidità e a ridurre lo stress termico sulle superfici calcaree (Carter & Viles 2003, 2004).

Yuan e colleghi (2019) hanno invece indagato il ruolo del biofilm epilittico ed endolitico nel provocare cambiamenti sul substrato roccioso arenarico delle piattaforme costiere nel sopralitorale di Marengo in Australia, attraverso esperimenti di simulazione microclimatica. Dall'aumento dei cicli di espansione e contrazione della roccia in presenza di biofilm, si deduce che esso

contribuisca alla degradazione della porzione superficiale della roccia e acceleri il tasso di erosione (Yuan *et al.*, 2019).

#### ***1.4 Il Biofilm***

I microrganismi che abitano gli ambienti acquatici presentano due diverse modalità di comportamento: possono essere planctonici e vivere sospesi nella colonna d'acqua, oppure possono aderire alle più disparate tipologie di substrato (Grossart, 2010), formando particolari strutture tridimensionali denominate biofilm (Nagarkar & Williams, 1997). I biofilm sono quindi comunità microbiche, variabili in termini di composizione e abbondanza, i cui membri coesistono all'interno di una matrice polimerica extracellulare (EPS: *Extracellular Polymeric Substance*) autosecreta (Pappalardo *et al.*, 2016) e capace di mediare l'adesione tra le cellule e la superficie.

Nell'ambiente marino intertidale il biofilm epilitico è in grado di alterare fisicamente e chimicamente il substrato, modulando il reclutamento di altri batteri, diatomee, funghi e spore (Whal *et al.*, 2012). Oltre a favorire l'adesione di nuovi propaguli, facilita l'insediamento delle larve di molti invertebrati (Rodriguez *et al.*, 1993), che a loro volta possono influenzarne positivamente la biomassa mediante meccanismi di facilitazione (Skov *et al.*, 2010; Maggi *et al.*, 2015), e fornisce cibo a pascolatori, come gasteropodi e anfipodi

(Underwood, 1978; Christofolletti *et al.*, 2011, Sanz-Lazaro *et al.*, 2015), costituendo la base energetica della rete alimentare bentonica (Nagarkar & Williams, 1997).

Nonostante rivesta un ruolo ecologico fondamentale, la diversità batterica di tali comunità epilitiche è stata poco studiata (Nagarkar & Williams, 1999; Ortega-Morales *et al.*, 2005; LaScala-Gruenewald *et al.*, 2016), spesso a causa delle difficoltà riscontrate nelle tecniche di campionamento (Underwood, 1984; MacLulich, 1987; Hill & Hawkins, 1990, 1991; Thompson *et al.*, 1996).

Come rappresentante fondamentale degli ecosistemi costieri, il biofilm è ampiamente distribuito su qualsiasi tipo di substrato, comprese superfici di natura antropica (Pappalardo *et al.*, 2016), ma può svilupparsi anche all'interno di esso, come nel caso delle alghe endolitiche, che occupano spazi all'interno della roccia (Goiubic, 1969).

La componente autotrofa del biofilm epilitico, il microfitobentos epilitico (EMPB, dal termine anglosassone *epilithic microphytobenthos*), si sviluppa sulle coste rocciose di tutto il mondo e comprende organismi fotosintetici come cianobatteri e diatomee, ma anche spore e propaguli di macroalghe (Hill & Hawkins, 1991).

I polimeri prodotti dalle microalghe favoriscono lo sviluppo di aggregati cellulari, consentendo di ridurre il rischio di essiccamento per la comunità

microbica, aumentando la capacità di ritenzione dei nutrienti e migliorando la protezione dai raggi UV (Potts, 1999). Si ritiene, infatti, che cianobatteri e diatomee, secernendo polisaccaridi extracellulari (EPS) (Underwood *et al.*, 1995, Smith & Underwood 1998, Potts 1999), possano facilitare i propri movimenti, anche nei primi millimetri della superficie rocciosa, in modo tale da garantire potenzialmente alle cellule stesse una maggiore protezione dall'irraggiamento solare (Maggi *et al.*, 2017) o da un'elevata pressione predatoria.

Negli ambienti intertidali il biofilm riveste importanti funzioni. I principali produttori primari delle coste rocciose, oltre alle macroalghe, sono infatti i cianobatteri, fondamentali anche nell'ambito dei cicli biogeochimici dei nutrienti, insieme agli organismi eterotrofi (Thompson *et al.*, 2000; Magalhaes *et al.*, 2007). Il biofilm autotrofo assume infatti una valenza cruciale nell'ambito della rete trofica, in quanto costituisce la più grande frazione di biomassa fotosintetica consumata direttamente in ambiente di costa rocciosa e soggetta, quindi, alle variazioni della pressione dei consumatori (Thompson *et al.*, 2000).

La variabilità spatio-temporale nella distribuzione e nell'abbondanza del microfitobentos dipende da un'interazione tra diversi fattori: condizioni ambientali (luce, temperatura, nutrienti), topografia del substrato e pascolo

(Maggi *et al.*, 2017). I fattori ambientali e soprattutto i forti eventi di stress, che caratterizzano gli ambienti intertidali e sopralitorali, influenzano notevolmente la biomassa dell'EMPB (Denny *et al.*, 2003, Helmuth *et al.*, 2006; Larson & Sundbäck, 2012). Alcuni studi hanno invece dimostrato che i cirripedi possono fornire un habitat secondario, adatto alla crescita del biofilm, e migliorare le condizioni abiotiche per lo sviluppo di tali microrganismi (Thompson *et al.*, 1996; Maggi *et al.*, 2015).

Uno dei fattori principali nel determinare la distribuzione dell'EMPB è l'azione dei pascolatori (Thompson *et al.*, 2004), la cui attività di foraggiamento può provocare effetti positivi o negativi in termini di biomassa. Alcuni studi hanno, infatti, rilevato un aumento della crescita a breve termine dell'EMPB in conseguenza dell'esclusione delle littorine (Stafford & Davies 2005), sebbene il risultato ottenuto si sia mostrato notevolmente variabile una volta che la stessa biomassa è stata monitorata per lunghi periodi (Skov *et al.*, 2010). Ciò è stato spiegato con il fatto che il pascolo delle littorine, promuovendo la rimozione di detriti e cellule morte, favorisce la penetrazione della luce e l'accessibilità ai nutrienti, facendo sì che l'effetto positivo iniziale dato dall'esclusione tenda a diventare negativo nel tempo (Dal Bello *et al.*, 2015).

La variabilità stagionale del microfitobentos osservata nelle diverse regioni del mondo (Australia, Underwood, 1984; Nord-America, Castenholz, 1961;

Giappone, Fuji *et al.*, 1991; Regno Unito, Jenkins *et al.*, 2001) potrebbe essere legata alla diversa intensità del pascolo delle littorine nei differenti periodi dell'anno. Le littorine si mostrano più attive in condizioni di maggiore umidità (Bates & Hicks 2005), come in presenza di pioggia o mareggiate. Essendo l'escursione di marea molto limitata in Mediterraneo (Benedetti-Cecchi *et al.*, 2006; Dal Bello *et al.*, 2017), durante la stagione calda esse tendono a concentrarsi all'interno di anfratti, incidendo così sull'eterogeneità su piccola scala della biomassa del biofilm di cui si nutrono (Hawkins & Hartnoll, 1983; Stattford & Davies, 2005).

Le condizioni climatiche, come variazioni di temperatura, irraggiamento e raggi UV, possono indurre l'EMPB a compiere piccoli movimenti verticali per trovare riparo all'interno dei minuscoli fori creati da organismi perforatori, come gli stessi cianobatteri (Goiubic, 1969; Naylor *et al.*, 2012; Pappalardo *et al.*, 2016).

Il pascolo e l'azione dei micro-foratori operano in modo sinergico, fornendo un esempio della cosiddetta ingegneria allogenica degli ecosistemi (Coombes *et al.*, 2010; Coombes, 2011a): i cianobatteri costituiscono una fonte di cibo, indeboliscono il substrato e migliorano la capacità erosiva di alcune specie di pascolatori (Trudgill, 1988), mentre il pascolo facilita a sua volta la



penetrazione sub-superficiale dei cianobatteri, limitata dalla carenza di luce in assenza di brucatori (Schneider & Torunski, 1983).

Sono stati realizzati alcuni studi nel tentativo di quantificare l'impatto diretto esercitato dall'attività erosiva di cianobatteri endolitici/epilitici in condizioni controllate (Coombes, 2011a), ponendo l'attenzione sulla capacità di questi microrganismi di ridurre la forza di resistenza della porzione superficiale della roccia attraverso l'azione erosiva (Pappalardo *et al.*, 2016).

### ***1.5 Obiettivi***

La bioerosione e la bioprotezione sono state indagate in contesti marini e subaerei, soprattutto nel tentativo di fornire stime quantitative del contributo degli organismi alla modificazione della morfologia costiera ("bio-rimodellatori"), in confronto a quello fornito da altri agenti esogeni (Pappalardo *et al.*, 2016). Il ruolo del biofilm epilitico/endolitico come bio-rimodellatore degli ambienti costieri rocciosi, soprattutto in Mediterraneo, non è ancora stato chiarito, in particolare in interazione con l'azione dei pascolatori.

Il presente lavoro si propone di valutare il ruolo bioprotettivo e/o bioerosivo del microfitobentos epilitico che colonizza la porzione superiore della zona di battigia di costa rocciosa nel nord-ovest del Mediterraneo, in funzione

dell'attività di pascolo da parte del gasteropode *Melaraphe neritoides* (Linneo., 1758).

A tale scopo è stato realizzato un esperimento manipolativo di esclusione di *M. neritoides*, ripetuto in due diversi periodi dell'anno.

Il contributo del biofilm e dell'attività di pascolamento alla bioerosione e alla bioprotezione è stato determinato attraverso la misurazione della durezza della roccia, sia a livello superficiale che sub-superficiale.

Dato che qualsiasi tipo di rivestimento è in grado di favorire la resistenza della roccia e proteggerla dall'azione degli agenti atmosferici (Pappalardo *et al.*, 2018), è possibile presumere che la pellicola di biofilm che si sviluppa sulla superficie svolga un'azione bioprotettiva sulla roccia nel suo complesso. Al contempo, l'attività abrasiva svolta da questi microrganismi epilittici e/o parzialmente endolitici potrebbe però favorire l'erosione della roccia nello strato superficiale. Essendo l'abbondanza dei biofilm microbici controllata in parte dall'attività di pascolo (Thompson *et al.*, 2012), si è inoltre ipotizzato un aumento della biomassa dell'EMPB in risposta al trattamento di esclusione delle littorine, con conseguenze significative sulla durezza della roccia.

## Capitolo secondo

### MATERIALI E METODI

#### *2.1 Sito di studio*

Lo studio è stato condotto lungo un tratto di circa 1,5 km del litorale roccioso di Calafuria, nella zona nord-ovest del mar Mediterraneo a sud di Livorno, tra dicembre 2021 e maggio 2022.

La scogliera rocciosa è costituita da un'arenaria torbiditica silicoclastica, localmente nota come “arenaria di Calafuria” (Bracci *et al.*, 1984), una varietà di Macigno (Gandolfi & Paganelli, 1992) che rappresenta la formazione sommitale della Serie Toscana (Carmignani *et al.*, 2004). Questo litotipo è costituito prevalentemente da granuli arrotondati appartenenti alla classe granulometrica delle sabbie, a tratti intercalati da livelli scistosi o conglomeratici. Dal punto di vista mineralogico i granuli sono costituiti prevalentemente da quarzo, feldspato potassico e plagioclasio, mentre le miche e gli ossidi di ferro sono i più comuni minerali accessori. Il cemento carbonatico non eccede il 10% del totale (Falorni *et al.*, 2007).

La costa alta e rocciosa è modellata in rampe più o meno acclivi e piattaforme, principalmente a causa dello sfruttamento antropico dell'affioramento come cava di materiali da costruzione, che perdura da due millenni (Pappalardo *et*

*al.*, 2017; Dal Bello *et al.*, 2015). L'esperimento è stato condotto sulle estremità a mare di queste forme antropiche ormai rinaturalizzate.

Calafuria è esposta all'azione di forti venti, provenienti dai quadranti occidentali e dal quadrante sud-orientale, che provocano forti mareggiate con onde che possono raggiungere i 4,5 m di altezza, impattando sulla roccia con un potenziale di energia di circa 2,5 kW/m<sup>2</sup> (Pappalardo *et al.*, 2017; Vannucchi & Cappietti, 2016). Poche sono le specie che riescono a tollerare tali condizioni, tra cui colonie di cianobatteri appartenenti al genere *Rivularia* spp., che costituiscono i principali produttori primari, rappresentando il 50 % della comunità microbica presente. Tra le forme eterotrofe prevale invece il genere *Bacteroidetes* (Maggi *et al.*, 2017), principale fruitore di materia organica disciolta degli ambienti marini (Cottrell & Kirchman, 2000). Si distinguono inoltre organismi filtratori come i cirripedi, appartenenti al genere *Chthamalus*, e tra gli erbivori *M. neritoides* appartenente alla famiglia littorinidae. La littorina è il pascolatore più attivo della costa rocciosa in oggetto, in grado di generare con la sua attività di foraggiamento aree di substrato completamente prive di biofilm (Dal Bello *et al.*, 2015).

## ***2.2 Disegno di campionamento***

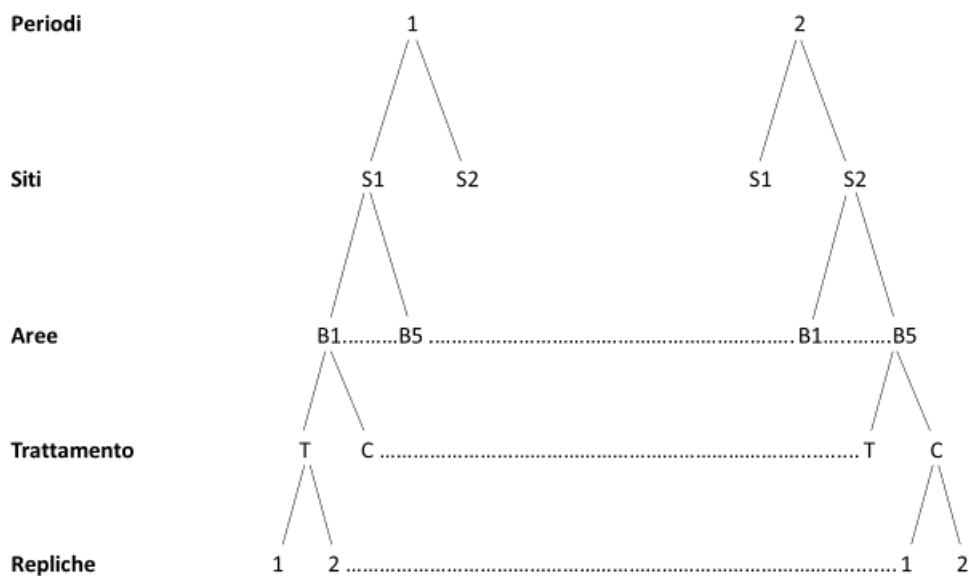
Per valutare l'eventuale effetto bioerosivo e/o bioprotettivo del biofilm sulla roccia arenarica, è stato condotto un esperimento manipolativo di esclusione di *M. neritoides*, nel corso del quale sono stati raccolti dati relativi all'abbondanza del biofilm sulla roccia e alla durezza della roccia stessa.

Per realizzare questo lavoro sono stati scelti tre siti (Scogli Piatti, 43°28'26"N 10°19'50"E; Sassoscritto, 43°27'54"N 10°20'39"E; Punta Pacchiano, 43°28'07"N 10°20'12"E), tratti di scogliera di circa 100 m di lunghezza, ad una distanza di circa 700 m l'uno dall'altro, che condividono lo stesso tipo di substrato e le stesse caratteristiche morfologiche. In ogni sito sono state marcate 5 aree rettangolari di dimensioni 100 x 40 cm all'interno del range di distribuzione delle littorine, in presenza di un substrato piuttosto omogeneo e prevalentemente orizzontale. All'interno di ogni area sono stati selezionati casualmente quattro plot (10 x 10 cm), allocati in modo casuale al trattamento di esclusione ed alla condizione di controllo naturale (due repliche ciascuno, v. Fig. 2). L'esclusione delle littorine nei trattamenti è stata realizzata mediante stesura di una colla naturale (Tree Tanglefoot) priva di pesticidi lungo il perimetro del quadrato (Maggi *et al.*, 2019).



**Fig.1** Fotografia di un'area sperimentale contenente due plot sottoposti a trattamento di esclusione delle litorine, mediante stesura lungo i bordi di colla naturale Tree Tanglefoot, e due plot di controllo naturale marcati agli angoli mediante piccole incisioni (indicate dalle frecce gialle) sulla roccia.

L'esperimento è stato ripetuto per due volte nell'arco temporale del periodo di studio, durante il quale sono stati scaricati e analizzati i dati relativi alle condizioni di temperatura, radiazione solare, precipitazioni, registrati dalla stazione meteorologica di Livorno della rete Lamma ([www.lamma.rete.toscana.it](http://www.lamma.rete.toscana.it)), e quelli relativi all'altezza massima dell'onda ([www.magicseaweed.it](http://www.magicseaweed.it)). Il primo esperimento è durato circa 6 settimane, mentre il secondo circa 10 settimane, a causa del minore tasso di crescita dell'EMPB durante il periodo della seconda ripetizione dell'esperimento.



**Fig.2** Disegno di campionamento per indagare l'effetto della biomassa del biofilm e del pascolo delle littrine sulla durezza della roccia.

### 2.3 Stima della biomassa del microfitobentos

La biomassa dell'EMPB è stata stimata *in situ* impiegando la tecnica del "remote sensing" (Murphy 2006 & Underwood, 2006; Murphy *et al.*, 2009), mediante l'uso della macchina fotografica digitale ADC (*Agricultural Digital Camera*) Tetracam. Si tratta di una fotocamera digitale che riesce a catturare lo spettro dalle lunghezze del verde (520 nm), fino all'infrarosso vicino (NIR, 920 nm) (Dal Bello *et al.*, 2015; Murphy *et al.*, 2009). La fotocamera, dotata di un unico sensore CMOS altamente integrato e di una maschera filtrante Bayer, è in grado di generare immagini multispettrali, composte quindi dalla sovrapposizione delle diverse bande dello spettro elettromagnetico.

Per acquisire le immagini CIR (colour-infrared imagery), ottenute con esposizione alla luce solare naturale, la fotocamera è stata montata su un treppiede e mantenuta perpendicolare ad una distanza di 60 cm dalla superficie rocciosa per mezzo di un distanziatore. A questa distanza sono state ottenute foto di dimensioni 52 x 35 cm e 2560 x 1920 pixel, con una risoluzione spaziale del pixel di 0,2 mm. Per ogni coppia di plot sono state scattate più fotografie, utilizzando diverse aperture del diaframma e diversi tempi di esposizione, in modo da ottenere il miglior risultato in base alle condizioni di luce naturale al momento dello scatto (Murphy *et al.*, 2009).

Il confronto fra le varie immagini, soggette alla variabilità della luce incidente, è stato reso possibile dalla calibrazione con uno standard di riflettanza (~30% reflective Spectralon®), costituito da una superficie in grado di riflettere l'energia incidente in modo omogeneo in tutte le direzioni, posizionato all'interno del campo visivo della fotocamera (Murphy & Underwood, 2006; Murphy *et al.*, 2009).

Le immagini ottenute sono state convertite dal formato RAW al formato TIFF, utilizzando il software grafico PixelWrench 2 (fornito con l'ADC Tetracam), che permette di elaborare immagini multispettrali ed ottenere un'unica foto.

Il software Image J, tramite l'attivazione di una Macro, ha consentito invece di calcolare il valore dell'Indice Vegetazionale RVI (Rational Vegetation Index:



Jordan, 1969). Basandosi sul rapporto tra la riflettanza alle lunghezze d'onda dell'infrarosso vicino (NIR), dove la clorofilla non assorbe, e la riflettanza alle lunghezze d'onda del rosso, dove la clorofilla *a* presenta un picco di assorbimento, il valore dell'RVI aumenta all'aumentare della concentrazione di clorofilla presente all'interno del campione (Murphy & Underwood, 2006). Per ogni foto e per ciascuna banda i valori di intensità dei pixel sono stati normalizzati a quelli dello standard di calibrazione Spectralon, in modo tale che i valori dei pixel delle immagini acquisite fossero riferiti allo stesso standard di riflettanza (Murphy *et al.*, 2009).

I valori dei pixel (DN=Digital Number) dello standard per ciascuna banda sono stati mediati, mentre la riflettanza dell'immagine ( $\rho$ ) è stata calcolata rispetto allo standard di calibrazione con la seguente formula:

$$\rho(\text{immagine}) = \frac{DN(\text{immagine}) \cdot \rho(\text{standard})}{DN(\text{standard})}$$

dove:

- $\rho$  (immagine) = riflettanza di ciascun pixel dell'immagine
- $\rho$  (standard) = riflettanza dello standard (valore costante)
- DN (immagine) = Digital Number di ciascun pixel dell'immagine
- DN (standard) = la media dei DN di ciascun pixel dello standard di riflettanza (Murphy *et al.*, 2009).

Per ogni serie di immagini relative allo stesso soggetto è stata selezionata la foto ottimale in base alla migliore esposizione, all'interno della quale sono stati quindi individuati 3 ROI (Region Of Interest) di forma quadrata e delle dimensioni di 2 cm<sup>2</sup> da cui ricavare i valori dell'indice RVI.

I valori di RVI sono stati infine convertiti automaticamente dalla Macro in stime di concentrazione di clorofilla *a*, attraverso l'utilizzo di una retta di regressione calcolata in uno studio precedente (Dal Bello *et al.*, 2015). In tale studio, la quantità di clorofilla presente su superfici di roccia arenaria prelevati presso lo stesso sito di studio è stata stimata in laboratorio, attraverso estrazione in etanolo a freddo e analisi spettrofotometrica (Thompson *et al.*, 1999). Le stime di concentrazione di clorofilla *a* (µg/cm<sup>2</sup>) acquisite sono state correlate ai valori di RVI ottenuti tramite fotografie delle stesse superfici (ADC Tetracam), per creare una retta di regressione (tramite tecnica dei minimi quadrati) utilizzata per convertire i valori di RVI in stime indirette di biomassa di EMPB (Dal Bello *et al.*, 2015).

#### ***2.4 Stima della durezza della roccia***

La misura della durezza della roccia negli studi geomorfologici viene utilizzata come indice del grado di alterazione (Viles *et al.*, 2011; Moses *et al.*, 2014). Nella presente tesi, nelle stesse date in cui è stato eseguito il campionamento

fotografico, la durezza della roccia è stata stimata utilizzando all'interno di ogni plot due diversi tipi di durometro successivamente all'acquisizione delle immagini: l'Equotip (Coombes *et al.*, 2013) e il martello di Schmidt (Day & Gaudie, 1977; Audyn & Basu, 2005). I due strumenti, esercitando quantità diverse di energia nel momento in cui colpiscono la roccia, riescono a rilevarne il grado di durezza a due profondità diverse, a livello superficiale e a livello sub-superficiale, rispettivamente (Pappalardo *et al.*, 2018).

In questo studio è stato utilizzato il modello Equotip Piccolo (peso 110 g), che consente di registrare elettronicamente le misure rilevate, visualizzabili su un display LCD. Lo strumento utilizza la compensazione automatica per correggere la direzione dell'impatto ed esercita un livello di energia (11 N · mm) moderato nell'istante in cui batte il colpo sulla roccia, tanto da essere solitamente impiegato nella valutazione dello stato di degrado di edifici storici (Aoki & Matsukura, 2007). Nell'esercizio della tecnica, fondamentali sono il mantenimento di condizioni simili di umidità all'interno dei quadrati e la necessità di ridurre la variabilità dovuta al cambio di operatore (Viles *et al.*, 2011; Pappalardo *et al.*, 2018). Per ottenere una misura statisticamente corretta è stato necessario effettuare 3 misurazioni per ogni plot, seguendo il metodo dell'impatto ripetuto (Aoki & Matsukura, 2007). Per ogni ripetizione sono stati esercitati 15 colpi, seguendo la metodologia statistica proposta da Viles e

colleghi (2011). I 3 valori finali ottenuti sono stati mediati per ottenere l'indice L di ogni quadrato.

Considerando la stessa tipologia di roccia, il martello di Schmidt penetra ad una profondità maggiore di un ordine di grandezza rispetto all'Equotip Piccolo. Pur essendo stato progettato per testare la durezza del calcestruzzo, ha avuto ampie applicazioni anche in ambito geomorfologico (Day & Goudie, 1977; Augustinus, 1991; Aydin & Basu, 2005). Lo strumento è costituito da un pistone interno che colpisce un punzone a stantuffo quando viene premuto contro la superficie rocciosa (Pappalardo *et al.*, 2018). Una parte dell'energia generata dall'impatto viene assorbita e trasformata in calore o suono, la restante parte rappresenta invece la resistenza alla penetrazione nella superficie, dipendente dalla durezza della roccia, e consente al pistone di rimbalzare. La distanza di rimbalzo percorsa dal pistone corrisponde all'energia non dissipata nell'impatto, a causa della penetrazione del punzone nella roccia. Lo strumento è in grado quindi di misurare la distanza di rimbalzo conseguente ad un impatto controllato su una superficie rocciosa (Viles *et al.*, 2011).

Tale distanza viene espressa come misura adimensionale (indice R), proporzionale alla durezza della roccia e inversamente correlata al grado di alterazione della superficie rocciosa; più il valore R è elevato, maggiore è la

durezza della roccia (Pappalardo *et al.*, 2018). L'indice R viene indicato da un puntatore su una scala a lato dello strumento (intervallo 10-100).

Essendo tali valori influenzati dalla forza gravitazionale, diversamente in base alla pendenza, i valori di R ottenuti su piani non orizzontali devono essere normalizzati rispetto alla direzione orizzontale (Kolaiti & Papadopoulos, 1993; Aydin & Basu, 2005).

Il modello utilizzato in questo studio è il martello di Schimdt di tipo L, che esercita un'energia d'urto intermedia (0,735 Nm), adatta al tipo di roccia testato. Per l'utilizzo del martello è stata adottata la metodologia suggerita da Day & Gaudie (1977), ma sono state effettuate misurazioni con il metodo del singolo impatto, effettuando 10 letture (Niedzielski *et al.*, 2009) su diversi punti all'interno di ogni plot.

Le 10 letture sono state mediate per ottenere un valore rappresentativo dell'indice di rimbalzo per ogni singolo plot (Pappalardo *et al.*, 2018). Per ogni punto di campionamento è stata misurata l'inclinazione della superficie e si è provveduto, attraverso l'impiego di fattori correttivi forniti dal produttore dello strumento (Controls SRL), a normalizzare i valori di R rispetto alla posizione orizzontale, cioè riportando le misure come se lo strumento fosse stato mantenuto nella posizione orizzontale durante l'acquisizione.

Il martello di Schmidt è stato utilizzato soltanto nella seconda ripetizione sperimentale. Essendo uno strumento invasivo, le misurazioni sono state effettuate soltanto alla fine dell'esperimento. In definitiva, mentre l'Equotip Piccolo fornisce un indice L, relativo alla durezza della roccia come misura dello stato di alterazione nella porzione superficiale, il martello di Schmidt fornisce un indice R, relativo alla durezza della roccia nella porzione sub-superficiale.

### ***2.5 Stima della densità di littorine***

La densità delle littorine è stata stimata visivamente sul campo all'inizio, alla fine e durante l'esperimento, ogni 10/15 giorni circa. L'operazione è stata eseguita sia per il trattamento, che per il controllo, rimuovendo ogni volta le littorine dall'interno dei quadrati del trattamento.

### ***2.6 Analisi dei dati***

I dati sono stati analizzati tramite Mixed Effect Models (Singer & Willet, 2003). I dati relativi alla biomassa dell'EMPB al T0 sono stati analizzati separatamente per ciascuna ripetizione dell'esperimento, attraverso un modello che includeva nella parte random i fattori Sito e Area gerarchizzata nel Sito, mentre nella parte fissa era presente il fattore Trattamento (Esclusione vs.

Controllo); i dati relativi alla durezza dello strato superficiale della roccia (L) sono stati analizzati con un modello simile, ma caratterizzato nella parte fissa anche dalla presenza della biomassa dell'EMPB quale covariata.

I dati di biomassa dell'EMPB e della durezza dello strato superficiale della roccia (L) relativi al Tf sono stati analizzati separatamente per ciascuna ripetizione dell'esperimento e per ciascun sito, utilizzando gli stessi modelli descritti in precedenza, ma dai quali è stato eliminato il fattore Sito nella parte random. I dati relativi alla durezza dello strato sub-superficiale della roccia (R) sono stati analizzati utilizzando lo stesso modello usato per la variabile L. Le componenti fisse sono state stimate utilizzando il Maximum Likelihood (ML), mentre le componenti random con il Restricted Maximum Likelihood (RML). La significatività delle ipotesi associate agli effetti fissi del modello è stata valutata tramite il test di Wald (Singer & Willet 2003). L'omogeneità delle varianze e la normalità della distribuzione dei residui sono state verificate graficamente. Le analisi sono state condotte utilizzando la funzione "*lmer*" all'interno del pacchetto "*lme4*" del software R versione 3.6.1.

## Capitolo terzo

### RISULTATI

#### **3.1 *Tempo iniziale***

Le analisi statistiche condotte tramite Mixed Effects Models (MEM) non hanno mostrato differenze iniziali nella biomassa dell'EMPB e nella durezza della roccia tra il controllo e il trattamento, per entrambe le ripetizioni sperimentali (Tab. 1, Fig. 3).



**Tabella 1.** Risultati dei Mixed-Effects Models sulla biomassa dell'EMPB ( $\mu\text{g Chl } a/\text{cm}^2$ ) e sulla durezza dello strato superficiale della roccia (indice L) al T0 per la prima e la seconda ripetizione dell'esperimento. ES= errore standard. DS= deviazione standard.

a) Ripetizione 1 Biomassa EMPB

<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Trattamento vs. Controllo	-0.065	0.158	>0.6
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Sito	0.051	0.225	
Area	0.185	0.430	
Residuo	0.248	0.498	

b) Ripetizione 1 Durezza strato superficiale

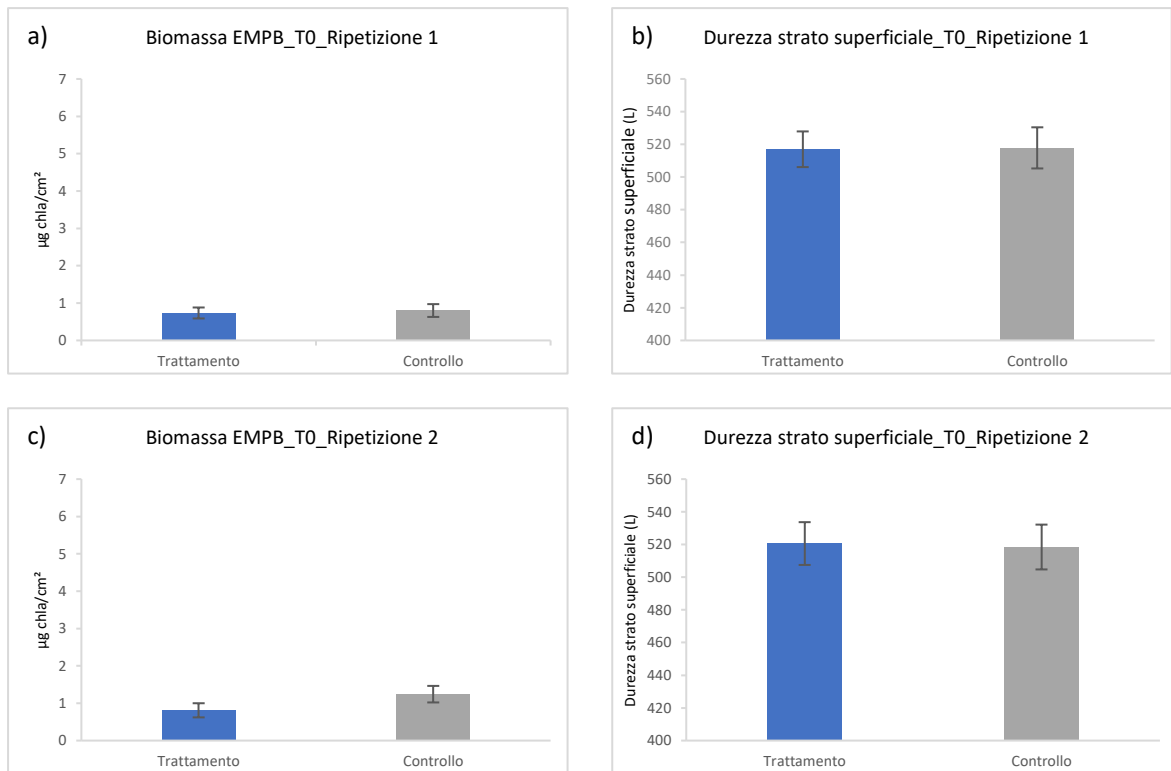
<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Trattamento vs. Controllo	-0.833	9.83	>0.9
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Sito	1668.7	40.85	
Area	0	0	
Residuo	966.3	31.09	

c) Ripetizione 2 Biomassa EMPB

<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Trattamento vs. Controllo	-0.432	0.236	>0.07
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Sito	0.307	0.553	
Area	0	0.002	
Residuo	0.558	0.747	

d) Ripetizione 2 Durezza strato superficiale

<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Trattamento vs. Controllo	2.117	12.608	>0.8
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Sito	2119	46.031	
Area	0	0.015	
Residuo	1590	39.870	



**Fig.3** Valori medi con errore standard (n=20) di: biomassa (a, c) e durezza dello strato superficiale della roccia (b, d) nel trattamento e nel controllo della prima (a, b) e della seconda (c, d) ripetizione sperimentale al tempo 0.

### 3.2 Tempo finale: ripetizione 1

Le analisi relative al tempo finale della prima ripetizione dell'esperimento non hanno mostrato differenze nella biomassa dell'EMPB e nella durezza dello strato superficiale della roccia tra il trattamento e il controllo nel Sito 1 (Tab. 2, Fig. 4) e nel Sito 2 (Tab. 3, Fig. 6), mentre hanno evidenziato un aumento significativo della durezza al diminuire della biomassa dell'EMPB nel Sito 1 (Tab. 2, Fig. 4-5) e, viceversa, al suo aumentare nel Sito 2 (Tab. 3, Fig. 6-7).

#### 3.2.1 Sito 1

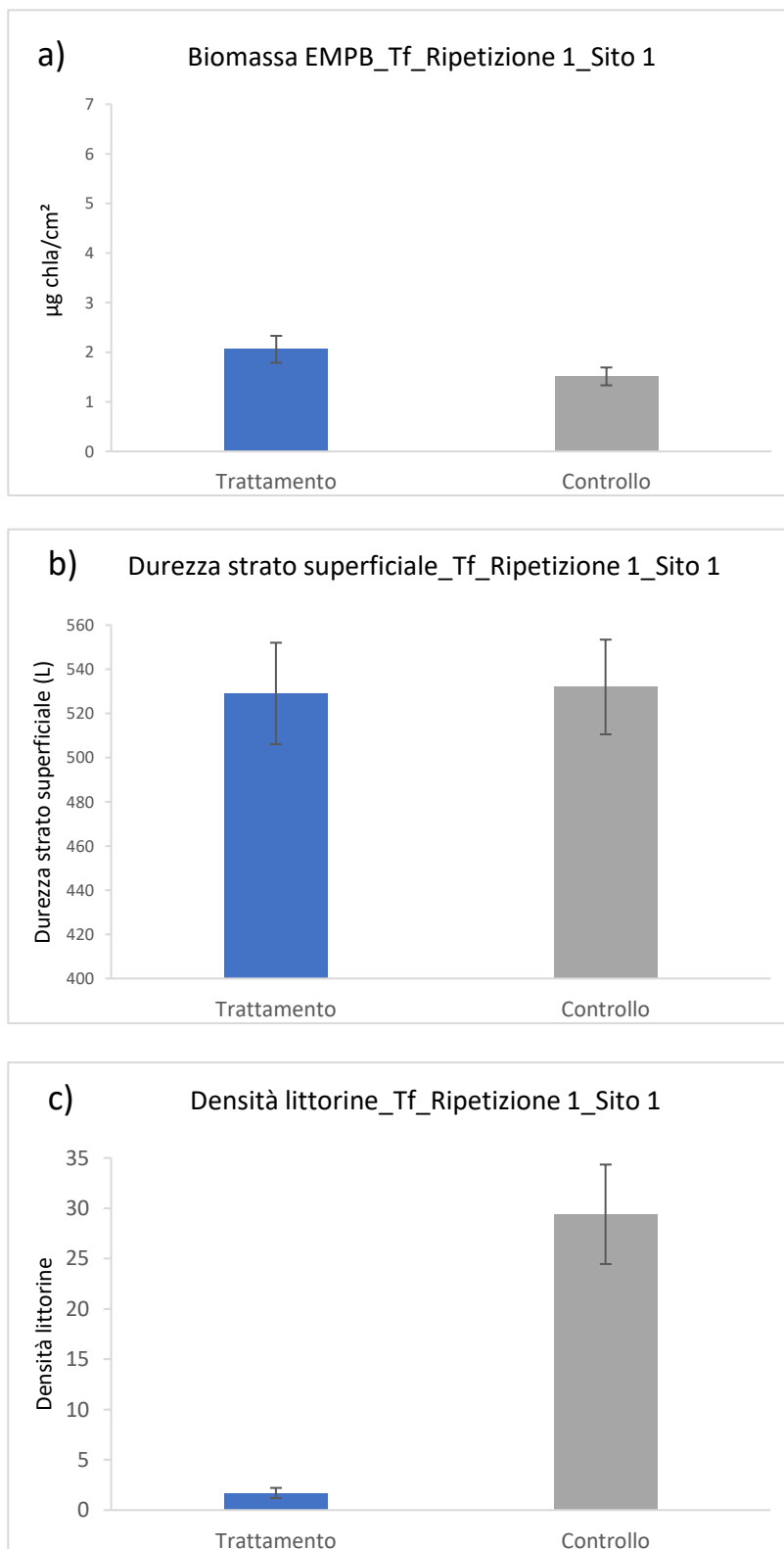
**Tabella 2.** Risultati dei Mixed-Effects Models sulla biomassa dell'EMPB ( $\mu\text{g Chl } a/\text{cm}^2$ ) e sulla durezza dello strato superficiale della roccia (indice L) al Tf per la prima ripetizione dell'esperimento nel Sito S1. ES= errore standard. DS= deviazione standard.

**a) Biomassa EMPB**

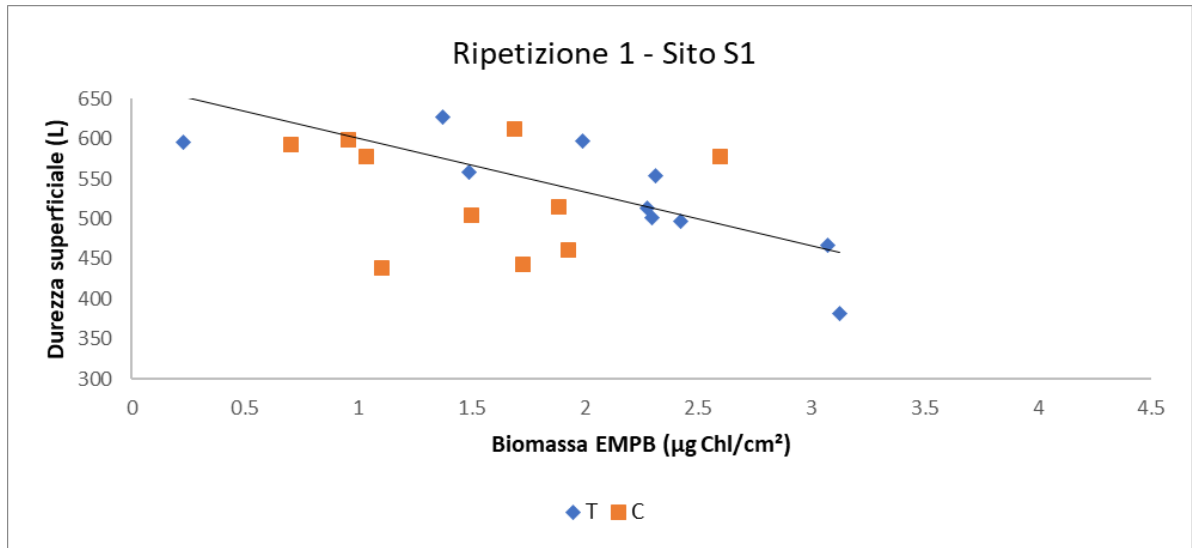
<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Trattamento vs. Controllo	0.546	0.3	>0.08
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Area	0.04	0.197	
Residuo	0.438	0.662	

**b) Durezza strato superficiale**

<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Biomassa EMPB	-24.35	11.27	<0.05
Trattamento vs. Controllo	10.37	14.51	>0.4
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Area	2637.2	51.35	
Residuo	863.1	29.38	



**Fig.4** Valori medi con errore standard (n=10) di: biomassa (a), durezza dello strato superficiale della roccia (b) e densità delle littorine (c) nel trattamento e nel controllo nella prima ripetizione sperimentale al tempo finale nel Sito 1.



**Fig.5** Grafico di dispersione che mostra la relazione negativa tra la biomassa dell'EMPB e la durezza dello strato superficiale della roccia nel Sito 1 della prima ripetizione sperimentale al tempo finale.

### 3.2.2 Sito 2

**Tabella 3.** Risultati dei Mixed-Effects Models sulla biomassa dell'EMPB ( $\mu\text{g Chl } a/\text{cm}^2$ ) e sulla durezza dello strato superficiale della roccia (indice L) al Tf per la prima ripetizione dell'esperimento nel sito S2. ES= errore standard. DS= deviazione standard.

#### a) Biomassa EMPB

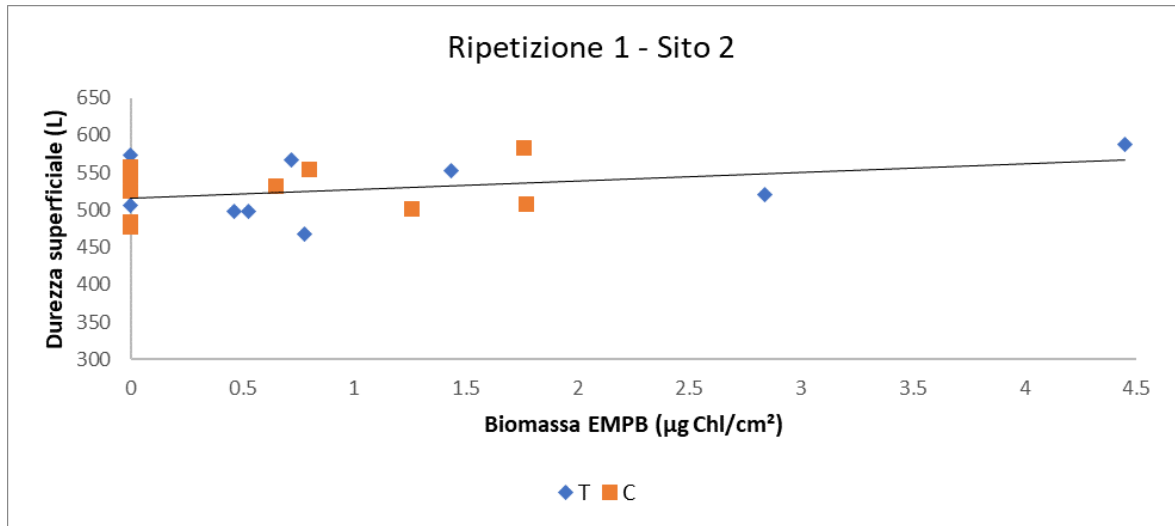
<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Trattamento vs. Controllo	0.497	0.463	0.3
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Area	0.126	0.354	
Residuo	1.071	1.035	

#### b) Durezza strato superficiale

<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Biomassa EMPB	15.027	6.436	<0.05
Trattamento vs. Controllo	-4.867	13.108	>0.7
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Area	259.6	16.11	
Residuo	808.0	28.42	



**Fig.6** Valori medi con errore standard (n=10) di: biomassa (a), durezza dello strato superficiale della roccia (b) e densità delle littorine (c) nel trattamento e nel controllo nella prima ripetizione sperimentale al tempo finale nel Sito 2.



**Fig.7** Grafico di dispersione che mostra la relazione positiva tra la biomassa dell'EMPB e la durezza dello strato superficiale della roccia nel Sito 2 nella prima ripetizione sperimentale al tempo finale.



### 3.3 Tempo finale: ripetizione 2

#### 3.3.1 Sito 1

Le analisi relative al tempo finale della seconda ripetizione dell'esperimento non hanno mostrato differenze tra il trattamento e il controllo del Sito 1 nella biomassa e nella durezza della roccia, sia per lo strato superficiale che per lo strato sub-superficiale (Tab. 4, Fig. 8). Non si sono inoltre rilevate relazioni significative tra la biomassa dell'EMPB e la durezza dello strato superficiale (Fig. 9) e sub-superficiale della roccia (Fig. 10).

**Tabella 4.** Risultati dei Mixed-effects models sulla biomassa dell'EMPB ( $\mu\text{g Chl } a/\text{cm}^2$ ) e sulla durezza dello strato superficiale (indice L) e sub-superficiale della roccia (indice R) al Tf per la seconda ripetizione dell'esperimento nel sito S1. ES= errore standard. DS= deviazione standard.

#### a) Biomassa EMPB

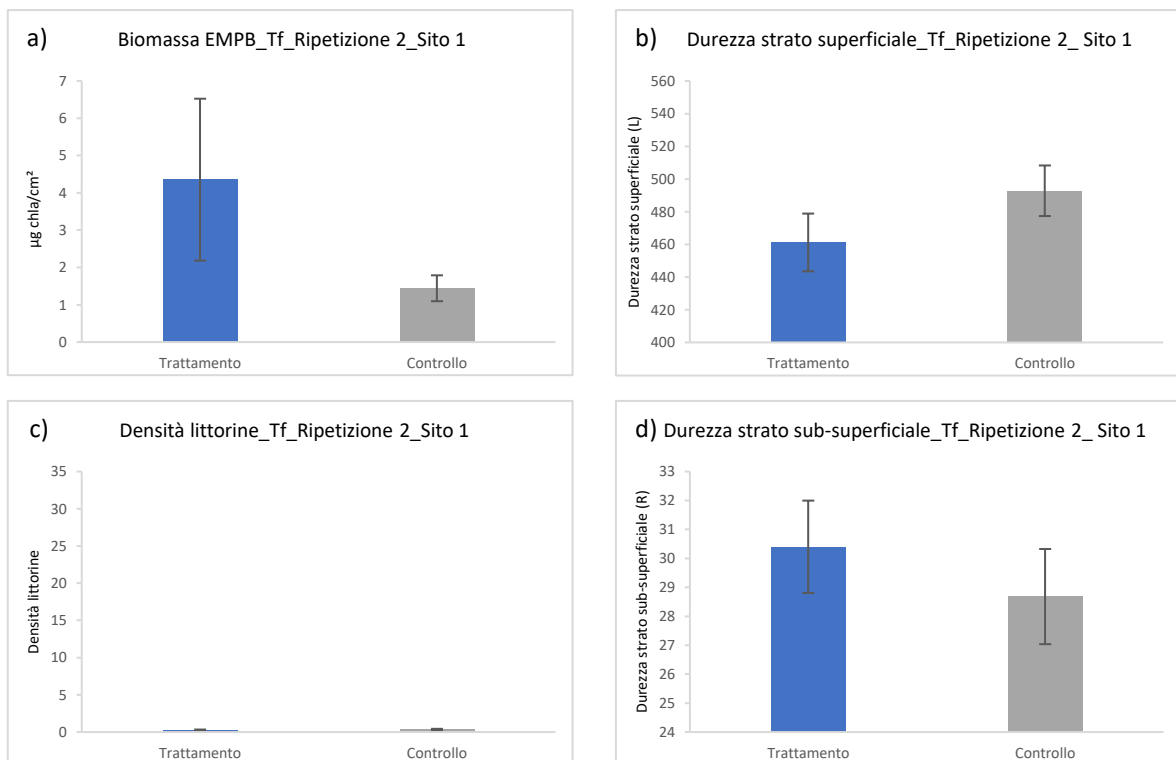
<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Trattamento vs. Controllo	1.003	1.07	>0.3
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Area	0	0	
Residuo	5.684	2.384	

#### b) Durezza strato superficiale

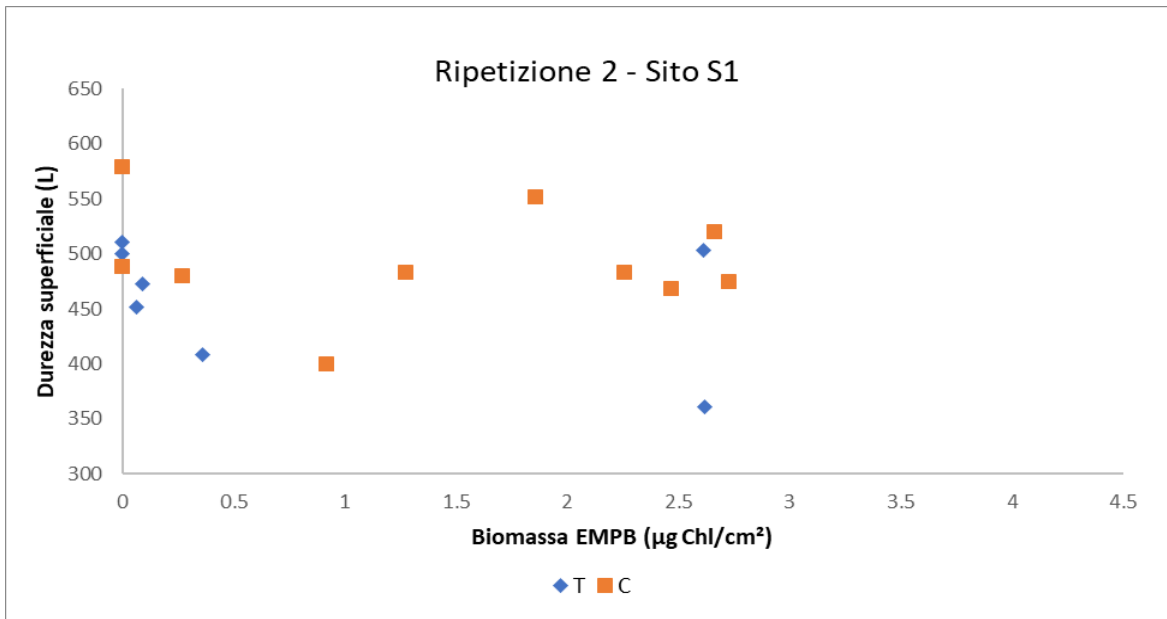
<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Biomassa EMPB	1.266	4.346	>0.7
Trattamento vs. Controllo	-32.928	20.558	>0.1
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Area	434.2	20.84	
Residuo	2014.3	44.88	

#### c) Durezza strato sub-superficiale

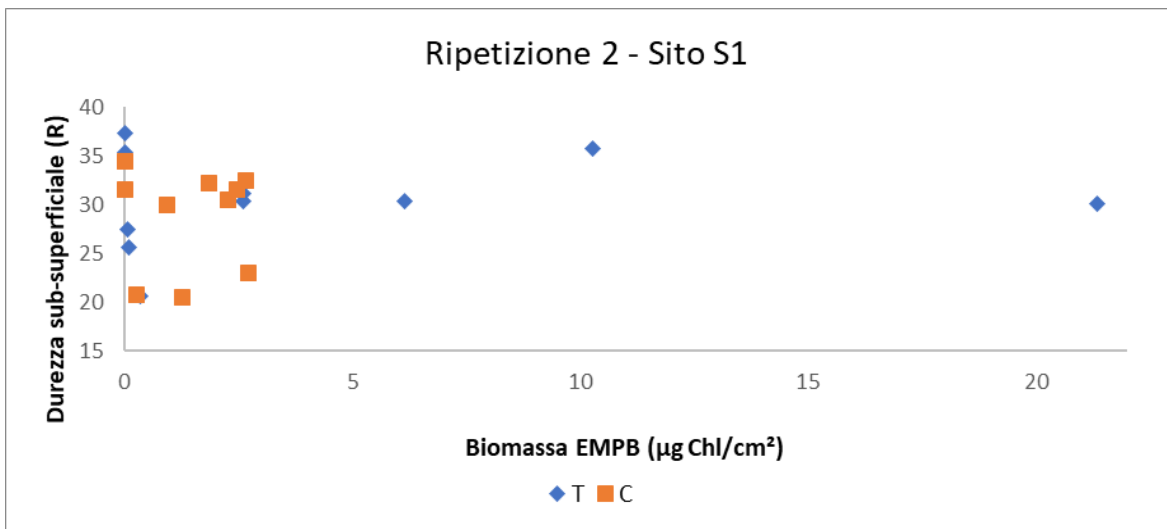
<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Biomassa EMPB	0.2506	0.9504	>0.7
Trattamento vs. Controllo	1.5831	1.225	>0.2
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Area	17.093	4.134	
Residuo	6.161	2.482	



**Fig.8** Valori medi con errore standard (n=10) di: biomassa (a), durezza dello strato superficiale (b) e sub-superficiale (d) della roccia, densità di littorine (c) nel trattamento e nel controllo nella seconda ripetizione sperimentale al tempo finale nel Sito 1.



**Fig.9** Grafico di dispersione che mostra l'assenza di una chiara relazione tra la biomassa dell'EMPB e la durezza dello strato superficiale della roccia nella seconda ripetizione sperimentale al tempo finale nel Sito 1.



**Fig.10** Grafico di dispersione che mostra la mancanza di una chiara relazione tra la biomassa dell'EMPB e la durezza dello strato sub-superficiale della roccia nella seconda ripetizione sperimentale al tempo finale nel Sito 1.

### **3.3.2 Sito 2**

Le analisi relative al tempo finale della seconda ripetizione dell'esperimento condotto nel Sito 2 hanno mostrato differenze significative nella biomassa dell'EMPB tra il trattamento e il controllo, con un'evidente riduzione della biomassa in seguito all'esclusione delle littorine (Tab. 5, Fig. 11).

Si rileva inoltre una relazione positiva significativa tra la durezza dello strato superficiale della roccia e la biomassa dell'EMPB (Tab. 5, Fig. 13).

Non sono rilevabili differenze nella durezza della roccia tra il trattamento e il controllo, sia nello strato superficiale, che nello strato sub-superficiale, nonostante ci sia una tendenza ad un aumento di quest'ultima in seguito alla rimozione delle littorine (Tab.5, Fig. 11).

**Tabella 5.** Risultati dei Mixed-effects models sulla biomassa dell'EMPB ( $\mu\text{g Chl a/cm}^2$ ) e sulla durezza dello strato superficiale (indice L) e sub-superficiale (indice R) della roccia al Tf per la seconda ripetizione dell'esperimento nel sito S2.

**a) Biomassa EMPB**

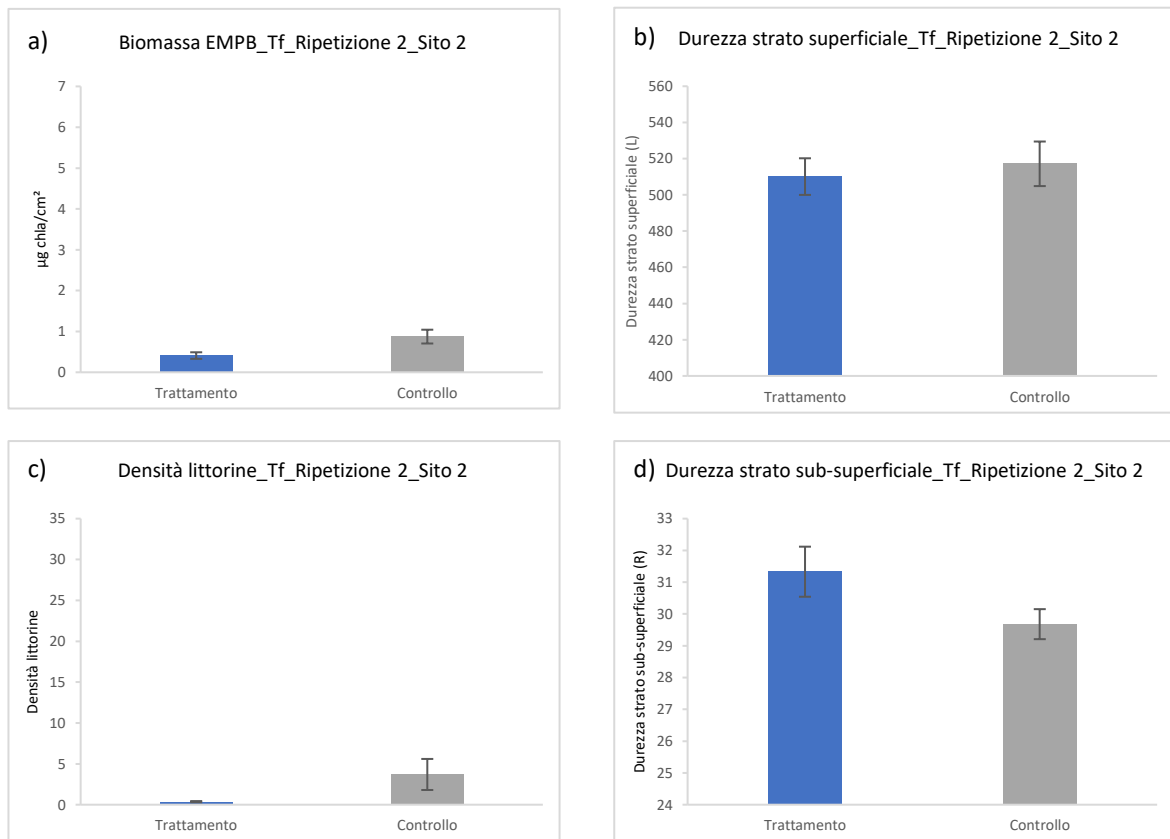
<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Trattamento vs. Controllo	-0.464	0.177	<b>&lt;0.05</b>
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Area	0	0	
Residuo	0.157	0.396	

**b) Durezza strato superficiale**

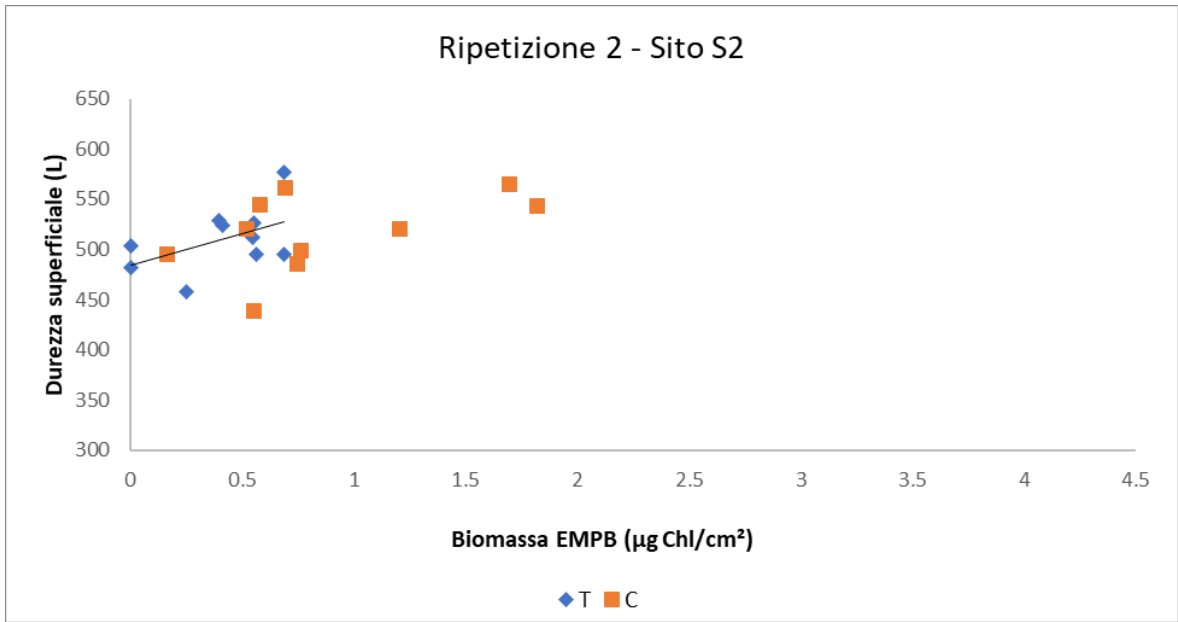
<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Biomassa EMPB	37.74	14.35	<b>&lt;0.05</b>
Trattamento vs. Controllo	10.44	12.95	<b>&gt;0.4</b>
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Area	255.5	15.99	
Residuo	616.6	24.83	

**c) Durezza strato sub-superficiale**

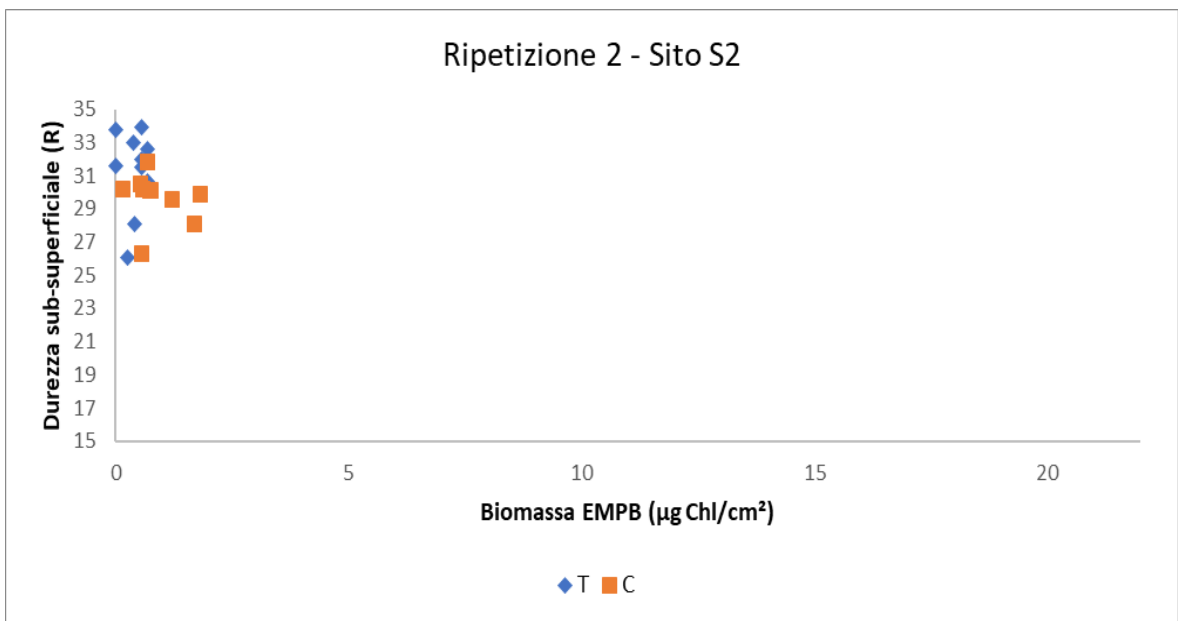
<b>Effetti fissi</b>	<b>Stima</b>	<b>ES</b>	<b>p</b>
Biomassa EMPB	0.341	0.7	<b>&gt;0.3</b>
Trattamento vs. Controllo	1.48	0.8	<b>&gt;0.08</b>
<b>Effetti random</b>	<b>Varianza</b>	<b>DS</b>	
Area	0.624	0.79	
Residuo	3.019	1.738	



**Fig.11** Valori medi con errore standard (n=10) di: biomassa (a), durezza dello strato superficiale (b) e sub-superficiale (c) della roccia nel trattamento e nel controllo nella seconda ripetizione sperimentale al tempo finale nel sito 2.



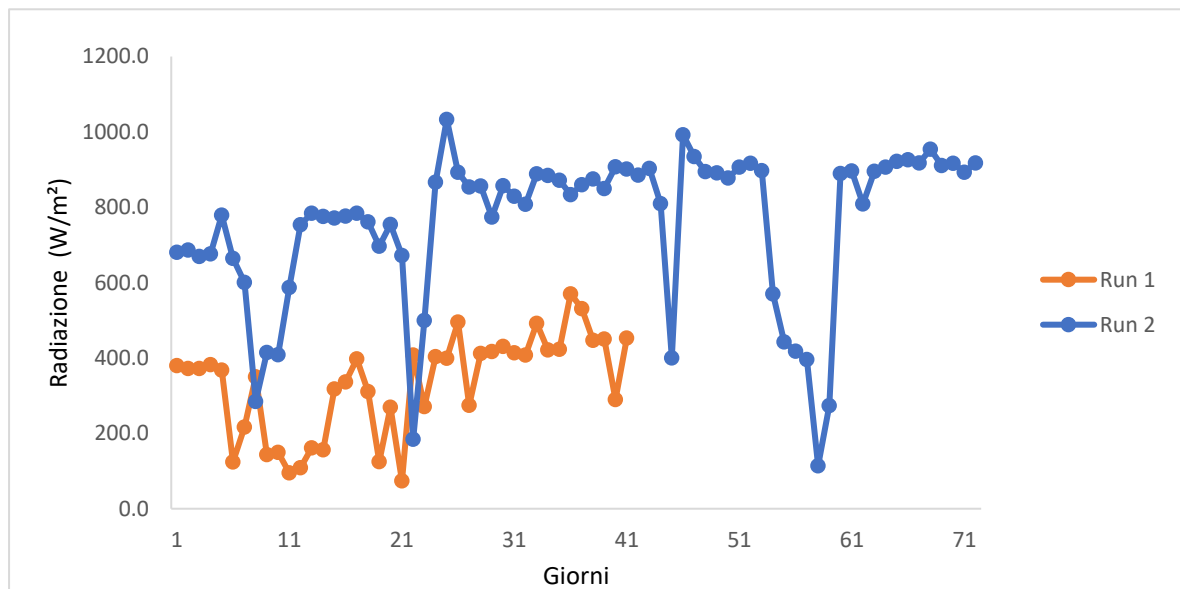
**Fig.12** Grafico che mostra la relazione positiva tra biomassa e durezza dello strato superficiale della roccia nella seconda ripetizione sperimentale al tempo finale nel Sito 2.



**Fig.13** Grafico che mostra la mancanza di una chiara relazione tra la biomassa e la durezza dello strato sub-superficiale della roccia nella seconda ripetizione sperimentale al tempo finale nel Sito 2.

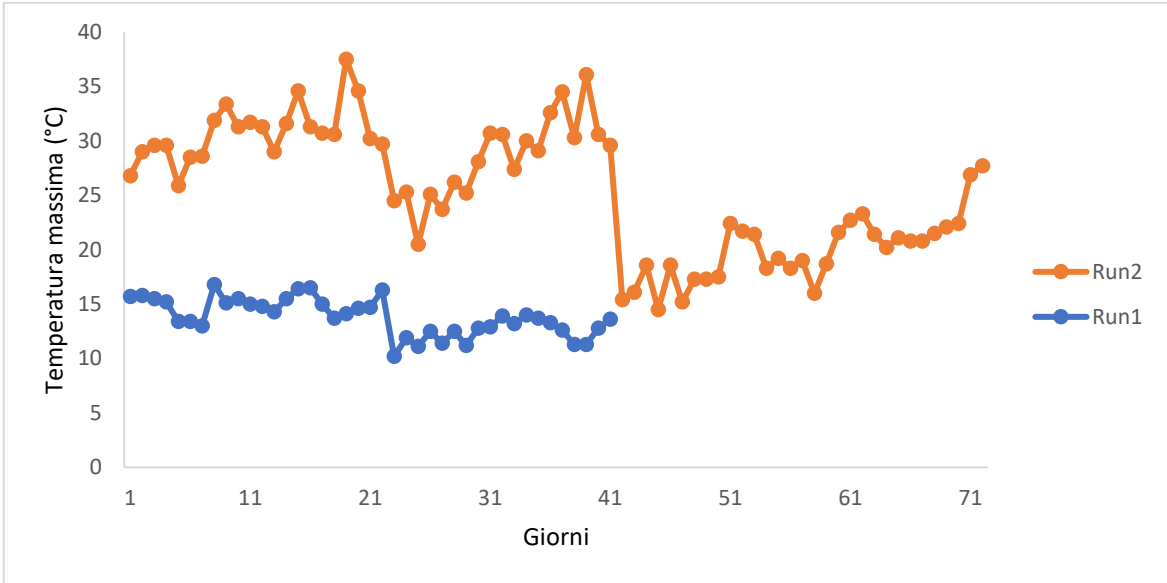
### 3.4 Variabili meteorologiche

Di seguito sono riportati i grafici relativi alle variabili meteorologiche rilevate durante le due ripetizioni sperimentali. La seconda ripetizione dell'esperimento è stata caratterizzata da valori più elevati di radiazione solare, temperature più alte e mareggiate più intense.

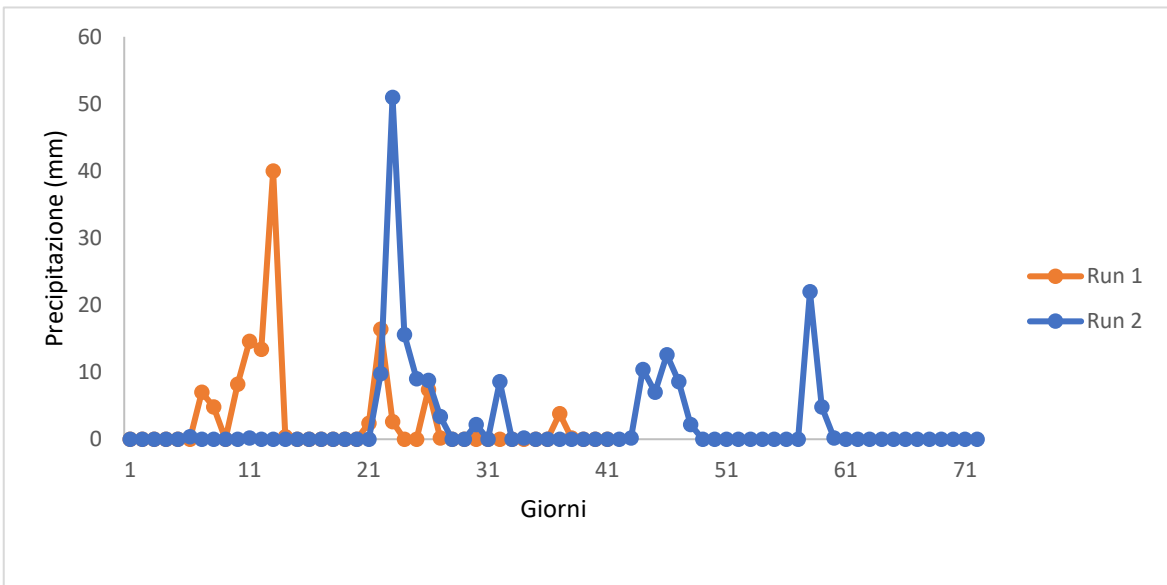


**Fig. 14** Valori della radiazione solare massima rilevati durante la prima e la seconda ripetizione dell'esperimento a confronto.

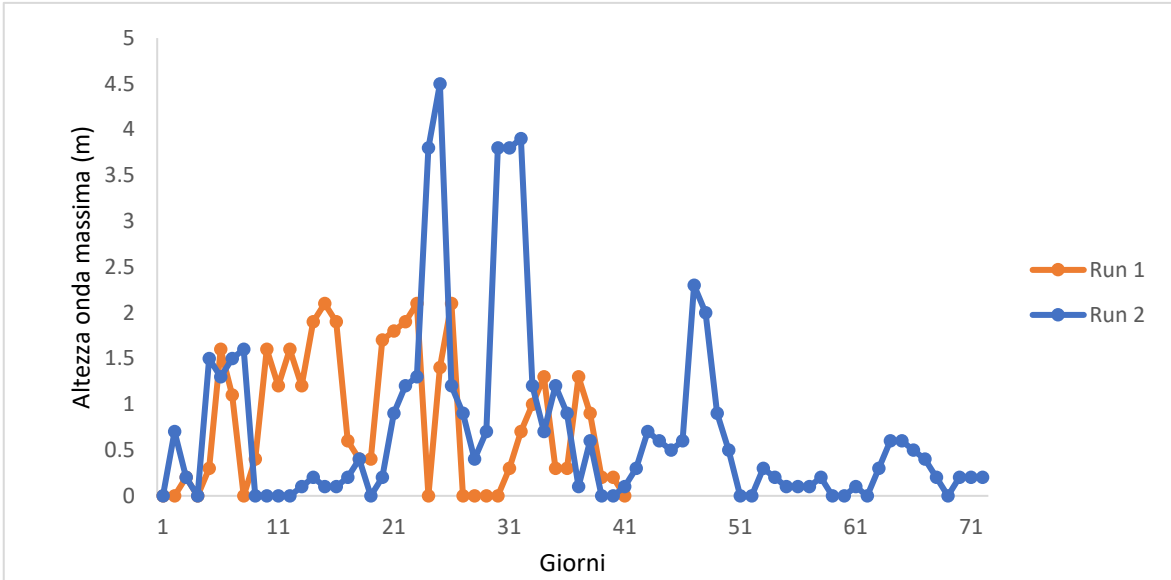




**Fig. 15** Valori della temperatura massima rilevati durante la prima e la seconda ripetizione dell'esperimento.



**Fig. 16** Livelli di precipitazioni meteoriche registrati durante la prima e la seconda ripetizione dell'esperimento.



**Fig. 17** Altezze dell'onda massima registrate durante la prima e la seconda ripetizione dell'esperimento.

## Capitolo quarto

### DISCUSSIONE

Lo scopo della presente tesi è stato quello di valutare il ruolo bioprotettivo/bioerosivo dell'EMPB, che colonizza la porzione superiore della zona di battigia di costa rocciosa, in funzione dell'attività di pascolo da parte del gasteropode *M. neritoides*.

I risultati suggeriscono un potenziale ruolo bioprotettivo dell'EMPB sulla durezza superficiale della roccia, nonché un potenziale ruolo dell'azione di pascolo delle littorine, sia sulla durezza superficiale che sub-superficiale della roccia. È evidente, tuttavia, una variabilità temporale e spaziale di tali effetti tra i siti di studio, oltreché nell'abbondanza del microfitobentos epilitico sulla costa di Calafuria, verosimilmente legata ad effetti variabili e potenzialmente interattivi dell'attività di pascolo e delle condizioni meteo-marine.

Come noto da ricerche precedenti, l'attività di foraggiamento da parte dei pascolatori (Thompson *et al.* 2004) può provocare effetti positivi o negativi sulla biomassa del microfitobentos epilitico (Dal Bello *et al.*, 2015). Il pascolo delle littorine può indurre una riduzione della biomassa dell'EMPB, ma in alcuni casi può invece favorirne l'aumento. La rimozione di detriti e cellule morte durante l'attività di pascolo facilita la penetrazione della luce,

fondamentale per lo sviluppo e la crescita in abbondanza della componente autotrofa del biofilm, e permette una maggiore disponibilità e accessibilità ai nutrienti (Skov *et al.*, 2010). Se da un lato quindi si potrebbe prevedere un aumento della biomassa dell'EMPB all'interno dei trattamenti, dovuta alla rimozione del pascolatore (Stafford & Davies, 2005), non sorprende il caso in cui la biomassa tenda invece a diminuire.

Dai risultati dell'esperimento manipolativo si osserva che 3 volte su 4 (Sito 1 e 2, Ripetizione 1; Sito 1 Ripetizione 2) non sono riscontrabili differenze significative di biomassa tra il trattamento e il controllo. Ciò è probabilmente legato ad una compensazione tra effetti positivi e negativi, dati dalla rimozione delle littorine. Il caso del Sito 1 della seconda ripetizione sperimentale esula in realtà da tale interpretazione a causa della quasi totale assenza di littorine, sia nel trattamento che nel controllo. L'unico caso in cui si osserva un effetto significativo della rimozione è rappresentato dal Sito 2 nella seconda ripetizione sperimentale, quando la biomassa dell'EMPB è risultata inferiore nel trattamento rispetto al controllo. È verosimile ipotizzare che l'effetto negativo dell'esclusione delle littorine sui livelli particolarmente bassi di biomassa dell'EMPB osservati in questo caso sia dovuto al fatto che le littorine abbiano facilitato la crescita dell'EMPB mediante arricchimento di nutrienti attraverso le loro escrezioni, durante un periodo di scarsità di risorse (Skov *et*

*al.*, 2010). La scarsa biomassa dell'EMPB in questa ripetizione sperimentale, infatti, potrebbe essere stata dovuta al perdurare dell'azione più intensa degli agenti atmosferici e marini, che hanno caratterizzato la stagione primaverile. Le temperature più elevate, il forte irraggiamento solare e la ridotta intensità del moto ondoso (tralasciando alcuni episodi di forti mareggiate), che ordinariamente favorisce la distribuzione dei nutrienti lungo la zona di battigia, potrebbero aver limitato fortemente il tasso di crescita del biofilm autotrofo. Durante la stagione invernale, invece, le condizioni atmosferiche e marine e la maggiore umidità sulla superficie rocciosa hanno probabilmente reso più disponibili le risorse per l'EMPB, nonché favorito il pascolo delle littorine (Dal Bello *et al.*, 2015), che in tali condizioni diventa solitamente più intenso anche indipendentemente dalla loro densità (Bates & Hicks, 2005). In questi casi gli effetti positivi e negativi della presenza delle littorine sulla biomassa dell'EMPB si sarebbero controbilanciati.

Gli effetti contrastanti del trattamento potrebbero comunque essere rappresentativi di una variabilità casuale tra plot e/o fortemente dipendente dalle diverse condizioni meteo che hanno caratterizzato le due ripetizioni dell'esperimento.

Dal confronto tra le due ripetizioni sperimentali, si osserva che i valori di durezza dello strato superficiale sono tendenzialmente più elevati nella prima

ripetizione, rispetto alla seconda. Si deduce quindi che l'esposizione all'azione più intensa degli agenti atmosferici e marini nel periodo primaverile abbia presumibilmente avuto ripercussioni sul range di durezza della roccia nello strato superficiale. Gli agenti atmosferici, le escursioni termiche, i ripetuti eventi di bagnatura ed essiccamento e i movimenti del mare contribuiscono, infatti, al rimodellamento della morfologia costiera (Stephenson & Kirk, 2000; Pappalardo *et al.*, 2018).

In 2 casi su 3 (Sito 2, Ripetizione 1 e Sito 2, Ripetizione 2, escludendo il Sito 1 della seconda ripetizione, in cui non sono stati riscontrati esiti rilevanti per la totale assenza di littorine) si è osservato un aumento della durezza dello strato superficiale della roccia associato all'aumento della biomassa dell'EMPB nello stesso habitat. Questo risultato suggerisce che il biofilm fotosintetico possa costituire una pellicola protettiva sulla superficie rocciosa, potenzialmente in grado di preservare la roccia e ritardare l'azione degradativa degli agenti atmosferici e marini (Naylor *et al.*, 2002). Esistono, infatti, vari meccanismi di bioprotezione, attivi e passivi, che agiscono secondo modalità diverse: mantenimento di temperatura e umidità costanti, riduzione della velocità del vento, assorbimento di sostanze chimiche, formazione di barriere fisiche contro l'azione erosiva, unione dei granuli della roccia ecc. (Carter & Viles, 2005).

L'effetto opposto, negativo, dell'EMPB sulla durezza della roccia nello strato superficiale osservato nel Sito 1 nella prima ripetizione sperimentale potrebbe essere interpretato quale conseguenza della potenziale azione erosiva del biofilm autotrofo parzialmente endolitico (Yuan *et al.*, 2019). Un'ipotesi alternativa potrebbe tuttavia essere legata non tanto ad un effetto negativo di valori più elevati di biomassa sulla durezza della roccia, quanto in modo indiretto all'azione delle littorine, particolarmente abbondanti in questo sito e la cui presenza ha mostrato una tendenza ad associarsi alla riduzione della biomassa dell'EMPB (vedi Tab. 2). I valori di durezza particolarmente elevati in corrispondenza di biomasse dell'EMPB vicine a zero potrebbero quindi essere stati determinati dall'azione di pascolo delle littorine, presenti in elevata densità nei controlli. Si può infatti ipotizzare che le littorine siano in grado di compiere anche un'azione positiva diretta sulla roccia, attraverso la rimozione dello strato meteorizzato durante l'attività di pascolo (Schneider & Le Campion-Alsumard, 1999). Infine, quale ulteriore alternativa, tale variabilità nell'effetto della biomassa dell'EMPB sulla durezza superficiale della roccia potrebbe essere legata ad una variabilità tra siti, dovuta a numerose possibili differenze a tale scala spaziale: nella distanza e nell'altezza dei plot rispetto al livello del mare, nell'esposizione ai venti e nelle caratteristiche fisiche della roccia.

Infine, i risultati del test del martello di Schmidt mostrano una tendenza ad un aumento della durezza nello strato sub-superficiale della roccia all'interno dei trattamenti nel Sito 2 nella seconda ripetizione sperimentale. Dato che non sono state evidenziate variazioni significative nella stessa variabile in funzione della biomassa dell'EMPB, tale risultato deve essere presumibilmente ascritto all'effetto diretto delle littorine. Questi pascolatori possono nutrirsi non soltanto della componente epilittica del biofilm, ma anche di quella endolitica (Lowenstam, 1962). Il biofilm endolitico penetra nella roccia, allenta la superficie carbonatica e disgrega il substrato rendendolo più accessibile ai pascolatori (Schneider & Le Campion Alsumard, 1999), che potrebbero essere responsabili della formazione di nuove microfrazture o della fusione di fratture preesistenti nello strato sub-superficiale della roccia. Tali processi potrebbero quindi spiegare la tendenza ad un aumento della durezza dello strato sub-superficiale della roccia in risposta al trattamento di esclusione delle littorine.

Uno studio condotto sui licheni ha rilevato che specie diverse possono agire in maniera opposta nell'ambito della bioerosione e della bioprotezione, con i meccanismi messi in atto da tutte le specie presenti che concorrono a determinare l'effetto finale a livello dell'intera comunità (Carter & Viles, 2005). Anche tra i microrganismi, infatti, specie differenti possono assumere ruoli biogeomorfologici discordanti (Viles, 2000), come nel caso dei



cianobatteri (Schneider & Le Campion Alsumard, 1999). È importante quindi sottolineare che i processi di bioerosione e di bioprotezione, così come quelli di biocostruzione, “non si escludono vicendevolmente e le loro interrelazioni sono varie, complesse e dinamiche” (Carter & Viles, 2005), in grado di agire sinergicamente con altri processi erosivi. Nel caso dei licheni, inoltre, al variare delle condizioni ambientali come temperatura e umidità, la stessa specie può agire come bioerosore o come bioprotettore (Carter & Viles, 2005; Pappalardo *et al.*, 2018).

Si può quindi ipotizzare che l’elevata variabilità nel ruolo del biofilm autotrofo e delle littorine nell’ambito del bio-rimodellamento possa dipendere in parte da dinamiche simili a quelle osservate nel caso dei licheni.

In conclusione, la presente tesi ha fornito informazioni sulla variabilità spaziale e temporale nell’effetto bioerosivo e bioprotettivo del microfitobentos epilitico sulla roccia, in funzione dell’attività di pascolo di *M. neritoides*. I risultati ottenuti lasciano spazio a prospettive future e forniscono spunti per ulteriori sperimentazioni e approfondimenti, allo scopo di acquisire dati aggiuntivi, attraverso la pianificazione di un campionamento esteso ad un numero più elevato di siti e di repliche.

In un contesto più ampio, i risultati della presente ricerca potrebbero trovare applicazione anche in altre regioni geografiche. Infatti, in molte parti del

mondo la costa è sempre più minacciata da fenomeni erosivi, dall'innalzamento del livello del mare e dalla maggiore incidenza di tempeste, eventi primariamente associati ai cambiamenti climatici e alle attività antropiche (IPCC, 2022). Queste attività, in particolare aumento nelle aree costiere mondiali, sono responsabili di una drastica trasformazione dell'ambiente naturale, con conseguenze negative sulla composizione delle comunità e sul funzionamento di interi ecosistemi (Moschella *et al.*, 2005). Come documentato nella presente tesi, tali alterazioni biologiche possono riguardare organismi che giocano un ruolo chiave nei naturali processi bioerosivi e bioprotettivi.

Questo lavoro mette, infine, in rilievo l'importanza dell'impiego di strategie e studi multidisciplinari che consentano di combinare approcci biologici ed ecologici con quelli geomorfologici come strumento essenziale per la conoscenza di sistemi naturali complessi e per il miglioramento dell'efficacia di eventuali piani di gestione della biodiversità e degli ambienti naturali e di protezione degli ambienti costieri.

## **5. Bibliografia:**

Andrews, C., & Williams, R. B. G. (2000). Limpet erosion of chalk shore platforms in southeast England. *Earth Surface Processes and Landforms: the Journal of the British Geomorphological Research Group*, 25(12), 1371-1381.

Angeli, M., Hébert, R., Menéndez, B., David, C., & Bigas, J. P. (2010). Influence of temperature and salt concentration on the salt weathering of a sedimentary stone with sodium sulphate. *Geological Society, London, Special Publications*, 333(1), 35-42.

Aoki, H., & Matsukura, Y. (2007). A new technique for non-destructive field measurement of rock-surface strength: an application of the Equotip hardness tester to weathering studies. *Earth Surface Processes and Landforms: The Journal of the British Geomorphological Research Group*, 32(12), 1759-1769.

Augustinus, P. C. (1991). Rock resistance to erosion: some further considerations. *Earth Surface Processes and Landforms*, 16(6), 563-569.

Aydin, A., & Basu, A. (2005). The Schmidt hammer in rock material characterization. *Engineering Geology*, 81(1), 1-14.

Basu, A., & Aydin, A. (2004). A method for normalization of Schmidt hammer rebound values. *International journal of rock mechanics and mining sciences*, 41(7), 1211-1214.

Bates, T. W., & Hicks, D. W. (2005). Locomotory behavior and habitat selection in littoral gastropods on Caribbean limestone shores. *Journal of Shellfish Research*, 24(1), 75-84.

Benedetti-Cecchi, L., Bertocci, I., Vaselli, S., & Maggi, E. (2006). Temporal variance reverses the impact of high mean intensity of stress in climate change experiments. *Ecology*, 87(10), 2489-2499.

Bracci, G., Dalena, D., & Braccaccia, V. (1984). Caratteristiche sedimentologiche dell'arenaria di Calafuria (Toscana). *Atti Soc Tosc Sci Nat Mem Serie A*, 91, 189-202.

Butler, D. R. (1995). *Zoogeomorphology: animals as geomorphic agents*. Cambridge University Press.

Cardell, C., Rivas, T., Mosquera, M. J., Birginie, J. M., Moropoulou, A., Prieto, B., ... & Van Grieken, R. (2003). Patterns of damage in igneous and sedimentary rocks under conditions simulating sea-salt weathering. *Earth Surface Processes and Landforms: The Journal of the British Geomorphological Research Group*, 28(1), 1-14.

Carmignani, L., Conti, P., Cornamusini, G., & Meccheri, M. (2004). The internal Northern Apennines, the northern Tyrrhenian Sea and the Sardinia-Corsica block. *Geology of Italy. Special Volume, Italian Geological Society, IGC, 32*, 59-77.

Carter, N. E. A., & Viles, H. A. (2003). Experimental investigations into the interactions between moisture, rock surface temperatures and an epilithic lichen cover in the bioprotection of limestone. *Building and environment, 38*(9-10), 1225-1234.

Carter, N. E. A., & Viles, H. A. (2004). Lichen hotspots: raised rock temperatures beneath *Verrucaria nigrescens* on limestone. *Geomorphology, 62*(1-2), 1-16.

Carter, N. E. A., & Viles, H. A. (2005). Bioprotection explored: the story of a little known earth surface process. *Geomorphology, 67*(3-4), 273-281.

Castenholz, R. W. (1961). The effect of grazing on marine littoral diatom populations. *Ecology, 783-794*.

Chen, J., Blume, H. P., & Beyer, L. (2000). Weathering of rocks induced by lichen colonization—a review. *Catena, 39*(2), 121-146.

Christofolletti, R. A., Almeida, T. V., & Ciotti, Á. M. (2011). Environmental and grazing influence on spatial variability of intertidal biofilm on subtropical rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, 424, 15-23.

Coombes, M. A., Naylor, L. A., Roast, S. D., & Thompson, R. C. (2010). Coastal Defences and Biodiversity: the influence of material choice and small-scale surface texture on biological outcomes. In *Coasts, marine structures and breakwaters: Adapting to change: Proceedings of the 9th international conference organised by the Institution of Civil Engineers and held in Edinburgh on 16 to 18 September 2009* (pp. 474-485). Thomas Telford Ltd.

Coombes, M. A. (2011a). Biogeomorphology of Coastal Structures: Understanding interactions between hard substrata and colonising organisms as a tool for ecological enhancement. Ph.D. Thesis, University of Exeter, Exeter, UK, 2011.

Coombes, M. A. (2011b). Rock warming and drying under simulated intertidal conditions, part I: experimental procedures and comparisons with field data. *Earth Surface Processes and Landforms*, 36(15), 2114-2121.

Coombes, M. A., Naylor, L. A., Thompson, R. C., Roast, S. D., Gómez-Pujol, L., & Fairhurst, R. J. (2011). Colonization and weathering of engineering materials by marine microorganisms: an SEM study. *Earth Surface Processes and Landforms*, 36(5), 582-593.

Coombes, M. A., & Naylor, L. A. (2012). Rock warming and drying under simulated intertidal conditions, part II: weathering and biological influences on evaporative cooling and near-surface micro-climatic conditions as an example of biogeomorphic ecosystem engineering. *Earth Surface Processes and Landforms*, 37(1), 100-118.

Coombes, M. A., Naylor, L. A., Viles, H. A., & Thompson, R. C. (2013). Bioprotection and disturbance: seaweed, microclimatic stability and conditions for mechanical weathering in the intertidal zone. *Geomorphology*, 202, 4-14.

Coombes, M. A., Viles, H. A., Naylor, L. A., & La Marca, E. C. (2017). Cool barnacles: Do common biogenic structures enhance or retard rates of deterioration of intertidal rocks and concrete? *Science of the Total Environment*, 580, 1034-1045.

Cottrell, M. T., & Kirchman, D. L. (2000). Natural assemblages of marine proteobacteria and members of the Cytophaga-Flavobacter cluster consuming low-and high-molecular-weight dissolved organic matter. *Applied and environmental microbiology*, 66(4), 1692-1697.

Cruslock, E. M., Naylor, L. A., Foote, Y. L., & Swantesson, J. O. (2010). Geomorphologic equifinality: A comparison between shore platforms in Höga Kusten and Fårö, Sweden and the Vale of Glamorgan, South Wales, UK. *Geomorphology*, 114(1-2), 78-88.

Dal Bello, M., Maggi, E., Rindi, L., Capocchi, A., Fontanini, D., Sanz-Lazaro, C., and Benedetti-Cecchi, L. (2015), Multifractal spatial distribution of epilithic microphytobenthos on a Mediterranean rocky shore. *Oikos*, 124: 477-485. <https://doi.org/10.1111/oik.01503>

Danovaro, R. (2019). *Biologia marina: Biodiversità e funzionamento degli ecosistemi marini. Seconda edizione*. UTET università.

Davison, A. P. (1986). An investigation into the relationship between salt weathering debris production and temperature. *Earth Surface Processes and Landforms*, 11(3), 335-341.

Day, M. J. (1977). Field assessment of rock hardness using the Schmidt test hammer. *British Geomorphological Research Group Technical Bulletin*, 18, 19-29.

Denny, M. W., Miller, L. P., Stokes, M. D., Hunt, L. J. H., & Helmuth, B. S. T. (2003). Extreme water velocities: Topographical amplification of wave-induced flow in the surf zone of rocky shores. *Limnology and Oceanography*, 48(1), 1-8.

Donn, T. F., & Boardman, M. R. (1988). Bioerosion of rocky carbonate coastlines on Andros Island, Bahamas. *Journal of Coastal Research*, 381-394.



Falorni, P. (2007). Macigno. Carta Geologica D'Italia 1: 50.000–Catalogo Delle Formazioni. Servizio Geologico d'Italia, Rome, pp.281-289 (Quaderni, Series 3, Volume 7, Issue 7: Unità tradizionali).

Fornós, J. J., Pons, G. X., Gómez-Pujol, L., & Balaguer, P. (2006). The role of biological processes and rates of downwearing due to grazing organisms on Mallorcan carbonate coasts (western Mediterranean) (with 6 figures and 4 tables). *Zeitschrift für Geomorphologie Supplementband*, 144, 161.

Fuji, A., Watanabe, H., Ogura, K., Noda, T., & Goshima, S. (1991). Abundance and productivity of microphytobenthos on a rocky shore in southern Hokkaido. *Bulletin of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*. 42(4), 136-146.

Gandolfi, G., & Paganelli, L. (1992). Il Macigno costiero fra La Spezia e Grosseto. *Giornale di Geologia*, 54(1), 163-179.

Gaylord, B., Denny, M. W., & Koehl, M. A. R. (2008). Flow forces on seaweeds: field evidence for roles of wave impingement and organism inertia. *The Biological Bulletin*, 215(3), 295-308.

Ginsburg, R. N. (1953). Intertidal erosion on the Florida Keys. *Bulletin of Marine Science*, 3(1), 55-69.

Goiubic, S. (1969). Distribution, taxonomy, and boring patterns of marine endolithic algae. *American zoologist*, 9(3), 747-751.

Gómez-Heras, M., Smith, B. J., & Fort, R. (2006). Surface temperature differences between minerals in crystalline rocks: Implications for granular disaggregation of granites through thermal fatigue. *Geomorphology*, 78(3-4), 236-249.

Gómez Pujol, L. (2006). Patrons, taxes i formes d'erosió a les costes rocoses carbonatades de Mallorca.

Gómez-Pujol, L., Stephenson, W. J., & Fornós, J. J. (2007). Two-hourly surface change on supra-tidal rock (Marengo, Victoria, Australia). *Earth Surface Processes and Landforms: The Journal of the British Geomorphological Research Group*, 32(1), 1-12.

Gomez-Pujol, L., & Fornós, J. J. (2009). Coastal karren in the Balearic Islands. *Karst rock features—karren sculpturing*, ZRC Publishing, Ljubljana, 40, 487-502.

Griffin, P. S., Indictor, N., & Koestler, R. J. (1991). The biodeterioration of stone: a review of deterioration mechanisms, conservation case histories, and treatment. *International Biodeterioration*, 28(1-4), 187-207.

Halsey, D. P., Mitchell, D. J., & Dews, S. J. (1998). Influence of climatically induced cycles in physical weathering. *Quarterly Journal of Engineering Geology and Hydrogeology*, 31(4), 359-367.

Hawkins, S. J., & Hartnoll, R. G. (1983). Changes in a rocky shore community: an evaluation of monitoring. *Marine Environmental Research*, 9(3), 131-181.

Helmuth, B., Broitman, B. R., Blanchette, C. A., Gilman, S., Halpin, P., Harley, C. D., ... & Strickland, D. (2006). Mosaic patterns of thermal stress in the rocky intertidal zone: implications for climate change. *Ecological Monographs*, 76(4), 461-479.

Hill, A. S., & Hawkins, S. J. (1990). An investigation of methods for sampling microbial films on rocky shores. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 70(1), 77-88.

Hill, A. S., & Hawkins, S. J. (1991). Seasonal and spatial variation of epilithic micro algal distribution and abundance and its ingestion by *Patella vulgata* on a moderately exposed

rocky shore. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 71(2), 403-423.

IPCC, 2022: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press. In Press.

Jackson, A. C., Underwood, A. J., Murphy, R. J., & Skilleter, G. A. (2010). Latitudinal and environmental patterns in abundance and composition of epilithic microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 417, 27-38.

Jenkins, S. R., Arenas, F., Arrontes, J., Bussell, J., Castro, J., Coleman, R. A., ... & Hartnoll, R. G. (2001). European-scale analysis of seasonal variability in limpet grazing activity and microalgal abundance. *Marine Ecology Progress Series*, 211, 193-203.

Johnson, M. P., Hanley, M. E., Frost, N. J., Mosley, M. W., & Hawkins, S. J. (2008). The persistent spatial patchiness of limpet grazing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 365(2), 136-141.

Jones, B. (1989). The role of microorganisms in phytokarst development on dolostones and limestones, Grand Cayman, British West Indies. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 26(11), 2204-2213.

Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. In *Ecosystem management* (pp. 130-147). Springer, New York, NY.

Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78(7), 1946-1957.

Jones, C. G. (2012). Ecosystem engineers and geomorphological signatures in landscapes. *Geomorphology*, 157, 75-87.

Jordan, C. F. (1969). Derivation of leaf-area index from quality of light on the forest floor. *Ecology*, 50(4), 663-666.

Kázmér, M., & Taborosi, D. (2012). Bioerosion on the small scale—examples from the tropical and subtropical littoral. *Hantkeniana*, 7, 37-94.

Kennedy, D. M., Stephenson, W. J., & Naylor, L. A. (2014). Introduction to the rock coasts of the world. *Geological Society, London, Memoirs*, 40(1), 1-5.

Kolaiti, E., & Papadopoulos, Z. (1993). Evaluation of Schmidt rebound hammer testing: a critical approach. *Bulletin of the International Association of Engineering Geology-Bulletin de l'Association Internationale de Géologie de l'Ingénieur*, 48(1), 69-76.

Larson, F., & Sundbäck, K. (2012). Recovery of microphytobenthos and benthic functions after sediment deposition. *Marine Ecology Progress Series*, 446, 31-44.

LaScala-Gruenewald, D. E., Miller, L. P., Bracken, M. E., Allen, B. J., & Denny, M. W. (2016). Quantifying the top-down effects of grazers on a rocky shore: selective grazing and the potential for competition. *Marine Ecology Progress Series*, 553, 49-66.

Lowenstam, H. A. (1962). Goethite in radular teeth of recent marine gastropods. *Science*, 137(3526), 279-280.

Lubchenco, J., & Cubitt, J. (1980). Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptations to variations in herbivory. *Ecology*, 61(3), 676-687.

MacLulich, J. H. (1987). Variations in the density and variety of intertidal epilithic microflora. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 40(3), 285-293.

Maggi, E., Milazzo, M., Graziano, M., Chemello, R., & Benedetti-Cecchi, L. (2015). Latitudinal-and local-scale variations in a rocky intertidal interaction web. *Marine Ecology Progress Series*, 534, 39-48.

Maggi, E., Rindi, L., Dal Bello, M., Fontanini, D., Capocchi, A., Bongiorni, L., & Benedetti-Cecchi, L. (2017). Spatio-temporal variability in Mediterranean rocky shore microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 575, 17-29.

Maggi, E., Bongiorni, L., Fontanini, D., Capocchi, A., Dal Bello, M., Giacomelli, A., & Benedetti-Cecchi, L. (2020). Artificial light at night erases positive interactions across trophic levels. *Functional Ecology*, 34(3), 694-706.

Mangi, S. C., Davis, C. E., Payne, L. A., Austen, M. C., Simmonds, D., Beaumont, N. J., & Smyth, T. (2011). Valuing the regulatory services provided by marine ecosystems. *Environmetrics*, 22(5), 686-698.

McLean, R. F. (1967). Measurements of beachrock erosion by some tropical marine gastropods. *Bulletin of Marine Science*, 17(3), 551-561.

Magalhaes, C., Bano, N., Wiebe, W. J., Hollibaugh, J. T., & Bordalo, A. A. (2007). Composition and activity of beta-Proteobacteria ammonia-oxidizing communities associated with intertidal rocky biofilms and sediments of the Douro River estuary, Portugal. *Journal of applied microbiology*, 103(4), 1239-1250.

Mendez, F. J., & Losada, I. J. (2004). An empirical model to estimate the propagation of random breaking and nonbreaking waves over vegetation fields. *Coastal Engineering*, 51(2), 103-118.

Morrison, L., Feely, M., Stengel, D. B., Blamey, N., Dockery, P., Sherlock, A., & Timmins, E. (2009). Seaweed attachment to bedrock: biophysical evidence for a new geophycology paradigm. *Geobiology*, 7(4), 477-487.

Moschella, P. S., Abbiati, M., Åberg, P., Airoidi, L., Anderson, J. M., Bacchiocchi, F., ... & Hawkins, S. J. (2005). Low-crested coastal defence structures as artificial habitats for marine life: using ecological criteria in design. *Coastal Engineering*, 52(10-11), 1053-1071.

Moses, C. A., & Smith, B. J. (1993). A note on the role of the lichen *Collema auriforma* in solution basin development on a carboniferous limestone substrate. *Earth Surface Processes and Landforms*, 18(4), 363-368.



Moses, C., Robinson, D., & Barlow, J. (2014). Methods for measuring rock surface weathering and erosion: A critical review. *Earth-Science Reviews*, 135, 141-161.

Mottershead, D. (2013). Coastal weathering. In *Treatise on geomorphology. Volume 4, Weathering and soils geomorphology* (pp. 228-244). Elsevier.

Murphy, R. J., & Underwood, A. J. (2006). Novel use of digital colour-infrared imagery to test hypotheses about grazing by intertidal herbivorous gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330(2), 437-447.

Murphy, R. J., Underwood, A. J., & Jackson, A. C. (2009). Field-based remote sensing of intertidal epilithic chlorophyll: Techniques using specialized and conventional digital cameras. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 380(1-2), 68-76.

Nagarkar, S., & Williams, G. A. (1997). Comparative techniques to quantify cyanobacteria dominated epilithic biofilms on tropical rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, 154, 281-291.

Nagarkar, S., & Williams, G. A. (1999). Spatial and temporal variation of cyanobacteria-dominated epilithic communities on a tropical shore in Hong Kong. *Phycologia*, 38(5), 385-393.

Naylor, L. A. (2001). *An assessment of the links between biogenic processes and shore platform geomorphology, Glamorgan Heritage Coast, South Wales, UK* (Doctoral dissertation, University of Oxford).

Naylor, L. A., Viles, H. A., & Carter, N. E. A. (2002). Biogeomorphology revisited: looking towards the future. *Geomorphology*, 47(1), 3-14.

Naylor, L. A., Coombes, M. A., & Viles, H. A. (2012). Reconceptualising the role of organisms in the erosion of rock coasts: a new model. *Geomorphology*, 157, 17-30.

Neumann, A. C. (1966). Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge, *Cliona LAMPA 1, 2. Limnology and Oceanography*, 11(1), 92-108.

Niedzielski, T., Migoń, P., & Placek, A. (2009). A minimum sample size required from Schmidt hammer measurements. *Earth Surface Processes and Landforms: The Journal of the British Geomorphological Research Group*, 34(13), 1713-1725.

Ortega-Morales, B. O., Santiago-Garcia, J. L., & López-Cortés, A. (2005). Biomass and taxonomic richness of epilithic cyanobacteria in a tropical intertidal rocky habitat.

Pappalardo, M., Buehler, M., Chelli, A., Cironi, L., Pannacciulli, F., & Qin, Z. (2016). Quantitative estimates of bio-remodeling on coastal rock surfaces. *Journal of Marine Science and Engineering*, 4(2), 37.

Pappalardo, M., Cappietti, L., Arozarena Llopis, I. A., Chelli, A., & De Fabritiis, L. (2017). Development of shore platforms along the NW coast of Italy: The role of wind waves. *Journal of Coastal Research*, 33(5), 1102-1112.

Pappalardo, M., Maggi, E., Geppini, C., & Pannacciulli, F. (2018). Bioerosive and bioprotective role of barnacles on rocky shores. *Science of the Total Environment*, 619, 83-92.

Peyrot-Clausade, M., & Brunel, J. F. (1990). Distribution patterns of macroboring organisms on Tuléar reef flats (SW Madagascar). *Marine Ecology Progress Series*, 133-144. Pinn, E. H., Thompson, R. C., & Hawkins, S. J. (2008). Piddocks (Mollusca: Bivalvia: Pholadidae) increase topographical complexity and species diversity in the intertidal. *Marine Ecology Progress Series*, 355, 173-182.

Pohl, W., & Schneider, J. (2002). Impact of endolithic biofilms on carbonate rock surfaces. *Geological Society, London, Special Publications*, 205(1), 177-194. Radtke, G., Hofmann, K., & Golubic, S. (1997). A bibliographic overview of micro-and macroscopic bioerosion. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 201, 307-340.

Potts, M. (1999). Mechanisms of desiccation tolerance in cyanobacteria. *European Journal of Phycology*, 34(4), 319-328.

Rodriguez, S. R., Ojeda, F. P., & Inestrosa, N. C. (1993). Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 97(2), 193-207.

Sanz-Lázaro, C., Rindi, L., Maggi, E., Dal Bello, M., & Benedetti-Cecchi, L. (2015). Effects of grazer diversity on marine microphytobenthic biofilm: a 'tug of war' between complementarity and competition. *Marine Ecology Progress Series*, 540, 145-155.

Schneider, J., & Torunski, H. (1983). Biokarst on limestone coasts, morphogenesis and sediment production. *Marine Ecology*, 4(1), 45-63.

Schneider, J., & Le Campion-Alsumard, T. (1999). Construction and destruction of carbonates by marine and freshwater cyanobacteria. *European Journal of Phycology*, 34(4), 417-426.

Skov, M. W., Volkelt-Igoe, M., Hawkins, S. J., Jesus, B., Thompson, R. C., & Doncaster, C. P. (2010). Past and present grazing boosts the photo-autotrophic biomass of biofilms. *Marine Ecology Progress Series*, 401, 101-111.

Smith, D. J., & Underwood, G. J. (1998). Exopolymer production by intertidal epipellic diatoms. *Limnology and Oceanography*, 43(7), 1578-1591.

Spencer, T. (1988). Coastal biogeomorphology. In *Biogeomorphology* (pp. 255-318).

Spencer, T. (1992). Bioerosion and biogeomorphology. *Plant-animal interactions in the marine benthos*, 493-509.

Stafford, R., & Davies, M. S. (2005). Spatial patchiness of epilithic biofilm caused by refuge-inhabiting high shore gastropods. *Hydrobiologia*, 545(1), 279-287.

Stephenson, W. J., & Kirk, R. M. (2000). Development of shore platforms on Kaikoura Peninsula, South Island, New Zealand: Part II: the role of subaerial weathering. *Geomorphology* 32, 43–56.

Stephenson, W. J., Dickson, M. E., & Trenhaile, A. S. (2013). 10.11 Rock Coasts. In: Shroder, John F. (Ed.), *Treatise on Geomorphology*. Vol 10. Academic Press, San Diego:pp. 289–307.

Sumner, P. D., & Loubser, M. J. (2008). Experimental sandstone weathering using different wetting and drying moisture amplitudes. *Earth Surface Processes and Landforms: The Journal of the British Geomorphological Research Group*, 33(6), 985-990.

Thompson, R. C., Wilson, B. J., Tobin, M. L., Hill, A. S., & Hawkins, S. J. (1996). Biologically generated habitat provision and diversity of rocky shore organisms at a hierarchy of spatial scales. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 202(1), 73-84.

Thompson, R. C., Johnson, L. E., & Hawkins, S. J. (1997). A method for spatial and temporal assessment of gastropod grazing intensity in the field: the use of radula scrapes on wax surfaces. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 218(1), 63-76.

Thompson, R. C., Tobin, M. L., Hawkins, S. J., & Norton, T. A. (1999). Problems in extraction and spectrophotometric determination of chlorophyll from epilithic microbial biofilms: towards a standard method. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79(3), 551-558.

Thompson, R. C., Roberts, M. F., Norton, T. A., & Hawkins, S. J. (2000). Feast or famine for intertidal grazing molluscs: a mis-match between seasonal variations in grazing intensity and the abundance of microbial resources. In *Island, Ocean and Deep-Sea Biology* (pp. 357-367). Springer, Dordrecht.

Trenhaile, A. S. (2002). Rock coasts, with particular emphasis on shore platforms. *Geomorphology*, 48(1-3), 7-22.

Trenhaile, A. S. (2011). Cliffs and rock coasts. In: Wolanski, E., McLusky, D. (Eds.), *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, vol.3. Academic Press, Waltham MA, USA, pp. 171–191.

Tribollet, A. (2008). The boring microflora in modern coral reef ecosystems: a review of its roles. *Current developments in bioerosion*, 67-94.

Trudgill, S. T. (1987). Bioerosion of intertidal limestone, Co. Clare, Eire—3: Zonation, process and form. *Marine Geology*, 74(1-2), 111-121.

Trudgill, S. T., Smart, P. L., Friederich, H., & Crabtree, R. W. (1987). Bioerosion of intertidal limestone, Co. Clare, Eire—1: *Paracentrotus lividus*. *Marine Geology*, 74(1-2), 85-98.

Trudgill, S. T. (1988). Integrated geomorphological and ecological studies on rocky shores in southern Britain. *Field Studies*.

Underwood, A. J. (1976). Food competition between age-classes in the intertidal neritacean *Nerita atramentosa* Reeve (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 23(2), 145-154.

Underwood, A. J. (1978). An experimental evaluation of competition between three species of intertidal prosobranch gastropods. *Oecologia*, 33(2), 185-202.

Underwood, A. J. (1984). The vertical distribution and seasonal abundance of intertidal microalgae on a rocky shore in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 78(3), 199-220.

Underwood, G. J. C., Paterson, D. M., & Parkes, R. J. (1995). The measurement of microbial carbohydrate exopolymers from intertidal sediments. *Limnology and Oceanography*, 40(7), 1243-1253.

Vannucchi, V., & Cappiotti, L. (2016). Wave energy assessment and performance estimation of state-of-the-art wave energy converters in Italian hotspots. *Sustainability*, 8(12), 1300.

Vidal, M., Fornós, J. J., Gómez-Pujol, L., Palmer, M., Pons, G. X., & Balaguer, P. (2013). Exploring rock coast bioerosion: rock fragment intestine transit time and erosion rates



computation of the gastropod *Monodonta articulata* (Lamarck, 1822). *Journal of Coastal Research*, (65 (10065)), 1704-1709.

Viles, H. A. (1988). Cyanobacterial and other biological influences on terrestrial limestone weathering on Aldabra: implications for landform development. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, (8), 5-13.

Viles, H. A. (1988). Coastal landforms: human activity, geomorphology, and ecology in the coastal zone. *Progress in Physical Geography*, 12(2), 293-301.

Viles, H. (1995). Ecological perspectives on rock surface weathering: towards a conceptual model. *Geomorphology*, 13(1-4), 21-35.

Viles, H. A. (2000). Micro-organisms and geomorphology. *Mitteilungen des Verbandes der deutschen Höhlen-und Karstforscher*, 46(1), 116-121.

Viles, H., Goudie, A., Grab, S., & Lalley, J. (2011). The use of the Schmidt Hammer and Equotip for rock hardness assessment in geomorphology and heritage science: a comparative analysis. *Earth surface processes and landforms*, 36(3), 320-333.

Wahl, M., & Hoppe, K. (2002). Interactions between substratum rugosity, colonization density and periwinkle grazing efficiency. *Marine Ecology Progress Series*, 225, 239-249.

Yuan, R., Kennedy, D. M., Stephenson, W. J., & Gómez-Pujol, L. (2019). Experimental investigations into the influence of biofilms and environmental factors on short-term microtopographic fluctuations of supratidal sandstone. *Earth Surface Processes and Landforms*, 44(7), 1377-1389.

## ***Ringraziamenti***

Ringrazio la Prof.ssa Cinzia Corinaldesi, relatrice di questa tesi, per avermi dato l'opportunità di svolgere la mia ricerca presso l'Università di Pisa, nella mia terra, la Toscana, offrendomi la possibilità di superare molte difficoltà logistiche e permettendomi di portare a termine il mio percorso di studi; prezioso il suo supporto nella fase finale e di presentazione di questo lavoro.

Un ringraziamento speciale va ai miei due correlatori, la Prof.ssa Elena Maggi e il Prof. Iacopo Bertocci, con i quali mi sono sentita in sintonia fin dal primo incontro.

Alla Prof.ssa Elena Maggi, un grazie di cuore, non solo per la sua professionalità, ma anche per la sua premura. Mi è stata vicina dall'inizio alla fine di questo percorso, offrendomi in ogni momento disponibilità, supporto e comprensione. Le sono grata per avermi incoraggiata e guidata e perché mi ha dato la forza necessaria per arrivare in fondo, nonostante alcune difficoltà.

Al Prof. Iacopo Bertocci, un sentito ringraziamento per avermi subito accolta al Dipartimento di Biologia dell'Università di Pisa e per avermi offerto l'opportunità di svolgere presso questo Ateneo la mia attività di tesi. Gli sono riconoscente per la sua grande professionalità e per la sua estrema disponibilità, gentilezza e capacità di drammatizzare ogni situazione.

Un caro ringraziamento anche alla Prof.ssa Marta Pappalardo, persona affabile e sollecita, per aver messo a mia disposizione la sua professionalità e competenza nel fornirmi indicazioni e consigli durante il lavoro sul campo e per la stesura della tesi.